

‘哈斯’油梨花芽分化和开花过程观察

李娟^{1,*}, 司园园^{1,*}, 陈伟明², 罗小燕, 陈杰忠^{2,**}, 张登杰¹

(¹仲恺农业工程学院园艺园林学院, 广州 510225; ²华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

摘要: 以‘哈斯’油梨 (*Persea americana* Mill. ‘Hass’) 为材料, 利用石蜡切片技术和直接观察法研究其花芽分化和开花过程。结果表明: 在广州市地区, ‘哈斯’油梨末级梢顶芽的花芽分化始于 12 月下旬, 主要划分为花序分化、花被分化、雄蕊分化和雌蕊分化 4 个阶段; 单个花序分化自上而下进行, 顶端花最先完成分化。每朵花 36 h 内开闭两次, 存在雌雄蕊同花异熟现象, 第 1 次开花时间为当日 6: 30—10: 30, 闭合为 10: 30—12: 30, 此阶段雌蕊成熟, 具有受精能力; 第 2 次开花时间为次日 9: 30—14: 30, 闭合为 14: 30—16: 40, 此阶段花丝伸长, 雄蕊成熟, 向外散粉; 两次开花时间有部分重合。生产上可根据此特性来配置授粉树品种。

关键词: 油梨; 花芽分化; 开花

中图分类号: S 662.9

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 08-1585-08

Observation on Flower Bud Differentiation and Flowering Process of ‘Hass’ Avocado (*Persea americana*)

LI Juan^{1,*}, SI Yuanyuan^{1,*}, CHEN Weiming², LUO Xiaoyan¹, CHEN Jiezhong^{2,**}, and ZHANG Dengjie¹

(¹College of Horticulture and Landscape Architecture, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China; ²College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The flower bud differentiation and the flowering process of ‘Hass’ avocado were studied by means of the paraffin section technique and the direct observation method. The results showed that, in Guangzhou, the flower bud differentiation of the terminal shoot of ‘Hass’ avocado began in mid-late December, which was divided into four stages: inflorescence differentiation, perianth differentiation, stamen differentiation and pistil differentiation. Individual inflorescences differentiated from top to bottom, and apical flowers were the first to complete differentiation. The single flower of ‘Haas’ avocado has the characteristic of twice flowering, which opens and closes twice within 36 hours, and there is the isomorphism of pistil and stamen. The first flowering time was 6: 30 - 10: 30 and 10: 30 - 12: 30 was closed. The pistil matured at this stage and had the ability of pollination. The second flowering time was 9: 30 - 14: 30 at the next day, 14: 30 - 16: 40 was closed. At this stage, the filaments elongated, stamens matured and pollinated outward. There is a partial overlap between the two flowering times, and pollination tree varieties can be configured on the basis of the two times of flowering.

收稿日期: 2019-06-12; **修回日期:** 2019-08-01

基金项目: 广东省发展南亚热带作物办公室项目[粤热办(2015)4号]

* 并列第一作者

** 通信作者 Author for correspondence (E-mail: cjzlx@scau.edu.cn; Tel: 020-36076124)

Keywords: avocado; flower bud differentiation; flowering process

油梨(*Persea americana* Mill.)为樟科(Lauraceae)鳄梨属(*Persea*)多年生常绿果树。据 FAOSTAT Databas (2019 年) 数据统计, 近 10 年来世界油梨产业发展速度加快, 种植面积增长 50% 以上, 而产量增长近 80%, 进出口量由 643 000 t 增长到 3 892 000 t; 中国油梨进出口量从 1 000 t 飞跃到 54 000 t。

