

柑桔隔年结果的生理机制研究进展

周俊辉

(仲恺农业技术学院园艺系, 广东广州 510025)

摘要: 柑桔隔年结果是世界上柑桔业的一大问题, 严重影响了果实的产量和经济效益。该文对柑桔种类和品种、碳水化合物和氨基酸等代谢产物、核酸和核苷酸、矿质营养、激素、蛋白质及酶等影响柑桔成花和隔年结果的相关因素进行了评述, 为今后的研究和生产提供参考依据。

关键词: 柑桔; 隔年结果; 生理机制

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)01-0083-07

Review on physiological mechanism of alternate bearing in *Citrus*

ZHOU Jun-hui

(Horticulture Department, Zhongkai Agrotechnical College, Guangzhou 510225, China)

Abstract: Alternate bearing of *Citrus* is a major problem in the *Citrus* industry of the world. This may decrease the fruit production and the economic returns severely. So these factors such as the *Citrus* species and variety, carbon hydrate and amino acids, nucleate and nucleotide, mineral nutrition, plant hormones, protein and enzyme, influencing the flowering and alternate bearing of *Citrus*, were reviewed to provide reference basis for research and industry.

Key words: *Citrus*; alternate bearing; physiological mechanism

柑桔是我国南方最重要的常绿果树, 也是亚热带地区的主栽果树。柑桔普遍存在隔年结果(alternate bearing)现象, 这是我国及世界上柑桔生产中存在的一个问题。为了防止果树隔年结果, 减少产量幅度, 提高果实商品品质, 在实践上采取了很多措施。如在大年时疏花疏果, 大年花芽分化期环割、环剥, 喷施 PP₃₃₃ (李学柱等, 1991; 许建楷等, 1994)。小年花期喷施 GA₃、2,4-D 等保花保果剂, 抹春梢、抹夏梢或喷施生长抑制剂 SADH、CCC 等调控营养生长, 减缓果梢矛盾, 以增加小年产量。在小年花芽分化期喷施 GA₃ 以减少翌年的花量 (Almaguer 等, 1993; Ben-Tal, 1986) 等等。虽然这些措施能减轻大小年结果的幅度, 但不足以有效地克服。

隔年结果产生的原因之一就是花芽分化问题。

果树的花芽分化一般不受光周期和春化作用的影响 (Monselse 等, 1982), 它包括花诱导 (flower induction)、转移 (translocation)、唤醒 (evocation) (Marcelle, 1984), 中间相距时间长, 影响因子多, 变化复杂, 为认识花芽分化的机理造成困难。虽然在形态解剖、生理生化、遗传等方面已积累了一定的资料, 但离真正明了果树花芽分化的本质还有很远的距离。长期大量的关于果树体内营养状况、激素等与果树花芽分化有关的研究, 一直未取得一致的看法。

1 隔年结果的园艺特征

1.1 柑桔种类、品种等与隔年结果的关系

隔年结果最为普遍的是宽皮柑桔及其杂交后

收稿日期: 2003-09-01 修订日期: 2004-02-16

作者简介: 周俊辉(1963-), 男, 江西临川人, 博士, 副教授, 从事园艺植物生理研究。

本文摘自博士论文中前言部分, 谨以此文深切怀念导师我国著名的园艺学家章文才先生。

代,国外的如‘Clementine’红桔、‘Wilking’桔、‘Kinnow’桔、‘Murcott’桔(Davenport, 1991),我国的本地早、南丰蜜桔、椪柑等极易隔年结果。甜橙中,伏令夏橙、华盛顿脐橙和锦橙也易隔年结果。易于隔年结果的宽皮柑桔果实中种子数偏多,无核种如甜橙、葡萄柚、柠檬等隔年结果较轻(Moss 等, 1981)。但温州蜜柑的尾张品系和一些极早熟品系也易形成大小年结果,朱红桔等品种大小年不明显。

1.2 柑桔砧木的影响

在以色列内陆半干旱条件下,‘Shamoutti’甜橙表现隔年结果现象,部分原因是与酸橙作砧木有关。在地中海地区,酸橙砧被同样认为是导致宽皮柑桔大小年发生严重的原因之一(Monselise 等, 1982)。我国南方常用枳作砧木,枳的类型较多,还未见有报道枳砧类型对结果的影响。

1.3 树龄的影响

大多数果树大小年结果现象出现在结果盛期至盛果后期,幼年结果树隔年结果现象不怎么明显,温州蜜柑中的极早熟品系由于生长势弱,易花芽分化,结果早,隔年结果出现的时间可能要比其他品种早。

