园 艺 学 报 2004, 31 (1): 1～6
Acta Horticulturae Sinica

荔枝树成花与碳水化合物器官分布的关系研究

陈厚彬 黄辉白 刘宗莉
(华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

摘 要: 选择荔枝不同末端梢抽生期的植株, 于成花诱导期间取样分析, 比较了高成花树与低成花树可溶性糖和淀粉含量的变化。'桂味'荔枝末端秋梢抽生早的树 (10 月 5 日抽梢) 成花枝率为 95.8 %, 而抽生晚的树 (11 月 15 日抽梢) 为 18.0 %, '妃子笑'荔枝 10 月 1 日抽梢树和'糯米糍'荔枝两个抽梢期树 (10 月 15 日和 11 月 5 日) 的成花枝率均在 99 %以上。从 11 月中旬到 1 月中旬, 各器官可溶性糖含量一般先上升而后下降; 淀粉含量则不同程度地提高。低温来临前各器官淀粉含量差异不大, 到花发端之前, 3 个品种高成花率树的淀粉含量以小枝 (粗度 1 cm) 为最高, 形成从小枝到末端秋梢和叶片的下降梯度, 而低成花率的桂味荔枝树的淀粉含量则未见这种梯度。认为这种淀粉含量分布可能是荔枝枝梢接受成花诱导、反映诱花效果的一个标志。

关键词: 荔枝; 花诱导; 低温; 碳水化合物
中图分类号: S 667.1 **文献标识码**: A **文章编号**: 0513-353X (2004) 01-0001-06

Flower Formation and Patterns of Carbohydrate Distribution in Litchi Trees

Chen Houbin, Huang Huibai, and Liu Zongli
(College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The study aimed to investigate the carbohydrate changes during flower induction of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) trees. In 'Guiwei' litchi, 95.8 % terminal shoots flowered on trees of early (Oct. 5) terminal flushing whereas only 18.0 % on trees of late (Nov. 15) flushing. Over 99 % of terminal shoots in 'Nuomici' and 'Feizixiao' litchi trees, irrespective of flushing early or late (from Oct. 1 to Nov. 5), formed flower panicles. The contents of soluble sugars and starch in roots (1 cm in diameter), trunks (5 - 8 cm in diameter), large branches (3 - 5 cm in diameter), small branches (1 cm in diameter), terminal autumnal shoots and leaves were investigated over the period from November to January. Results showed that the concentration of soluble sugars increased from November to December and then decreased in January, while the starch concentration increased progressively, especially in the upper parts of the canopy. Starch concentrations in the heavy flowering trees were highest in small branches and decreased acropetally and basipetally, whereas the concentrations of soluble sugars were highest in the terminal shoots. Starch concentration in the leaves was higher than that in the terminal shoots of the light flowering trees. It is suggested that carbohydrate distribution pattern may serve as an indication for the judging of the floral induction effect in litchi.

Key words: Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.); Floral induction; Low temperature; Carbohydrate

荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 在梢端顶芽或侧芽成花, 低温是其花诱导的关键条件, 末端梢抽生期对花诱导也有极大影响[1～6]。这意味着在低温之前, 末端枝梢必须处于一定的生理状态, 或在低温诱导之后达到该生理状态。Nakata 等发现在花分化前的低温期间叶和茎内淀粉含量达到最高[7]。Menzel 等发现低温处理下, 荔枝叶片、幼枝、大枝、主干的淀粉含量均比高温处理的高[8]。在柑橘上也

收稿日期: 2003 - 06 - 18; **修回日期**: 2003 - 09 - 22
基金项目: 广东省自然科学基金项目 (980125); 广东省科技攻关项目 (B204); 国家科技攻关项目 (2001BA508B21)
本研究得到深圳西丽果场陈家森、钟艺平、周贤军等先生的协助, 陈豫梅、魏玉民等协助进行碳水化合物分析, 特此致谢。