油梨为速生型多花树种, 成花量高达 $0.1 \times 10^6 \sim 1 \times 10^6$, 但由于营养竞争激烈, 导致花序和单花质量较差, 落花严重, 坐果率只有 0.1% ~ 0.23%, 因此产量不高。多数国家的油梨产量不足 $10 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ (Wolstenholme, 1987; Inoue & Takahashi, 1990; Schaffer & Andersen, 1994; Garner & Lovatt, 2008)。花芽分化和开花是产量形成的基础, 因此有必要对油梨成花进行研究。Salazar-García 等 (1998) 首次对油梨从营养生长向生殖生长的形态结构变化进行了观察研究, 并将其花芽形态分化分为 11 个阶段, 主要包括花芽诱导阶段、花序和单花发育阶段。随后国内外学者对油梨在不同地区的花芽分化和开花物候进行了观察研究, 发现不同地区的油梨成花物候存在较大差异 (Salazargarcia & Lovatt, 2000; Garner & Lovatt, 2008; Potchanasin et al., 2009; 葛宇 等, 2017)。广东是引入油梨的宜生区, 因引进时间短, 栽培经验积累较少, 产量低, 品质差的问题尤为突出。本试验以 '哈斯' 油梨为材料, 采用直接观察和石蜡切片法对其花芽分化和开花规律进行研究, 以期为油梨成花机理研究和授粉树的配置提供参考。

1 材料与方 法

2017 年 12 月—2018 年 4 月在华南农业大学果园, 选择长势良好, 树势基本一致的 4 年生 '哈斯' 油梨 (*Persea americana* Mill. 'Hass') 本砧嫁接树 3 株, 作为 3 个重复。

自 2017 年 12 月 18 日起, 分别于 12 月 21 日、次年 1 月 4 日、1 月 17 日、1 月 31 日、2 月 13 日、2 月 26 日、3 月 4 日进行采样。每株每次采集 10 个末级梢顶芽作为主观察对象, 同时采集下部 2 ~ 3 个腋芽进行辅助观察。在盛花期, 每株随机选取 10 个待开放的花蕾, 采用直接观察法进行开花过程的观察。自当日 6: 00 起, 每隔 10 min 肉眼观察 1 次, 从花蕾萌动开始, 记录开花过程; 采集发育状态与样品一致的未标记花蕾拍照观察 (型号: Canon EOS 7D, 日本)。花蕾萌动、展开、平展、闭合等发育状态, 以处于某发育状态的样品数占总样品数的比例超过 70% 来界定, 并以此来确定发育状态的时间。

采用石蜡切片法进行花芽结构观察 (袁明和胡超, 2006)。采集新鲜的顶芽置于 FAA 固定液 (70% 乙醇: 甲醛: 冰醋酸 = 90: 5: 5 体积比) 固定 48 h 以上, 之后置于 75% 乙醇中进行 4 °C 低温保存; 将全部固定好的顶芽进行逐级脱水和浸蜡; 将浸好蜡的顶芽置于包埋机内进行包埋制成蜡块; 将蜡块修整成梯形, 放入石蜡切片机上切片, 片厚 3 ~ 5 μm , 将蜡片置于温热的载玻片上展片; 将展开的切片依次放入二甲苯和乙醇中逐级洗脱; 然后将切片先放入 1% 番红染液染色, 之后用梯度乙醇脱色, 再用 0.5% 固绿染液染色, 二甲苯透明后用中性树脂胶封片, 最后用显微镜 (型号: OLYMPUS BX 53, 日本) 拍照观察。

2 结果与分析

2.1 ‘哈斯’油梨花芽分化结构观察

在广州市地区, ‘哈斯’油梨花芽分化始于12月下旬, 主要分为花序分化和花蕾分化(包括花被分化期、雄蕊分化期、雌蕊分化期)两个阶段, 分化顺序自上而下, 顶端花最先完成分化(图1~图3)。

12月21日, 主轴分生组织凸起, 开始进行花芽分化(图1, A); 至次年1月4日, 主轴分生组织两侧各分化出一个花序原基, 花序原基顶部分生组织细胞较小, 多且密, 而基部细胞较大(图1, B); 随后分化出的聚伞花序, 继而分化出花蕾原基, 顶部花蕾较侧边花蕾先分化出花被原基和雌雄蕊原基, 到1月中旬, 顶部花蕾原基的两层花被已经分化形成, 可明显看到中间的雌蕊原基凸起和包围在周围的雄蕊原基(图1, C)。至此, 花序的各部分结构都已出现。