1.4 气候的影响

温州蜜柑受产地气候条件变化的影响很大,如柑桔开花期间异常高温导致温州蜜柑大量落果,以及越冬期间长江流域中下游地区常出现的冻害而诱发的大小年结果。又如气温较低的美国加州海岸地带和澳大利亚内陆的伏令夏橙(Moss 等, 1981)、以色列干旱地带的粘重土壤上栽植的‘Shamoutti’甜橙有隔年结果现象(Davenport 等, 1992)。

2 代谢产物与隔年结果的关系

2.1 碳水化合物

开花和结实会消耗树体大量的贮藏养分和当年的同化养分,不仅限制了枝梢和叶片的生长,而且影响了根系的生长。碳水化合物如淀粉是某些易于隔年结果的宽皮柑桔品种在大年时进行花芽分化的限制因素(Goldschmidt 等, 1985, 1982)。一株威尔金桔在小年的叶、枝淀粉含量是大年的 3.4 倍,可溶性糖的变化倾向是一样的(Monselise 等, 1982)。小年预备枝在花芽分化期有较高的可溶性糖,而大年树则较低(李学柱等, 1980)。环剥枝干能增加花量和淀粉含量(Goldschmidt 等, 1985)。所以以淀粉的形式贮存水平在柑桔和其它果树成花作用中起显著

的调节作用(Bernier 等, 1981; Sachs 等, 1983)。

但是,碳水化合物和成花并没有一种因果关系。Goldschmidt 等(1985)对‘Shamoutti’甜橙喷施 GA_3 可以增加环剥枝和未环剥枝内淀粉含量,但都减少了花芽分化。李道高(1984)用日本夏蜜柑作的类似试验也得出相同的结果。控水促花处理的淀粉含量降低(邓烈等, 1991)。柠檬树的淀粉含量和花数量没有显著的相关性(Chaikiattiyos 等, 1994)。

2.2 氨基酸

刘孝仲等(1982, 1984)观察到甜橙和伏令夏橙花芽分化期,花原基形成前氨基酸消耗最大。程洪等(1990)发现,经 GA_3 处理,暗柳橙芽内总游离氨基酸含量,特别是碱性氨基酸含量下降,环剥则使碱性氨基酸含量上升,与李学柱等(1991)、甘玲等(1990)的报道一致。这些氨基酸含量动态变化,可能与基因被阻遏或表达导致的某些特异蛋白质的合成有关,也可能是营养芽与花芽在代谢上差异的表现。

碳氮关系在花芽分化中的作用是非常重要的。栽培实践中,通过整形修剪以提高树体对光能的利用率,通过施肥加强树体的营养水平,以及环剥、弯枝、生长延缓剂的使用,都是为了促进植株能更好地进行成花作用。因此,C/N 比假说迄今为止仍然是用来解释花芽分化控制机理的基本论点之一。但是迄今为止,未能找到花芽分化的临界碳氮比值,也有很多实例并不符合这一假说,也不能简单地用 C/N 比来解释营养生长与生殖生长的动态关系。

3 核酸及其成分与隔年结果的关系

3.1 核酸

植物花芽分化时通常大量转录 rRNA 和 sRNA,以满足器官分化之需,但是对花芽诱导期核酸变化的情况尚不清楚(王隆华, 1992)。

黄辉白等(1990, 1991)报道,对暗柳橙去叶抑花与留叶促花比较,在生理分化期降低芽内总核酸及 DNA 水平,但对 RNA 无明显影响;喷 GA_3 抑花导致芽内总核酸和 RNA 水平降低,但对 DNA 无明显影响,成花茎端组织分化明显,细胞中核酸含量比不成花茎端高;辅原套和周围分生区核酸的活性与成花关系最密切。锦橙大年营养枝芽中 DNA 含量显著高于小年花芽, RNA 则正好相反,因而大年 RNA/DNA 明显低于小年花芽(李学柱等, 1992)。在花芽生理分化期,叶面喷布 GA_3 能导致 RNA/

DNA 下降(章文才,1994)。但现有关于核酸代谢与果树成花关系的研究还未能深入,还有不明确之点。

3.2 核苷酸

核苷酸成分可以促进植物成花,环剥促花发现植物韧皮部汁液中含有大量的 ATP,用尿嘧啶和黄嘌呤可促进葡萄柚和油橄榄成花,促进了 RAN 和蛋白质的合成(Lay-Yee 等,1987)。核苷酸可能专一性地干扰产生成花抑制的基因,cAMP 作用机理主要通过激活与成花诱导有关的蛋白激酶(王隆华,1992)。

