

反季节龙眼成花过程中顶芽形态结构和碳氮含量变化分析

韦美泉^{1,3}, 李松刚², 杨子琴², 黄丽洁², 姜成东¹, 王家保^{2*}

1. 海南大学, 海南海口 570228; 2. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南海口 571101; 3. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南海口 571101

摘要: 龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 是热带亚热带地区重要的经济作物之一, 正常情况下龙眼经冬季低温诱导配合适当的控制冬梢措施方能成花, 而氯酸钾作为唯一已知能诱导龙眼反季节成花的化合物, 其调控成花的生理机制并不明确。众所周知, 碳氮营养与成花密切相关, 而碳氮营养的变化与顶芽形态学超微结构变化与成花的关系还不为所知。因此, 分析氯酸钾对龙眼顶芽结构及碳氮含量的变化也是揭示其成花机理的重要视角。本研究以石硪龙眼 (*Dimocarpus longan* Shixia) 为试材, 通过土施氯酸钾诱导反季节成花, 探究成花过程中顶芽的解剖学变化, 分析 C、N 含量变化及 C/N 与顶芽发育的关系。结果表明: 对照组顶芽生长点始终呈现较尖的叶芽状态, 而氯酸钾处理后顶芽根据生长点形态的变化, 明确了花芽分化的 3 个阶段为花芽生理分化期、花序分化期和花序抽生期。氯酸钾处理后顶芽全碳含量呈现持续上升的趋势, 而对照全碳含量呈现先升后降的趋势, 处理及对照全氮含量均呈现先升后降的趋势, 且 C/N 均呈“平稳-下降-上升”趋势。在花芽生理分化期, 氯酸钾处理后顶芽全碳含量上升幅度较对照大, 2 组全氮含量变化不大; 氯酸钾处理后顶芽 C/N 从 22.82 上升至 23.41, 而对照 C/N 从 22.82 降至 22.63, 2 组趋势较平稳。在花序分化期, 氯酸钾处理后顶芽全碳含量上升幅度较对照小, 而全氮含量上升幅度较对照大; 氯酸钾处理后顶芽 C/N 从 23.41 降至 17.65, 而对照 C/N 从 22.63 降至 20.29, 氯酸钾处理后顶芽较对照下降幅度更大。花序抽生期, 氯酸钾处理后顶芽全碳与全氮含量呈上升趋势, 而对照与之相反; 氯酸钾处理后顶芽 C/N 从 17.65 升至 21.44, 而对照 C/N 从 20.29 升至 22.92, 但氯酸钾处理后顶芽上升幅度较对照大。本研究认为龙眼顶芽 C/N 提升 21.47% 以上易成花, 而土施氯酸钾使得龙眼顶芽全碳含量持续上升、全氮含量先升后降, 导致 C/N 大幅度上升, 有利于顶芽向形成花方向发育。

关键词: 龙眼; 氯酸钾; 顶芽; 花芽分化; C/N

中图分类号: S667.2 **文献标志码:** A

Analysis of Morphological Structure and Carbon-Nitrogen Content Changes in Apical Buds During Off-season Flowering of Longan

WEI Meiquan^{1,3}, LI Songgang², YANG Ziqing², HUANG Lijie², JIANG Chengdong¹, WANG Jiabao^{2*}

1. Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. Institute of Tropical Crops Variety Resources, Chinese Academy of Tropical Agriculture, Haikou, Hainan 571101, China; 3. Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Longan (*Dimocarpus longan* Lour.) is an important economic crop in tropical subtropical areas. Under normal circumstances, longan can become flowers only when induced by low temperature in winter together with appropriate measures to control the winter tips, but potassium chlorate, as the only known compound that can induce longan to become flowers in the opposite season, the anatomical process and physiological mechanism of the potassium chlorate-regulated flower formation are not clear, and the carbon and nitrogen nutrition is closely related to flower formation. Carbon and nitrogen nutrition are closely related to flower formation, therefore, analyzing the changes of carbon and

收稿日期 2024-11-02; **接受日期** 2024-12-12

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 323RC535); 海南省荔枝产业技术体系项目 (No. HNARS-08); 国家荔枝龙眼产业技术体系项目 (No. CARS-32)。

作者简介 韦美泉 (2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 龙眼花芽分化调控。*通信作者 (Corresponding author): 王家保 (WANG Jiabao), E-mail: wjbbio@126.com。