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

发现碳水化合物，尤其淀粉积累水平是花芽形成的重要限制性因子[9～13]。以上说明荔枝末端枝梢与成花相关的生理生化状态可能表现为碳水化合物水平与分布的变化。但前人的许多研究未能发现成花比例与碳水化合物变化之间有何相关性[8,10,11]；一些措施，如水分胁迫能促进柑橘成花，但未见叶片淀粉含量变化[9]，而另一些措施，如环剥提高了叶片的淀粉含量却未能增加成花[10,11]。因此，对于成花和树体碳水化合物变化的关系至今仍缺乏明确的结论。

根据控温试验研究，荔枝以芽萌动露出白色茸毛体（俗称“白点”）为花发端标志，之前为“花诱导”阶段，之后为“花发端和分化阶段”[5,14]。本研究在花诱导期选择处于不同末端梢抽生期的荔枝树，记载了其成花率差异，取样测定了碳水化合物含量，并按高成花树和低成花树分组比较了碳水化合物含量和器官分布的变化，旨在探讨不同成花率荔枝树的碳水化合物代谢差异。

1 材料与方法

1.1 试材与试验设计

试验于 1998 年 9 月～1999 年 3 月在广东深圳西丽果场进行。试验荔枝树品种为桂味、糯米糍和妃子笑，1989 年定植，株行距 6 m ×7 m。选树冠大小相近的桂味 10 月 5 日和 11 月 15 日抽梢树各 3 株，糯米糍 10 月 15 日和 11 月 5 日抽梢树各 3 株，妃子笑 10 月 1 日萌动抽梢树 3 株。

气温：花诱导期间的气温呈逐步降低趋势（图 1），有两段明显的降温期：12 月 3～15 日，日均温降至 15 ℃左右，日最高温 20 ℃以下，日最低温 10～13 ℃；1 月 3～18 日，日最低温降到 10 ℃以下，绝对最低温 7.5 ℃。1 月 19 日之后气温迅速升高到日均温 20 ℃左右。2 月初之后的低温强度较低，日均温一般在 15～20 ℃，日最低气温在 10～15 ℃，日最高气温多在 25 ℃以上。

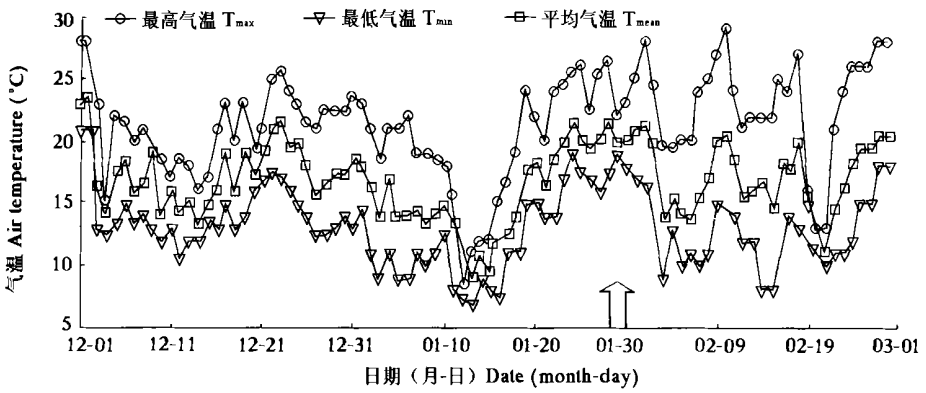


图 1 1998～1999 年荔枝成花诱导期间深圳西丽果场气温变化

箭头示出现花序原基（俗称“白点”）的时期。

Fig. 1 Air temperatures during flower induction of litchi in Xili Orchard, Shenzhen in winter of 1998 - 1999

Arrow indicates the time of panicle emergence.