4 矿质营养与隔年结果的关系

矿质元素营养可能影响多种果树的花芽形成。某种元素的过多或过少,或各种元素间平衡失调都会影响花芽分化。甜橙大年预备枝的叶片在花芽生理分化期的磷、钾含量比小年低,钙镁含量较高,尤其是大年预备枝钙量大大高于小年(李学柱,1980)。Golomb 等(1987)测定了威尔金桔的矿质元素,小年树含氮量比大年树多 40%~114%,大年树硝态氮积累,钙较多。对结果过多的树疏果会降低硝态氮和钙的含量,柑桔中含钙多时花芽分化少。

花芽分化期增施磷肥可促进成花,施用磷酸铵可减轻喷施 GA_3 造成的抑花作用(Garci 等,1986)。对低温胁迫或适度制水胁迫的树进行叶面喷施低缩二脲尿素,可增加两倍的开花强度(Lovatt 等,1988)。

微量元素的平衡可减轻隔年结果。在华盛顿脐橙小年叶片中,微量元素含量尤其是 Zn 和 Mn 低,大年正相反,叶面喷施螯合的 Mn、Fe 和 Zn 可增加小年的产量(Fawzi 等,1988)。还未见到 B 对隔年结果的影响的报道。

5 激素与隔年结果的关系

5.1 生长素类

大年结果树的柑桔营养枝中 IAA 含量比小年结果树高约 4~5 倍(邓烈等,1991)。Davenport (1991)用 2,4-D 12 mg/L 处理‘Shamoutti’甜橙、华盛顿脐橙和那伏勒甜橙减少了成花。TIBA 可能是抑制了 IAA 的运输,而促进葡萄柚实生苗成花。

事实上,生长素抑制开花多发生于花芽诱导前和诱导期中。外用 NAA 可促进菠萝、柠檬徒长枝开花,用 NAA 作苹果、柑桔疏果剂时,有时未达到疏果要求,却促进了花芽分化(Sachs,1997)。内源

生长素含量与花发端呈负相关性,但花芽的正常发育需足够的生长素(Smulders 等,1988)。生长素早期抑制开花的原因,可能是诱导 RNA 合成,改变蛋白质性质有利于营养发育或抑制 DNA 合成和细胞分裂(Goldschmidt 等,1982)。许多生长素拮抗剂如 B_9 、CCC、TIBA 促进果树开花主要原因之一,在于减少 IAA 含量或阻遏 IAA 的运输(Davenport,1991)。

5.2 赤霉素类

果树树体内 GAs 的来源有根、幼叶、种子,无核柑桔的 GAs 来自果皮。Saidha 等(1983),Plummer 等(1989),李学柱等(1991),邓烈等(1991)分别发现威尔金桔、伏令夏橙、锦橙或椪柑大年结果树的春梢营养枝内源 GAs 都远比小年高,靠近果实的营养枝比远离者含有更高的内源 GAs。

但也有报道,GAs 类物质含量在结果枝和非结果枝无显著性差异(Murai 等,1992)。GAs 在枝梢端的内源含量因植物种类而别,且不同植物内 GAs 类型也不同(Takahashi 等,1983;Talon 等,1990)。

GA_3 在大量的木本被子植物中抑制成花(Pharis 等,1985),在柑桔多数种类中有抑制成花的效果(Davenport,1983;Guardiola,1982a,1982b;Iwahori,1978;Monselise 等,1981;Southwick 等,1987)。

GAs 对成花作用的效果视果树种类、施用浓度、时期、方式和 GAs 类型而异。‘Shamoutti’甜橙用 GA_3 、 GA_{4+7} 均可抑制其成花, GA_1 、 GA_3 、 GA_4 、 GA_7 、 GA_8 、 GA_9 等对抑制成花效果以 GA_7 最强, GA_8 、 GA_9 的效果不明显。GAs 中有活性的可能不是 GA_3 而是 GA_1 (曾曩,1992;Poling 等,1988)。所以有必要对 GAs 的特性、分布及功能进行深入研究。

与此相反,抑制 GAs 生物合成或运输的生长调节剂应是促进成花。沙田柚(孙文全,1989)、柠檬(秦焯南等,1994)、新会橙(周海平,1996)、伏令夏橙(Davenport,1991)、“Frost”丹西红桔(Davenport,1991)、“Shamoutti”甜橙(Davenport,1991)、椪柑(许建楷等,1994)等使用 PP_{333} 提高花枝的生成量,其它生长调节剂如 B_9 、CCC、BTOA 等喷施到甜橙和柠檬树上也能明显促进成花(Davenport,1991)。但日本的温州蜜柑(Iwahori,1978),南非的‘Eureca’柠檬(Davenport,1991)、佛罗里达州的‘Tahiti’来檬(Davenport,1991)促花效果不明显。