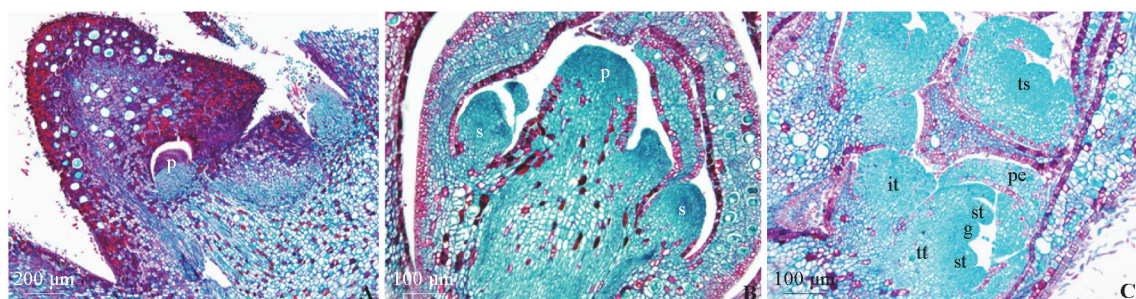


图1 ‘哈斯’油梨花序分化结构观察

A: 花芽分化前期(12月底); B: 花序原基分化期(次年1月初); C: 花蕾原基分化期(1月中旬).
p: 主轴分生组织; pe: 花被; it: 聚伞花序侧端花; g: 雌蕊; s: 二级花序分生组织; st: 雄蕊;
ts: 二级花序顶端花; tt: 聚伞花序顶端花。

Fig. 1 Structure observation of inflorescence differentiation of ‘Hass’ avocado

A: Before flower bud differentiation (end of December); B: Inflorescence primordium differentiation stage (early January of next year);
C: Flower bud primordial differentiation stage (mid-January). p: Primary axis meristem; pe: Perianth;
it: lateral flower of tertiary axis; g: Gynoecium; s: Secondary axis inflorescence; st: Stamen;
t: Terminal of secondary axis inflorescence; tt: Terminal flower of tertiary.

从1月中旬开始, 花蕾各器官的分化进行较快。1月下旬, 分化较早的雄蕊出现了造孢组织, 造孢组织细胞比周围细胞分布更紧密, 且与周围的细胞形成较清晰的缝隙, 雌蕊在结构上没有明显变化, 而侧端花的花被已经分化, 雌雄蕊原基逐渐出现(图2, A、B)。到2月上旬, 花蕾各器官逐渐发育, 次级花序生长明显, 主轴分生组织变尖, 细胞伸长, 分化成叶芽(图2, C)。随着花蕾的发育, 可以观察到花粉粒中一般有4个药室, 药室之间由药隔隔开, 随着花粉的发育, 药室中的花粉母细胞进入减数分裂, 有的已经形成花粉粒外壁(又叫小孢子外壁), 有的败育; 在子房中部观察到有一群狭长的细胞, 排列紧密, 此为胚珠(图2, D、E)。3月上旬, 子房中间的胚珠外壁和内壁细胞排列紧密, 中间形成胚囊; 雌蕊发育完全, 花粉粒有的发育完全, 有的发育不完全, 至此花芽分化结束(图2, F)。