成花枝率和花序枝类型统计：在每株树树冠北面和南面随机各选 1 个粗度约 5 cm 的大枝；调查末端枝梢数、形成花序的末端枝梢数及花序枝类型（纯花序枝：无叶片的花序枝；带叶花序枝：带有一片以上小叶的花序枝；营养枝：无花的枝）。单株小区，每株树调查的末端枝梢总量大于 100 枝。

1.2 取样与测定

从 1998 年 11 月 16 日到显现“白点”，每 30 d 取样 1 次。在 11～15 时取样。取样器官为根（直径 1 cm）、主干（直径 8～10 cm）、大枝（直径 3～5 cm）、小枝（直径 1 cm）、末端秋梢（末段 10 cm）和叶片。地上部每次在一个骨干枝延伸轴上取样，以尽可能反映碳水化合物的连续分布状况。在树冠覆盖范围内地面距主干基部 2/3 处挖取根样；主干和大枝用直径 0.9 cm 钻头在南、北相对的两面各钻 1 cm 深的洞 2 个，去除韧皮部，取木屑；小枝去除韧皮部，剪取中部 10 cm 枝段；其上末端 10 cm 梢作

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

为秋梢样品（连皮层）; 随机取 5 张先端复叶的叶片作叶样。样品用内装冰块的泡沫箱带回实验室。根和叶样用蒸馏水洗净。所有样品于 105 ℃杀酶 10 min, 在 65 ℃下烘干、磨粉, 过 80 目筛。

用 80 %乙醇在 80 ℃水浴提取, 苯酚显色法测定可溶性糖含量[15]。提取可溶性糖后的残渣用 52 %高氯酸水解[16]后同法测定淀粉含量。每个样品进行两次平行测定, 取平均值。

成花率数据经过反正弦变换后, 采用 SAS v 6.12 版软件（SAS Institute Inc. 3, Cary, NC, USA, 1989 - 1996）进行方差分析。

2　结果

2.1　成花状况

大部分枝梢在 1 月 25 日前后开始显现“白点”, 在 1 月底至 2 月上旬显露花序。桂味荔枝末端秋梢抽生期的较小差异导致老熟期和成花效果的巨大差异, 如其末端梢两种抽生期分别相差 40 d（10 月 5 日～11 月 15 日）, 而最后一片小叶转绿（梢老熟的标志）期则相差 50 d（11 月 10 日～12 月 30 日）。糯米糍较迟的末端秋梢期在 11 月 5 日, 老熟期与较早的梢仅相差 10 d。妃子笑末端梢抽生期早, 老熟期也早（表 1）。1998 年 11 月 5 日前抽梢的荔枝树成花枝率均在 95 %以上; 而 11 月 15 日抽梢的桂味荔枝树成花枝比例则显著降低。桂味早梢期树成花率高, 而晚梢期树成花率低（表 1）。

表 1　深圳西丽果场桂味、糯米糍和妃子笑荔枝树 1999 年成花状况

Table 1　Panicle formation of ‘Guiwei’, ‘Nuomici’ and ‘Feizixiao’ litchi trees chosen for the determination of carbohydrate contents on Xili Litchi Farm, Shenzhen, Guangdong in 1999　(%)

品种 Cultivar	末次梢(月 - 日) Terminal (Month - date) 抽生期 Flushing date	老熟期 Hardening date	成花枝 Flowering shoots	纯花枝 Leafless panicles	带叶花枝 Leafy panicles	营养枝 Vegetative shoots
桂味 Guiwei	10 - 05	11 - 10	95.8 a	71.0 a	24.8 a	4.2 b
	11 - 15	12 - 30	18.0 b	3.1 b	14.9 b	82.0 a
糯米糍 Nuomici	10 - 15	12 - 10	100.0 a	99.4 a	0.6 c	0.0 b
	11 - 05	12 - 20	99.5 a	98.2 a	1.3 c	0.5 b
妃子笑 Feizixiao	10 - 01	11 - 10	100.0 a	98.7 a	1.3 c	0.0 b

注: 同列数字后不同字母表示差异达到 $P = 0.05$ 显著水平。

Note: Different letters following the data within each column represent the significance at the level of $P = 0.05$.