Gas 能促进 DNA 转录大量的 mRNA,翻译特定的酶蛋白。所以,在花芽分化前,GAs 可能通过合成或活化特定的抑花蛋白或有关酶而抑制了成花。

5.3 乙烯

外用乙烯发生剂可促进苹果、梨、芒果、菠萝的花芽分化,而其效应与处理时间有关。乙烯在植物组织中可引起内源 IAA 水平下降,并抑制 IAA 的运输(曾襄,1992)。低浓度的 IAA 可诱导乙烯产生而促进成花(Ebert 等,1981)。外用 NAA 的促花作用,并非是 NAA 直接的而和诱导乙烯有关(Sachs, 1977)。故推测生长素类是通过乙烯来调节植物的开花。乙烯处理植物可能改变酶的数量和种类,因此,乙烯可能通过蛋白质的合成起作用。

5.4 细胞分裂素类

CTKs 主要来自植物的根系和种子。摘叶可抑制成花,可能因为叶内也能合成 CTKs,或通过影响蒸腾影响根部 CTKs 的向上供应。大红柑 10~11 月中旬花芽形态分化之前,花芽和营养芽中 CTKs 均较低,此后花芽中含量增加,至萼片期达最大值(梁立峰等,1986)。在温州蜜柑上使用结果也类似(阮勇凌等,1991)。CTK 总量在大小年树之间无差异,而二氢玉米素(diHZE)均表现大年营养枝中含量数倍于小年营养枝(邓烈等,1991)。

BA 在柑桔花芽生理分化期(11 月上旬)喷施极显著地抑制了花芽分化,提高内源 GAs、ZR 的含量,降低了 ABA 含量,而在形态分化开始后喷施则极显著地促进花器发育和次年花量(李学柱等,1992)。

CTKs 在成花中的作用是解除顶端优势,使分生组织有丝分裂活性增加(王隆华,1992)。CTKs 影响细胞核蛋白质磷酸化,从而解除组蛋白对开花基因的阻遏作用,或与结合蛋白(受体)一起激活 RNA 聚合酶而影响 RNA 和蛋白质的合成(张德顺,1991)。

5.5 脱落酸 ABA

温州蜜柑花芽诱导期 ABA 含量较低,而花芽形态分化期保持相对较高水平(阮勇凌等,1989)。柑桔大年结果树内源 ABA 含量明显下降,而小年结果树内源 ABA 明显上升(邓烈等,1991)。环割促花提高了柑桔的 ABA 含量(甘玲等,1990)。

威尔金桔大年树的叶、茎、芽内 ABA 含量分别为小年树的 4.3、6.0 和 2.2 倍,这是因为结实使树体处于胁迫状态的结果,甚至翌年萌芽也延迟了,这时高 ABA 含量并不利于花芽分化(Goldschmidt, 1984)。在其它植物上也没有发现内源 ABA 含量与成花有明显的联系(王隆华,1992)。伏令夏橙大小年与 ABA 含量无关,而可能与 tABA 含量高有

关(Jones 等,1976)。伏令夏橙大年芽内的反 2-反 4-ABA 显著高于小年树内的含量,两者的顺 2-反 4-ABA 含量差异较小(Goldschmidt, 1984)。但是另一些作者却在威尔金桔大年树的叶、芽中检测到高含量的顺 2-反 4-ABA。看来,ABA 及其不同形态对成花的作用还需进一步研究。

ABA 对成花有利作用:(1)引起营养生长停止;(2)可抑制淀粉酶活性,使淀粉累积(McCloughlin 等,1984);(3)与 GAs 相拮抗(Bangerth 等,1986)。不利作用是与诱导休眠有关,生长点在休眠状态下不能成花。

6 蛋白质及酶与隔年结果的关系

6.1 同工酶或其它蛋白

果树花芽分化过程中总伴有蛋白质合成过程的增强(Marcelle, 1984; Murai 等, 1992)。在柑桔等果树上研究成花特异蛋白表达的报道很少。Monselise 等(1978)报道 GA_3 处理后可增加一条电泳谱带,并认为这可能是一种抑花蛋白。何绍兰等(1989)发现温州蜜柑花芽分化期喷施 GA_3 后,芽内过氧化物同工酶比对照新增加一条谱带,而且还有几条酶带活性增强,接近于大年后芽的谱型。

6.2 组蛋白

组蛋白含有较多的赖氨酸、组氨酸、精氨酸等碱性氨基酸。 GA_3 处理暗柳橙可明显减少芽内游离组氨酸水平,可能是促进了组蛋白大量合成(程洪等,1990)。不同植物不同发育时期,组蛋白很少差别,组蛋白与基因表达无关,而非组蛋白(酸性蛋白)、磷酸化蛋白如 DNA 聚合酶、RNA 聚合酶则调节基因的表达(张德顺,1983)。