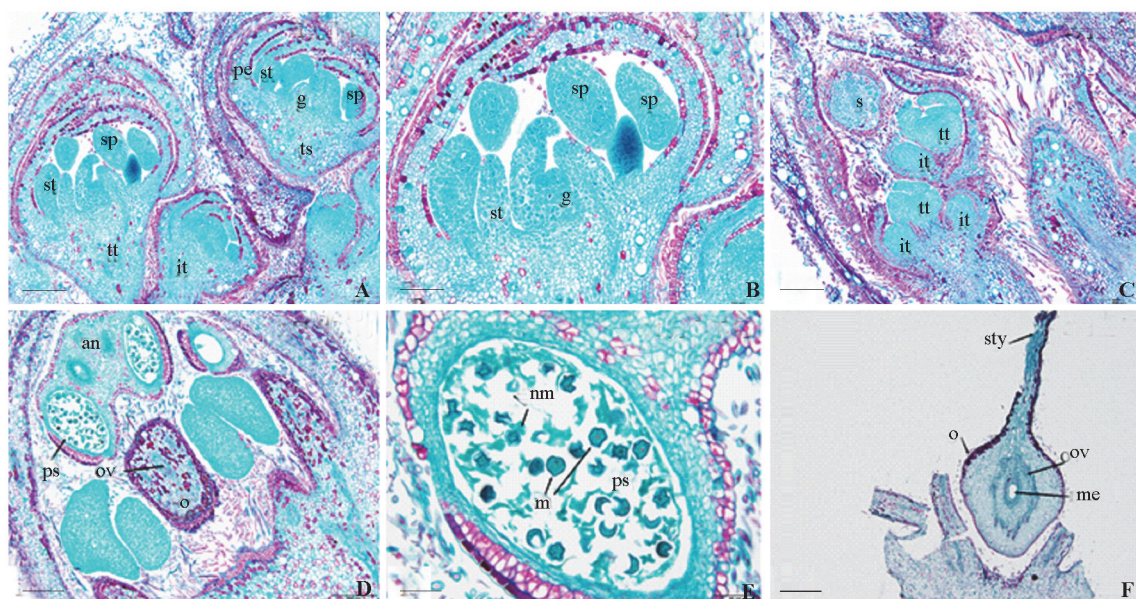


图2 ‘哈斯’油梨花蕾分化结构观察

A、B: 1月下旬; C: 2月上旬; D、E: 2月中上旬; F: 3月上旬。an: 花药; g: 雌蕊; it: 聚伞花序侧端花; m: 发育完全的花粉粒; me: 胚囊; o: 子房; ov: 胚珠; pe: 花被; ps: 花粉囊; s: 二级花序分生组织; sp: 造孢组织; st: 雄蕊; sty: 花柱; tt: 聚伞花序顶端花; um: 发育不完全的花粉粒。

Fig. 2 Structure observation of different treatments on flower bud differentiation of 'Hass' avocado

A, B: Late January; C: Early February; D, E: Early to mid February; F: Early March. an: Anther; g: Gynoecium; it: Lateral flower of tertiary axis; m: Microspores; me: Megaspore; o: Ovary; ov: Ovary with integuments; pe: Perianth; ps: Pollen sac; s: Secondary axis inflorescence; sp: Sporogenous tissue; st: Stamen; sty: Style; tt: Terminal flower of tertiary; um: Undeveloped microspores.

2.2 ‘哈斯’油梨花芽分化形态观察

1月中旬‘哈斯’油梨顶芽花序开始膨大(图3, A);到1月下旬次级花序出现,次级花序较小且紧凑,花序苞片还未展开,芽鳞片未脱落;随后次级花序继续膨大,腋芽生长旺盛(图3, B、C);到2月中下旬,次级花序柄伸长变粗,花序苞片逐渐脱落,次级花序完全裸露,顶部营养芽发育缓慢,聚伞花序结构未展开(图3, D);至2月下旬,次级花序轴继续伸长,聚伞花序逐渐展开(图3, E、F);至3月上旬,花序发育完全,次级花序轴伸长向外扩张,聚伞花序进入花期,顶部营养芽生长缓慢,处于短暂休眠状态(图3, G)。

2.3 ‘哈斯’油梨单花开花过程观察

在广州地区,‘哈斯’油梨初花期在2月底或3月初,花期持续20 d左右,单个花序开花顺序自下而上,最下部花发育较早,最顶部花发育最晚。‘哈斯’油梨顶芽花序分为两种(图4),一种是纯花芽花序;另一种为既有营养芽又有花芽的混合花芽花序。三级花序(聚伞花序)常着生3个花蕾,中间顶部花蕾发育较侧边花蕾发育早。



图3 ‘哈斯’油梨花芽分化形态观察

br: 聚伞花序苞片; i: 花序苞片; sb: 芽鳞基; s: 次级花序; t: 聚伞花序; v: 营养芽。

Fig. 3 Morphological observation of flower bud differentiation of ‘Hass’ avocado

br: Bracteole of tertiary axis; i: Inflorescence bract; sb: Bud scale base; s: Secondary of tertiary axis; t: Tertiary; v: Vegetative bud.