2.2　可溶性糖含量的变化

桂味 10 月 5 日抽梢树, 除末端秋梢在 12 月可溶性糖含量上升、之后下降外, 其它器官没有大的改变（图 2, A）; 11 月 15 日抽梢树则除根和叶片外, 其他器官的可溶性糖含量均小幅上升（图 2, B）。两种抽梢期植株的差异在于 12 月末端秋梢可溶性糖含量, 抽梢期早的树较高, 抽梢期晚的树较低。

糯米糍 10 月 15 日抽梢树的可溶性糖含量变化趋势与桂味几乎完全一样, 大部分器官在冬季期间无大的变化, 到 1 月中, 以末端秋梢为最高（图 3, A）。11 月 5 日抽梢树, 根、主干、大枝和小枝的可溶性糖含量则先上升后下降, 末端秋梢持续上升, 叶片则持续下降（图 3, B）。两种抽梢期树的相同之处在于, 到 1 月中旬花发端之前, 均以末端秋梢含量最高。

妃子笑荔枝树在 11 月已完全转绿老熟, 在取样期间可溶性糖含量成下降趋势, 如末端秋梢从 50.8 mg g^{-1}（11 月 16 日）下降至 49.1 mg g^{-1}（12 月 16 日）和 36.9 mg g^{-1}（1 月 16 日）。糖含量在诱导结束时的器官分布, 以末端秋梢最高, 其次是根、小枝和叶片, 主干和大枝最低（图 4, A）。

2.3　淀粉含量的变化

11 月正在抽梢或叶片处于转绿期的荔枝树淀粉含量均较低, 且差异不大, 桂味约在 15～20 mg·g^{-1}之间（图 2, C、D）, 糯米糍和妃子笑约在 20～30 mg g^{-1}之间（图 3, C、D, 图 4, B）。随着叶片转绿、枝梢老熟, 桂味 10 月 5 日抽梢的高成花树的淀粉迅速积累, 12 月主干、末端秋梢和叶片达到最高, 之后至 1 月小枝达到最高（46.9 mg g^{-1}）, 而末端秋梢和叶片淀粉含量降低。而桂味 11 月 15 日抽梢的低成花树, 淀粉则持续积累到花发端时间之前, 不过, 积累的速度慢, 达到的含量较低, 如 1 月淀粉含量最高的小枝仅为 29.6 mg g^{-1}, 而且叶片淀粉含量高于末端秋梢（图 2, C、D）。

糯米糍荔枝两个抽梢期树, 在 11 月根、主干和大枝等骨干部的淀粉含量均较高, 诱导期间末端

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

秋梢和叶片等器官淀粉含量变化不大，但早抽梢的高成花树小枝淀粉含量有较大提升（图 3，C）。晚抽梢树骨干部分的淀粉则下降，小枝、末端秋梢略升高。虽然糯米糍晚抽梢树的淀粉一般比早抽梢树略低，但成花前从小枝到末端秋梢和叶片逐步降低的趋势却与早抽梢树相同（图 3，D）。