6.3 硝酸还原酶

果树大年时叶片的硝酸还原酶比小年时活跃,但由于代谢上受到某些障碍,结果使硝态氮积累(Golomb 等,1987)。硝酸还原可提高 ATP 水平,虽能知道果树成花中需能荷,但对硝酸还原酶在其中的作用未知。硝酸还原酶是专一底物诱导酶,活性不同,可作为判断氮素营养状况的指标之一。

6.4 淀粉酶

GAs 诱导淀粉酶形成,可能抑制花的分化与减少淀粉含量有关(Banno 等,1984)。抑花处理提高了 α 淀粉酶活性,并相应引起枝条中淀粉含量下降,促花处理则不同程度降低了 α 淀粉酶活性,但在控水

处理时反而降低了淀粉酶的活性,但是其活性是由同工酶谱带强弱而估算的,没有量化(邓烈等,1991)。

综上所述,柑桔等果树成花是一个受内外因子影响多且复杂的生理生化过程,不仅有营养物质的积累,激素动态的变化还受遗传基因控制。柑桔等果树是多年生木本植物,受外在因素影响很大,某些偶然因素可使花芽分化过程中止。因此,探讨果树成花的生理机制,应综合考虑营养、酶蛋白、激素等的变化及关系,才能较全面、深入地理解隔年结果产生的根本原因,为生产上提供切实可行的调控措施。

参考文献:

- 王隆华. 1992. 植物开花生理[A]. 见:余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 300—309.
- 孙文全. 1989. 植物激素分布、相互作用及平衡关系对果树花芽分化影响[J]. 北方园艺, (11~12): 43—47.
- 张德颐. 1991. 植物激素对基因表达的调控[J]. 植物分子生物学与生物工程, 38—55.
- 周海平. 1996. 喷施 PP₃₃₃ 与环割促进新会橙开花结果的效应[J]. 中国南方果树, 25(3): 12.
- 章文才. 1994. 柑桔花芽分化及保花保果研究进展[J]. 中国柑桔, 增刊, 5—7.
- 曾 襄. 1992. 果树生理学[M]. 北京: 农业大学出版社, 140—177.
- AlmaguerGV, Espinoza JK. 1993. Forced production in *Citrus* trees with the application of growth regulators in Mexico [J]. *Proc Inter American Soc Trop Hort*, 37: 105—112.
- Bangerth F, Freimuller M, El-Mahdy RK. 1986. Effects of growth regulators on endogenous hormones in apple shoot tips and possible relations to flower formation [J]. *Acta Hort*, 179(1): 271—272.
- Banno K, Hayashi S, Tanabe K. 1984. Relationships between flower bud formation and nitrogen nutrition in Japanese pear (*Pyrus serotina* Rehd)[J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 53(3): 265—270.
- Ben-Tal Y. 1986. Flowering: its control by vegetative growth inhibition [J]. *Acta Hort*, 179: 329—335.
- Bernier G, Jean-Harie Kinet, Roy M Sachs. 1981. The physiology of flowering Vol 1, 2[M]. Florida: Boca Raton CRC Press, 21—90.
- Chaikiattiyos CMM, Rasmussen TS. 1994. Floral induction in tropical fruit trees: effects of temperature and water supply [J]. *J Hort Sci*, 64(3): 397—415.
- Cheng H(程 洪), Huang HB(黄辉白). 1990. A preliminary report on the effects of floral inhibition by gibberellins and promotion by girdling on free amino acid metabolism in *Citrus* buds(柑桔成花的抑制或促进处理对芽内游离氨基酸代谢的影响)[J]. *J Fruit Sci(果树科学)*, 7(2): 75—80.
- Davenport TL. 1983. Daminozide and gibberellin effects on floral induction of *Citrus latifolia* [J]. *Hortsci*, 18: 947—949.
- Davenport TL. 1991. Citrus flowering [J]. *Ann Rev Hort*, 13: 349—408.
- Deng L(邓 烈), Li XZ(李学柱), He SL(何绍兰). 1991. Relationships between flower bud formation and endogenous hormones and amylase activity in *Citrus*(柑桔花芽分化与内源激素及淀粉酶活性的关系)[J]. *J Southwest Agri Univ(西南农业大学学报)*, 13(1): 87—91.
- Ebert A, Bangerth F. 1981. Relations between the concentration of diffusible and extractable gibberellin-like substances and the alternate bearing behavior in apple as affected by chemical fruit thinning [J]. *Sci Hort*, 15(1): 45—52.
- Fawzi AFA, Firgany AH, Sanad SH, et al. 1988. Mineral nutrition of 'Navel orange' at alternate bearing [J]. *Hort Abst*, 56(7): 7 358.
- Gan L(甘 玲), Chen ML(陈梦龙), Li SW(李顺望), et al. 1990. The physiological mechanism of girdling in relation to the flower bud differentiation of *Citrus*(环割促进柑桔花芽分化的生理机制研究)[J]. *China Citrus(中国柑桔)*, 19(3): 10—13.
- Garcia-Luis A, AlmelaV, Monerri C, et al. 1986. Inhibition of flowering in vivo by existing fruits and applied growth regulators in *Citrus unshiu* [J]. *Physiol Plantarum*, 66(3): 515—520.
- Goldschmidt EE. 1984. Endogenous abscisic acid and 2-trans-abscisic acid in alternate bearing 'wilking' mandarin trees [J]. *Plant Growth Regulation*, 2(1): 9—13.
- Goldschmidt EE, Aschkenai NY, Herzano Y, et al. 1985. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in *Citrus* [J]. *Sci Hort*, 26(2): 159—166.
- Goldschmidt EE, Golomb A. 1982. The carbohydrate balance of alternate-bearing *Citrus* trees and the significance of reserves for flowering and fruiting [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 107(2): 206—208.
- Golomb A, Goldschmidt EE. 1987. Mineral nutrient balance and impairment of the nitrate-reducing system in alternate-bearing 'wilking' mandarin trees [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 112(2): 397—401.
- Guardiola JL. 1982a. Flower inhibition and development in *Citrus* [J]. *In Proc Inter Soc Citriculture*, 242—246.
- Guardiola JL, Monerri C, Agusti M. 1982b. The inhibitory effect of gibberellic acid on flowering in *Citrus* [J]. *Physiologia Plantarum*, 55(2): 136—142.
- He SL(何绍兰), Li XZ(李学柱), Deng L(邓 烈). 1989. Effects of alternative fruiting and GA₃ application on the flower bud differentiation and POX isozymes of satsuma orange (*Citrus unshiu*)(温州蜜柑大小年结果和喷布赤霉素对花芽分化及过氧化物酶同工酶的影响)[J]. *China Citrus(中国柑桔)*, 18(2): 16—18.
- Huang HB(黄辉白), Cheng H(程 洪), Huang DH(黄迪