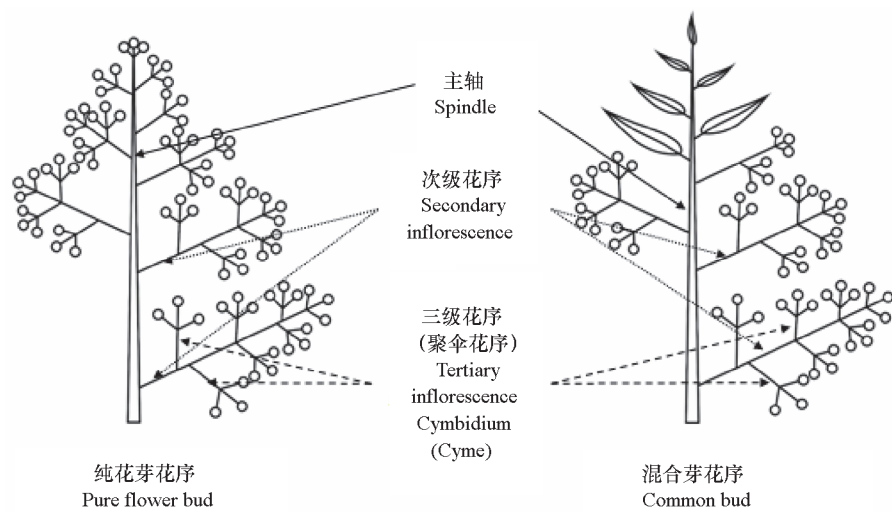


图4 ‘哈斯’油梨花序模式图

Fig. 4 Flower pattern diagram of inflorescence of ‘Hass’ avocado

油梨的单花具有两次开花和雌雄蕊异熟的特性。根据雌雄蕊成熟时间,油梨品种分为A型和B型,A型花第1次开花在上午,第1次开放雌蕊成熟,第2次开放雄蕊成熟;B型花第1次开花在下午,第2次开花均在第2天。‘哈斯’油梨属A型,单花两次开闭,时间范围为当日早上6:30至次日下午16:40(图5)。分为花瓣第1次开放、第1次闭合、第2次开放、第2次闭合4个时期。

花瓣第1次开放:淡黄绿色,内外2轮各3瓣,当日6:30外轮和内轮花瓣相继展开,7:40,6片花瓣逐渐平展,外轮花瓣内侧各着生的2枚雄蕊和内轮花瓣内侧各着生的1枚雄蕊露出,雄蕊花丝较短,花药未发育成熟,花盘开始分泌花蜜,柱头完全裸露,顶部形成钩状,具有受精能力。

花瓣第1次闭合:10:30内轮和外轮花瓣相继闭合,至12:30所有花瓣完全闭合。

花瓣第2次开放:次日9:30花瓣第2次裂开,雄蕊花丝发育较长,花瓣开展角度较大,雄蕊完全裸露,花药发育成熟,向外散粉,外轮花瓣内侧各有1枚雄蕊紧密包裹柱头,阻止柱头受精,直至11:00,花第2次完全开放。

花瓣第2次闭合:14:30内轮和外轮花瓣相继闭合,至16:40,花瓣第2次闭合,至此,单花开花过程结束。

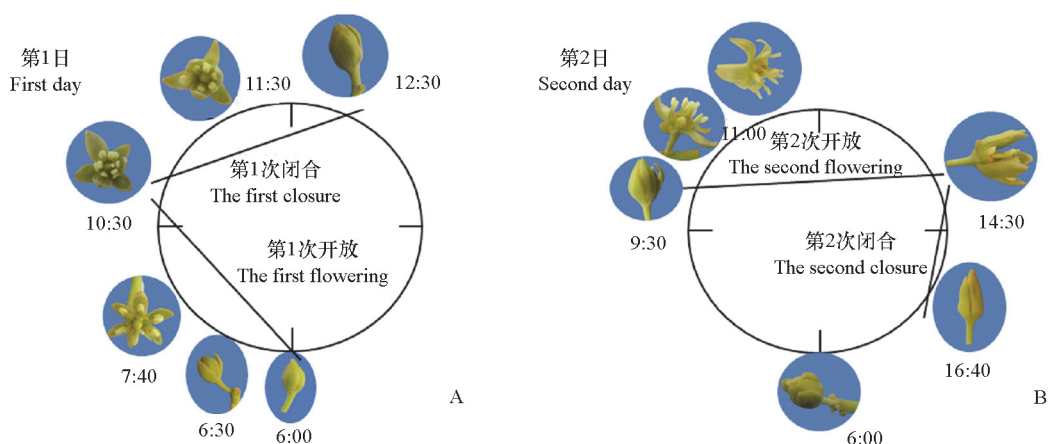


图5 ‘哈斯’油梨单花开放过程
 Fig. 5 Single flowering process of ‘Hass’ avocado

油梨单花发育过程中,花瓣,柱头,雄蕊会有一定程度的生长,尤其是在花瓣第1次闭合至花瓣第2次开放时间,花丝生长较快,花瓣明显增大,花开放完全结束后,花体积最大,在第1次开放后闭合的花体积次之,未开放的花蕾体积最小(图6)。