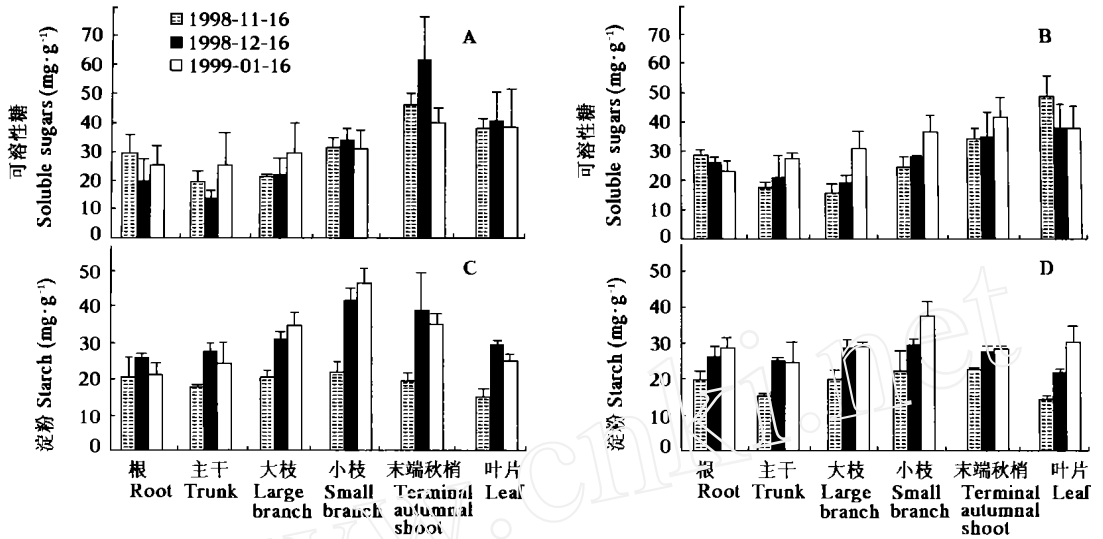


图 2 桂味荔枝树在花诱导期间可溶性糖和淀粉含量变化

竖线代表标准误。A，C：1998 - 10 - 05 抽梢树（高成花率）；B，D：1998 - 11 - 15 抽梢树（低成花率）。

Fig. 2 Soluble sugar and starch content in ‘Guiwei’ litchi trees during flower induction.

Vertical bars indicate standard errors. A, C: trees flushing on Oct. 5, 1998 (heavy flowering); B, D: trees flushing on Nov. 15, 1998 (light flowering).

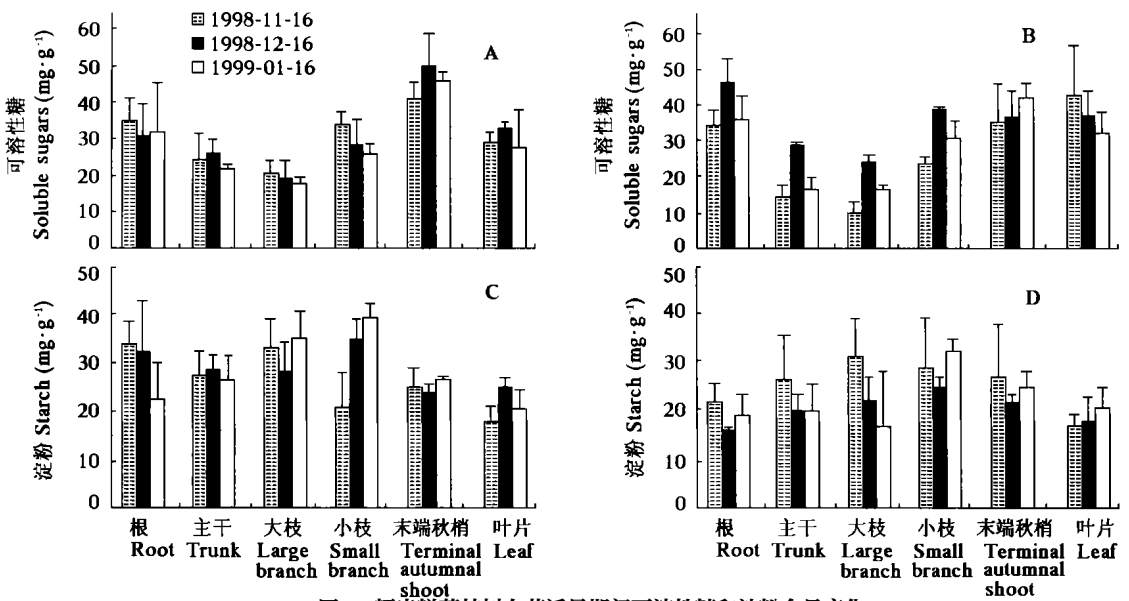


图 3 糯米糍荔枝树在花诱导期间可溶性糖和淀粉含量变化

竖线代表标准误。A，C：1998 - 10 - 05 抽梢树（高成花率）；B，D：1998 - 11 - 05 抽梢树（高成花率）。

Fig. 3 Soluble sugar and starch content in ‘Nuomici’ litchi trees during flower induction