- 辉), *et al.* 1991. Hormone and nucleic acid metabolism in response to floral promotion and inhibition in *Citrus*(柑桔促进与抑制成花情况下的激素与核酸代谢)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **18**(3): 198—204.
- Iwahori S. 1978. Use of growth regulators in the control of cropping of mandarin varieties[J]. *Proc Int Soc Citriculture*, **1**: 263—270.
- Iwahori S, Oo Hata JT. 1982. Control of flowering of satsuma mandarins(*Citrus unshiu* Marc.) with gibberellin[J]. *Proc Inter Soc Citriculture*, 1981, *Shimizu Japan Fruit Tree Research Sta*, vol1, 247—249.
- Jones WW, Coggins CW Jr, Embleton TW. 1976. Endogenous abscisic acid in relation to bud growth in alternate bearing 'valencia' orange[J]. *Plant Physiol*, **58**: 681—682.
- Lay-Yee MJ, Sachs RM, Reid MS. 1987. Changes in cotyledon mRNA during floral induction of *Pharbitis nil* cv. Violet [J]. *Planta*, **171**: 104—109.
- Li DG(李道高). 1984. Influence on the content of carbon, nitrogen and gibberellin and on bud differentiation of *Citrus* by girdling and spraying with GA₃(环割和赤霉素对柑桔花芽分化和碳氮以及赤霉素含量的影响)[J]. *J Southwest Agri Univ*(西南农业大学学报), **4**(3): 31—37.
- Li XZ(李学柱), Deng L(邓烈). 1991. Influence of alternative bearing and amino metabolism on floral bud differentiation in sweet orange(甜橙大小年结果与氨基酸代谢对花芽分化的影响)[J]. *J Southwest Agri Univ*(西南农业大学学报), **13**(1): 82—85.
- Li XZ(李学柱), Deng L(邓烈). 1992. Regulation of flower bud differentiation and the contents of endogenous hormones by spraying *Citrus* trees with BA(喷布 BA 对柑桔内源激素及花芽分化的调控)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **19**(4): 314—318.
- Li XZ(李学柱), Hu YQ(胡运权), Kong Y(孔炎), *et al.* 1980. Study on the alternative bearing of sweet orange-floral bud differentiation and its physiology metabolism(甜橙大小年结果的研究——甜橙花芽分化及其生理代谢)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **7**(4): 17—23.
- Li XZ(李学柱), Li J(李劲), Deng L(邓烈). 1992. Nucleic acid control inhibition flower bud differentiation of the sweet orange trees by over-cropping and spraying with GA₃(甜橙过量结果与喷布赤霉素抑花的核酸调控)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **25**(3): 72—75.
- Liang LF(梁立峰), Ji ZL(季作梁), Kuang SL(邝森林). 1986. Fluctuation of endogenous cytokinins levels during the formation processes of floral and vegetative buds in mandarin (*Citrus reticulata* cv. Da Hong Gan)(大红柑花芽及营养芽形成过程的内源细胞分裂素变化动态)[J]. *J South China Agric Univ*(华南农业大学学报), **7**(4): 11—16.
- Liu XZ(刘孝仲), Lai Y(赖毅). 1982. Experiment of controlling floral quantity by spraying GA₃ in valencia orange(赤霉素控制伏令夏橙花量试验)[J]. *China Citrus*(中国柑桔), **3**: 15—16.
- Liu XZ(刘孝仲), Lai Y(赖毅), Xu SJ(许生吉), *et al.* 1984. A study on the fluctuation of protein and amino acid contents during the flower bud differentiation period in valencia oranges trees(伏令夏橙花芽分化期间蛋白质、氨基酸含量变化)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **11**(2): 87—92.
- Lovatt CJ, Zheng YS, Hake KD. 1988. Demonstration of a change in nitrogen metabolism influencing flower initiation in *Citrus*[J]. *Israel J Bot*, **37**(2~4): 181—188.
- Marcelle R. 1984. The flowering process and its control[J]. *Acta Hort*, **149**: 65—69.
- McLaughlin JM, Greene DW. 1984. Effects of BA, GA₄₊₇, and Daminozide on fruit set, fruit quality, vegetative growth, flower initiation and flower quality of 'Golden Delicious' apple[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, **109**(1): 34—39.
- Monselise SP, Brosh P, Costo J. 1981. Off-season bloom in 'Temple' orange repressed by gibberellin[J]. *Hortscience*, **16**(5): 786.
- Monselise SP, Goldschmidt EE. 1982. Alternating bearing in fruit trees[J]. *Hort Rev*, **4**: 128—173.
- Monselise SP, Goldschmidt EE, Golomb A. 1982. Alternate bearing in *Citrus* and ways of control[J]. *Proc Inter Soc Citriculture*, *Shimizu Japan Fruit Tree Research Sta*, **1**: 237—242.
- Monselise SP, Goren R. 1978. The role of internal factors and exogenous control in flowering, peel growth, and abscission in *Citrus*[J]. *Hortscience*, **13**(2): 134—139.
- Moss GI, Berington KB, Gallasch PT, *et al.* 1981. Alternate cropping of valencia oranges[J]. *Sci Bull Dep Agri New Southwales*, **88**: 27.
- Murai Y, Horiuchi S, Matsui H, *et al.* 1992. Flower bud formation of 'Kawano Natsudaikai' in relation to soluble protein and GA like substances in leaf and bark tissues of bearing or non-bearing shoots[J]. *J Jap Soc Hort Sci*, **60**(4): 833—837.
- Murai Y, Yuda E, Matsui H, *et al.* 1989. Flower bud formation in 'Kawano Natsudaikai' in relation to protein and amino acid contents in leaf and bark tissues[J]. *J Jap Soc Hort Sci*, **58**(1): 69—73.
- Ni DX(倪德祥), Deng ZL(邓志龙). 1992. Regulation of plant hormones on gene expression(植物激素对基因表达的调控)[J]. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **28**(6): 461—465.
- Ogata T, Ueda Y, Shiozaki S, *et al.* 1995. Effects of gibberellin synthesis inhibitors on flower setting of satsuma mandarin [J]. *J Japan Soc Hort*, **64**(2): 251—259.
- Pharis RP, King RW. 1985. Gibberellins and reproductive development in seed plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, **36**: 517—568.
- Plummer JA, Mullins MG, Vine JH, *et al.* 1989. The role of endogenous hormones in shoot emergence and abscission in