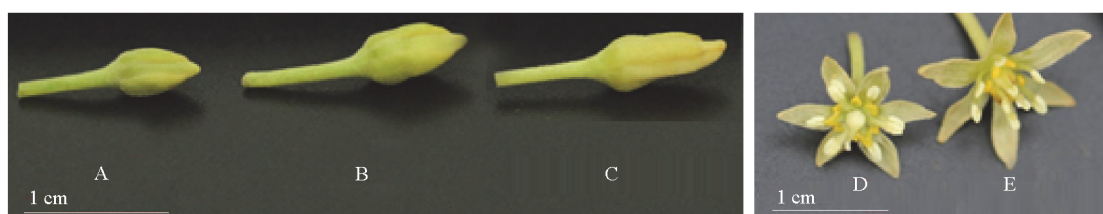


图6 ‘哈斯’油梨花蕾2次开花形态对比
 A: 未开放的花蕾; B: 第1次闭合的花; C: 第2次闭合的花; D: 第1次盛开的花; E: 第2次盛开的花。
 Fig. 6 The comparison of flower bud blossoms of ‘Hass’ avocado
 A: Unopened buds; B: The first closed flower; C: The second closed flower; D: First blooming; E: Second blooming.

3 讨论

常绿果树花芽分化是复杂的生理代谢过程。因果树成花习性不同, 形态建成存在差异。在本研究中, 广州地区‘哈斯’油梨各级花序原基在次年1月进入分化旺盛阶段, 其花芽分化大体上是按花序—萼片—花被—雄蕊—雌蕊顺序进行, 油梨花为两性花, 在后期雌雄蕊分化阶段不存在花性的歧异, 整个花序分化自上而下进行, 顶端花分化最早。这与 Salazar-García 等 (1998) 在加利福尼亚地区观察的‘哈斯’油梨大小年期间花序和花发育进程中的器官变化结果一致, 其营养状态到生殖状态的转变包括花序主轴由凸起—扁—凸起的过渡, 以及紧接着的花苞片以及相关次生轴花序分生组织的发育的各级花序原基。

‘哈斯’油梨的开花特性与其他常绿果树存在较大差异, 该品种花序为圆锥花序, 雌雄蕊同花异熟, 具有2次开花的特征。第1次开花, 雌蕊成熟, 雄蕊的花药未裂开, 不能授粉; 第2次开花, 雄蕊成熟, 具有授粉能力, 但柱头被雄蕊紧密包裹, 阻止其受精, 是典型的A型花 (Stout, 1923; Papademetriou, 1974)。在广州地区, ‘哈斯’油梨花蕾一般上午6:30开始萌动, 至7:40完全开放, 盛花期持续3h左右开始闭合, 至12:30完全闭合; 第2日9:30花蕾再次萌动展开, 至11:00花朵第2次完全开放, 盛开时间持续到下午14:30开始闭合, 至16:40完花瓣第2次完全闭合。本研究还发现, 在此期间不同花蕾雌蕊和雄蕊成熟过程有时间重叠; 有研究报道‘哈斯’油梨不同花蕾的雌雄蕊成熟过程至少重叠2h, 这与前人的研究结果 (Continella et al., 1992; Loupassaki et al., 1995; Alcaraz & Hormaza, 2009) 一致。但该品种在广州地区第2次开花于次日上午进行, 蔡胜忠等 (1998) 报道在海南西部和西北部地区, 该品种第2次开花在次日12:00进行, 至20:00闭合, 说明不同地区开花时间存在差异, 可能是受气候环境影响。同一地区‘哈斯’油梨的不同植株之间, 雌雄蕊成熟重叠时间短, 授粉成功率严重降低 (Stout, 1923)。因此, 发展和推广优良的‘哈斯’油梨相关品种, 首先要考虑其极低坐果率, 搭配种植不同的油梨品种, 调整雌雄蕊成熟时间, 增加授粉率和坐果率, 对油梨产业发展具有重大的战略意义。