Vertical bars indicate standard errors. A, C: trees flushing on Oct. 5, 1998 (heavy flowering); B, D: trees flushing on Nov. 5, 1998 (heavy flowering).

冬季期间妃子笑荔枝除根外，其它器官的淀粉含量均有不同程度提高，尤其小枝从 28.4 mg·g^{-1}（11 月 16 日）提高到 41.1 mg·g^{-1}（12 月 16 日）和 49.1 mg·g^{-1}（1 月 16 日），分别增加了 45 %和

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

73 %。早期各器官间的淀粉含量较接近，在 18.3 mg g^{-1}（叶片）和 28.4 mg g^{-1}（小枝）之间，相差 1.55 倍；12 月 16 日器官间的含量梯度增大到 25.7 mg g^{-1}（叶片）和 41.1 mg g^{-1}（小枝）之间，相差 1.60 倍；1 月 16 日更增加至 23.6 mg g^{-1}（叶片）和 49.1 mg g^{-1}（小枝），相差达 2.08 倍。但从 12 月 16 日起可明显看出从小枝向根和从小枝向叶片的淀粉含量成梯度降低的趋势（图 4）。

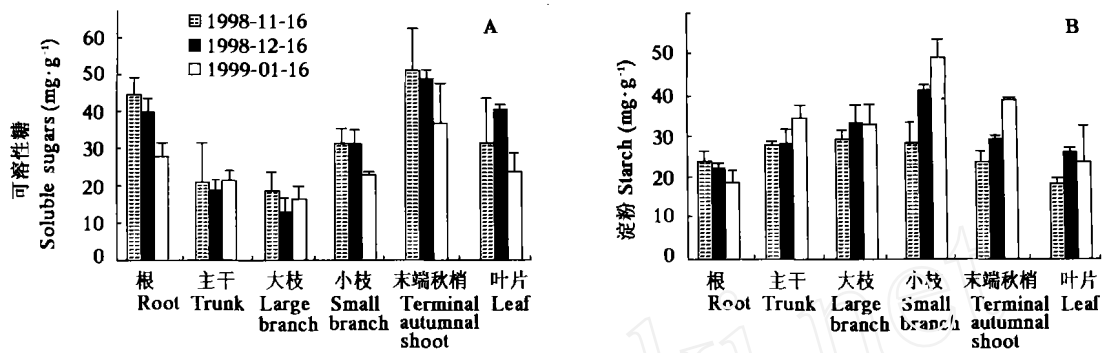


图 4　妃子笑荔枝树在花诱导期间可溶性糖和淀粉含量变化

1998 - 10 - 05 抽梢的高成花树。竖线代表标准误。

Fig. 4　Soluble sugar and starch content in 'Feizixiao' litchi trees during flower induction

trees flushing on Oct. 5, 1998 (heavy flowering). Vertical bars indicate standard errors.

3　讨论

桂味荔枝的两个末次秋梢抽生期相差 45 d（10 月 5 日与 11 月 15 日），而糯米糍荔枝相差 20 d（10 月 15 日与 11 月 5 日），这种梢期差异导致两个品种晚梢期树成花的不同结局。本研究表明，抽梢期的生理状态，尤其是淀粉含量在各器官的分布可能是关键因子。在冬季低温期间，淀粉逐步积累是由于碳水化合物向贮藏态转化的结果。虽然主干和大枝一般被认为是主要贮藏器官[8,17]，但荔枝树在成花前淀粉含量最高的器官却是 1 cm 粗的小枝。凡是成花好的树，均在 1 月中旬前形成了由小枝到末端秋梢和叶片的淀粉含量下降梯度；而成花差或不成花的树则未出现这种梯度变化。此变化过程可总结于表 2。类似的梯度在 Menzel 等的报告中也可见到[8]。