- alternate bearing valencia orange trees[J]. *Acta Hort*, **239**: 341—344.
- Poling SM, Maier VP. 1988. Identification of gibberellins in navel oranges[J]. *Plant Physiol*, **88**: 639—670.
- Qin XN(秦焯南), Xie LH(谢陆海), Zhou RG(周仁刚), et al. 1994. Effects of PP₃₃₃ on lemon flower formation and its quality(PP₃₃₃对柠檬成花、花量及花质的影响)[J]. *China Citrus*(中国柑桔), **23**(3): 3—5.
- Ruan YL(阮勇凌), Zhang SL(张上隆), Zhu KM(储可铭), et al. 1991. The types of cytokinins and their changes and abscisic acid in the stem of *Citrus unshiu* during flower bud initiation(温州蜜柑花芽分化期枝内细胞分裂素类型 and 脱落酸含量及其变化)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **24**(1): 55—59.
- Sachs RM. 1977. Nutrient diversion: an hypothesis to explain the chemical control of flowering[J]. *Hortscience*, **12**(3): 220—222.
- Sachs RM, Hackett WP. 1983. Source-sink relationships and flowering[A]. In: WJ Meudt (ed). *Strategies of plant reproduction*[M]. Ottawa: Allenheld Osmun, 263—272.
- Saidha T, Goldschmidt EE, Monselise SP. 1983. Endogenous growth regulators in tracheal sap of *Citrus*[J]. *Hortscience*, **18**(2): 231—232.
- Smulder MJM, Janssen GFE, Croes AF, et al. 1988. Auxin regulation of flower bud formation in tobacco explants[J]. *J EXP Bot*, **39**: 451—459.
- Southwick SM, Davenport TL. 1987. The role of gibberellins and ABA in *Citrus* flowering[J]. *Proc Plant Growth Regulator Soc Amer Lincoln, Nebraska, USA. P G R Soc Amer*, 487—488.
- Takahashi H, Saito T, Suge H. 1983. Separation of the effects of photo-period and hormones on sex expression in cucumber[J]. *Plant Cell Physiol*, **24**: 147—154.
- Talon M, Hedden P, Primo-Millo E. 1990. Gibberellins in *Citrus sinensis*: a comparison between seeded and seedless varieties[J]. *J Plant Growth Regulation*, **9**(4): 201—206.
- Xu JK(许建楷), Gao FF(高飞飞), Yuan RC(袁荣才), et al. 1994. Effects of PP₃₃₃ on flowering and control of growth of Ponkan(多效唑对促进椪柑成花和抑制冬梢的效应)[J]. *J Fruit Sci*(果树科学), **11**(1): 33—34.
- Zhang DS(张德顺). 1983. Element mechanism of phytohormones(植物激素作用的分子机理)[J]. *Plant Physiol Com*(植物生理学通讯), **19**(5): 11—2.