References

- Alcaraz M L, Hormaza J I. 2009. Selection of potential pollinizers for ‘Hass’ avocado based on flowering time and male-female overlapping. *Scientia Horticulturae*, 121 (3): 267 - 271.
- Cai Sheng-zhong, Liu Kang-de, Li Shao-peng, Zhang Shao-ruo. 1998. Study on flowering phenology of avocado. *Chinese Journal of Tropical Crops*, (1): 42 - 47.
- 蔡胜忠, 刘康德, 李绍鹏, 张绍若. 1998. 油梨开花物候的研究. *热带作物学报*, (1): 42 - 47.
- Continella G, Tribulato E, D’Aquino S. 1992. Observations on flower behaviour and fruit set of avocado in Sicily. *Acta Horticulturae*, 296: 59 - 67.
- FAOSTAT Avocado, production quantity 2006 - 2016. Available at: <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#anchor> (accessed 17 March 2019).
- Garner L C, Lovatt C J. 2008. The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of ‘Hass’ avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 133 (1): 3 - 10.
- Ge Yu, Si Xiong-yuan, Lin Xing-e, Wang Jia-shui, Zang Xiao-ping, Ma Wei-hong. 2017. Research progress of avocado. *South China Fruits*, 46 (1): 148 - 155. (in Chinese)
- 葛宇, 司雄元, 林兴娥, 王甲水, 臧小平, 马蔚红. 2017. 油梨研究进展. *中国南方果树*, 46 (1): 148 - 155.
- Inoue H, Takahashi B. 1990. Studies on the bearing behavior and yield composition of the avocado tree. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 59: 487 - 501. (in Japanese)

- Loupassaki M H, Vasilakakis M, Androulakis I I. 1995. The time of flowering of avocado and the female and male opening of flowers in Crete. *Advances in Horticultural Sciences*, 9: 37 - 42.
- Papademetriou M K. 1974. Pollen tube growth in avocados (*Persea americana* Mill.) . *California Avocado Society Yearbook*, 58: 99 - 102.
- Potchanasin P, Sringarm K, Naphromm D, Bangerth K F. 2009. Floral induction in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) trees: IV. The essentiality of mature leaves for potassium chlorate induced floral induction and associated hormonal changes. *Scientia Horticulturae*, 122 (2): 312 - 317.
- Salazar-Garcia S, Lord E M, Lovatt C J. 1998. Inflorescence and flower development of the 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) during 'on' and 'off' crop years. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123: 537 - 544.
- Salazargarcia S, Lovatt C J. 2000. Use of GA₃ to manipulate flowering and yield of 'Hass' avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science American Society for Horticultural Science*, 125 (1): 25 - 30.
- Schaffer B, Andersen P C. 1994. Handbook of environmental physiology of fruit crops. *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops*, 55 (2): 1460 - 1466.
- Stout A B. 1923. A study in cross-pollination of avocados in Southern California. *California Avocado Association Annual Report*, 7: 29 - 45.
- Wolstenholme B N. 1987. Theoretical and applied aspects of avocado yield as affected by energy budgets and carbon partitioning. *Proceedings of the First World Avocado Congress. South African Avocado Growers' Association Yearbook*, 10: 58 - 61.
- Yuan Ming, Hu Chao. 2006. *Botanical experimental guidance*. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press: 14 - 16. (in Chinese)
- 袁明, 胡超. 2006. *植物学实验指导*. 成都: 四川科学技术出版社: 14 - 16.
- Zhang Yi-gang, Zhang Gong, Yang Shi-yong, Wang Hong, Liu Jian-fei. 2012. Effect of spiral-girdling and girdling on twig growth and blossom in longan trees. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 25 (4): 1522 - 1524. (in Chinese)
- 张义刚, 张龚, 杨世勇, 王虹, 刘剑飞. 2012. 螺旋环剥、环割处理对龙眼幼树的控梢促花效应研究. *西南农业学报*, 25 (4): 1522 - 1524.