表 2　荔枝树碳水化合物含量梯度变化的一般图式

Table 2　Patterns of carbohydrate content in litchi trees with heavy and light flowers

碳水化合物 Carbohydrate	成花状况 Flowering	含量梯度 Patterns of carbohydrate gradient			梯度形成的时间 Date attaining the gradient
		11-06	12-06	01-16	
可溶性糖 Soluble sugars	多 Heavy	SB<TS>LF	SB<TS>LF	SB<TS>LF	11月，在最后一片小叶转绿后 Nov.,after the turning green of the leaflet
	少 Light	SB<TS<LF	SB<TS<LF	SB<TS<LF	1月，在第2次低温后 Jan.,after the 2nc fall of low temperatures
淀粉 Starch	多 Heavy	SB=TS=LF	SB>TS>LF	SB>TS>LF	12月，在第1次低温后 Dec., after the first fall of low temperatures
	少 Light	SB=TS=LF	SB=TS=LF	SB>TS<LF	1月，在第2次低温后 Jan.,after the second fall of low temperatures

注：SB，小枝；TS，末端秋梢；LF，叶片。Note: SB-Small branch; TS-Terminal autumnal shoots; LF-Leaf.

低温诱导生长停顿和促使向有利成花的生理转变[18]。淀粉梯度的形成可能就是低温诱导的效应，因为低温改变碳水化合物在器官间的分配[12,19,20]。如 Guy 等发现低温减少碳水化合物向其它物质的转化；且低温降低同化物的运输速率，如在 25 ℃下光合同化物往根的运输更多更快，14 d 即达到最

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

大，而 10 ℃低温下则要 28 d 才达到最大[20]。Yelenosky 等的研究表明，在降温（15 ℃—5 ℃）过程中，枝、叶碳水化合物含量先提高，之后下降，尤其叶片[19]。低温抑制生长、减少呼吸，因此消除了器官对光合同化物和贮藏物的需要[20]。不成花可以归咎于不适宜的梢期导致的特定时期碳水化合物在器官间分布的不合适。

果树接受低温诱导的器官一般是茎端分生组织[18]，而取样部位常常是叶片[7,11]、树干[21]或根[22]。它们不是成花的部位，如果单纯地看，叶片、大枝、主干和根可能都不是果树花诱导中最可靠的碳水化合物指示器官。广东荔枝种植者注意到成花的荔枝树在冬季一般都要产生叶片“退绿现象”。本研究中，在诱导期之后，从小枝到叶片的淀粉下降梯度可能是更好的指标。组织化学研究更加证实，在低温诱导期间顶端分生组织冠内的淀粉颗粒消失[5]。这种状态的理论和应用意义，有待进一步研究。

此外，花发端前糯米糍荔枝的淀粉含量（如小枝 40 mg·g^{-1}）比妃子笑（50 mg·g^{-1}）低，但照样能够成花，说明花诱导不一定要求很高的碳水化合物水平，更重要的可能涉及碳水化合物的源库方向转换，即成花诱导期间，花发端部位必须成为调运碳水化合物的库[23,24]。要指出的是，植物器官的碳水化合物含量总是处于不断的变化中，尤其随着抽梢、开花坐果、采收甚至日照的强弱和温度的升降而改变。糯米糍和桂味荔枝树，在花发端前植株之间的碳水化合物水平差异较大，这可能是它们成花差异较大的原因。而妃子笑荔枝树之间的碳水化合物含量的差异较小，其成花也较为整齐。