(上接第 17 页 Continue from page 17)

1997. Study on intraspecific competition of young Masson Pine(马尾松中幼龄林种内竞争的研究)[J]. *J Fujian College of For*(福建林学院学报), **17**(4): 289—292.
- Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), Wu JL(吴继林) et al. 2000. Spatial distribution pattern of *Tsuga longibracteata* (珍稀濒危植物长苞铁杉的分布格局)[J]. *J Plant Res and Env*(植物资源与环境学报), **9**(1): 31—34.
- WU CZ(吴承祯), HONG W(洪伟), WU JL(吴继林), et al. 2000. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population(珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **11**(3): 333—336.
- Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), Wu JL(吴继林), et al. 2000. Studies on kernel density estimation of species abundance distribution in two communities of rare and endangered plants(两种珍稀植物群落物种多度分布的方法研究)[J]. *J Trop and Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), **8**(4): 301—307.
- Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), Wu JL(吴继林), et al. 2001. A study on the interspecific competition in *Tsuga longibracteata* forest(长苞铁杉群落种间竞争的研究)[J]. *Acta Bot Boreali-occidentalia Sin*(西北植物学报), **21**(1): 154—158.
- Wu JL(吴继林), Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), et al. 1999. Weibull model of spatial distribution pattern of the endangered and rare plant *Tsuga longibracteata* and its application(珍稀植物长苞铁杉种群空间分布的 Weibull 模型及其应用研究)[J]. *J Jiangxi Agr Univ*(江西农业大学学报), **21**(4): 602—605.
- Wu CZ(吴承祯), Liao CZ(廖成章), Hong W(洪伟), et al. 2002. Local distribution of floristic composition for the major wood-plant in the *Tsuga longibracteata* communities(长苞铁杉林主要木本植物种类组成的局域分布)[J]. *J Fujian College of For*(福建林学院学报), **22**(3): 193—196.
- Zhan BQ(詹步清). 2002. Study on the inner-species competition and inter-species competition in mixed forest of manglietia yuyuanensis(乳源木莲混交林种内及种间竞争研究)[J]. *J Fujian College of For*(福建林学院学报), **22**(3): 274—277.
- Zou CJ(邹春静), Han SJ(韩士杰), Zhang JH(张军辉). 2001. Competition relationship among tree species in broad-leaved Korean Pine mixed forest and its significance for managing the forest(阔叶红松林种间竞争关系及其营林意义)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **20**(4): 35—38.
- Zou CJ(邹春静), Xue WD(徐文铎). 1998. Study on intraspecific and interspecific competition of *Picea mongolica*(沙地云杉种内竞争关系的研究)[J]. *Acta Phyt Sin*(植物生态学报), **22**(3): 269—274.