参考文献：

1 Menzel C M. The control of floral initiation in lychee: a review. Sci. Hort., 1983, 21: 201～215
2 Batten D J, McConchie C A. Floral induction in growing buds of lychee (*Litchi chinensis* Sonn.) and mango (*Mangifera indica* L.). Aust. J. Plant Physiol., 1995, 22 (5): 783～791
3 Zheng Q, Davenport T L, Li Y. Stem age, winter temperature and flowering of lychee in south Florida. Acta Hort., 2001, 558: 237～239
4 Stern R A, Gazit S. The reproductive biology of the lychee. Hort. Rev., 2002, 28: 393～453
5 陈厚彬. 荔枝成花诱导和花分化及其与温度关系的研究: [博士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2002. 113 页
6 O'Hare T J. Interaction of temperature and vegetative flush maturity influences shoot structure and development of lychee (*Litchi chinensis* Sonn.). Sci. Hort., 2002, 194: 1～9
7 Nakata S, Watanabe Y. Effects of photoperiod and night temperature on the flowering of *Litchi chinensis*. Bot. Gaz., 1966, 127: 146～152
8 Menzel C M, Simpson D R. Temperature above 20 ℃ reduce flowering in lychee (*Litchi chinensis* Sonn.). J. Hort. Sci., 1995, 70 (2): 245～255
9 Goldschmidt E E, Aschkenazi N, Herzano Y, et al. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. Sci. Hort., 1985, 26: 159～166
10 Iwahori S, Garcia-Luis A, Santamarina P, et al. The influence of ringing on bud development and flowering in *Satsuma mandarin*. J. Exp. Bot., 1990, 41: 1341～1346
11 Garcia Luis A, Fornes F, Guardiola J L. Leaf carbohydrate and flower formation in citrus. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1995, 120: 222～227
12 Yahata D, Oba Y, Kuwahara M. Changes in carbohydrate levels, α-amylase activity, indoleacetic acid and gibberellin-like substances in the summer shoots of wase satsuma mandarin trees grown indoors during flower-bud differentiation. J. Japan. Soc. Hort. Sci., 1995, 84 (3): 527～533
13 Mataa M, Tominaga S, Kozaki I. Seasonal changes of carbohydrate constituents in ponkan (*Citrus reticulata* Blanco.). J. Japan. Soc. Hort. Sci., 1996, 65 (3): 513～523
14 黄辉白，陈厚彬. 以阶段观剖视荔枝的花芽分化. 果树学报，2003，20 (6)：487～492
15 向曙光，刘思俭，朱万洲，等. 苯酚法测定植物组织中的碳水化合物. 植物生理学通讯，1984，19 (2)：42～44
16 孟广勤，赵铁男. 淀粉的测定. 见：中国土壤学会农业化学专业委员会编. 土壤农业化学常规分析方法. 北京：科学出版社，1983. 316～323
17 Daie J. Carbohydrate partitioning and metabolism in crops. Hort. Rev., 1985, 7: 69～146
18 Moss G I. Temperature effects on flower initiation in sweet orange (*Citrus sinensis*). Aust. J. Agric. Res., 1976, 27: 399～407
19 Yelenosky G, Guy C L. Carbohydrate accumulation in leaves and stems of 'Valencia' orange at progressively colder temperatures. Bot. Gaz., 1977, 138: 13～17
20 Guy C L, Yelonosky G, Sweet H C. Distribution of ^{14}C photosynthetic assimilates in 'Valencia' orange seedlings at 10 ℃ and 25 ℃. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1981, 106 (4): 433～437
21 Scholefield P B, Sedgley M, Alexander D M. Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. Sci. Hort., 1985, 25: 99～110
22 Jones W W, Embleton T W, Coggins Jr C W. Starch content of roots of 'Kinnow' mandarin trees bearing fruit in alternate years. HortScience, 1975, 10: 514
23 Kozlowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. Bot. Rev., 1992, 58 (2): 107～222
24 Sachs R M. Nutrient diversion: A hypothesis to explain the chemical control of flowering. HortScience, 1977, 12: 220～222

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net