nitrogen content of longan by potassium chlorate is also an important perspective to reveal the mechanism of flower formation. In this study, we used Shixia longan (*Dimocarpus longan* Shixia) as the test material, and induced the antiseasonal flower formation of longan by soil application of potassium chlorate to investigate the anatomical changes of the terminal buds of the antiseasonal longan during flower formation, and analyzed the changes in the C and N contents as well as the relationship between C/N and the development of the terminal buds. By observing the growth point of the terminal buds in the control group, which always showed a more pointed leaf bud state, the terminal buds after potassium chlorate treatment clarified the three stages of flower bud differentiation according to the changes in the morphology of the growth point: the stage of physiological differentiation of flower buds, the stage of inflorescence formation of flower buds, and the stage of floral organ formation. The carbon content of terminal buds treated with potassium chlorate showed a continuous increasing trend, while the carbon content of the control showed an increasing and then decreasing trend, the nitrogen content of both groups showed an increasing and then decreasing trend, and the C/N trend of the two groups showed a “stable-decreasing-increasing” trend. At the stage of flower bud physiological differentiation, the C/N content of terminal buds increased more than that of the control after KClO_3 treatment, while the N content of both groups did not change much. The C/N content of terminal buds increased from 22.82 to 23.41, while that of the control decreased from 22.82 to 22.63, showing a smooth trend in both groups. During the inflorescence formation stage of flower buds, the increase in total carbon content of terminal buds was smaller than that of the control, while the increase in total nitrogen content was larger than that of the control after potassium chlorate treatment; the C/N of terminal buds decreased from 23.41 to 17.65 after potassium chlorate treatment, while that of the control decreased from 22.63 to 20.29, and the decrease of terminal buds was larger after potassium chlorate treatment than that of the control. At the stage of inflorescence emergence, the whole carbon and nitrogen contents of terminal buds showed an increasing trend after potassium chlorate treatment, while the opposite was true for the control. The C/N of terminal buds increased from 17.65 to 21.44 after potassium chlorate treatment, while that of the control increased from 20.29 to 22.92, but the rate of increase of terminal buds was greater after potassium chlorate treatment than that of the control. This study reveals that a more than 21.47% increase in the C/N ratio of longan terminal buds is conducive to flowering. The application of potassium chlorate through soil leads to a continuous increase in total carbon content and an initial increase followed by a decrease in total nitrogen content in longan terminal buds, resulting in a significant rise in the C/N ratio, which is beneficial for the development of terminal buds towards floral formation.

Keywords: longan; potassium chlorate; apical bud; floral bud differentiation; C/N

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.04.012

花芽分化是果树产量形成的第一步。成花机理的探索也一直是果树学界最为引人入胜的课题之一。龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.), 属于无患子科 (*Sapindaceae*) 龙眼属 (*Dimocarpus* Lour.) 的热带、亚热带果树^[1], 主栽品种多为南亚热带基因型龙眼, 其成花随季节有节律地呈现。正常情况下龙眼经冬季低温诱导配合适当的控梢方能成花, 这些活动受内源生物钟^[2]、C/N^[3]、激素^[2]、胁迫信号^[2, 4-5]、成花基因调节^[6-7]。同属的荔枝也具有相同的成花习性, 特别是龙眼可以在氯酸钾诱导下反季节成花, 与经典的成花理论不同, 而氯酸钾诱导龙眼成花是否涉及 C/N 的改变值得深入研究。前人对龙眼反季节成花的研究多集中在碳营养的积累上, 而对氮素的研究较少^[8-9]。

C/N 学说作为一个经典的成花理论, 深刻地影响着果树花芽分化的众多调控措施^[3], 该学说认为, 当植物体内的 C/N 值较高时, 有利于生殖生长, 促进开花; 相反, 当 C/N 值较低时, 则有

利于营养生长, 延迟开花。C/N 学说的核心在于植物体内营养物质的平衡, 特别是碳素和氮素的比例, 只有 C/N 达到适合的比例时才会促进花芽分化, 这一理论在许多植物中得到验证^[10-15]。而 C/N 在龙眼成花过程中的阈值还未见报道。因此有必要研究反季节龙眼成花过程中 C/N 与龙眼顶芽发育的关系。

氯酸钾诱导的龙眼顶芽发育与自然成花的龙眼由于季节不同, 其分化的关键节点在何时还不为所知, 氯酸钾如何调控营养物质分配进而促进花芽形成还缺乏足够的证据支撑。因此, 需要将 C/N 与反季节龙眼顶芽形态分化建立联系。本研究以石硖龙眼 (*Dimocarpus longan* Shixia) 为试验材料, 研究土施氯酸钾诱导其反季节成花, 从顶芽的形态结构变化、碳氮含量变化、C/N 值变化方面, 研究氯酸钾对龙眼植株顶芽形态结构及生理指标的调控作用, 为进一步揭示反季节龙眼成花机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2024 年 6 月在海南省儋州市中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所龙眼资源圃中进行。试材为 8 年生石硃龙眼, 选取长势基本一致、当年未结果、已经抽生 3 次梢、新叶完全展开并老熟、顶芽停止生长的植株 18 株挂牌作为试验树。

1.2 方法

1.2.1 催花处理 每米树冠直径在树冠滴水线内的 2/3 大环内, 用 0.25 kg 氯酸钾溶解后淋施, 并灌水保持土壤湿润。对照施等量清水。施药后果园常规管理。试验与对照 (CK) 处理树各 9 株, 每 3 株为 1 个重复, 重复 3 次。

1.2.2 取样 处理后 0 d 开始采样, 每 7 d 采集 1 次, 对照组与处理组各采集 60 个芽, 共 5 次, 时间为早上 7:00—9:00。

制作切片取样: 采集处理及对照的顶芽约 2 cm, 剥除腋芽的鳞片, 转入 50% FAA 固定液, 带回实验室后, 常温保存, 用于切片观察。

1.2.3 顶芽硬组织树脂包埋切磨片 新鲜组织确定取材部位, 然后 70% FAA 固定植物组织, 固定至少 48 h。硬组织切片制片参考朱福余等^[16]的方法。染色改为甲苯胺蓝染色, 将切磨片浸入切片入甲苯胺蓝染液 5 min, 水洗, 正置光学显微镜 (Nikon Eclipse E100, 日本尼康) 下控制染色程度, 如果染色程度较深可以用 95% 乙醇分化, 染色完成后, 自来水洗 10 s, 将切片置于 60 °C 烤箱内烤干。切片入干净的二甲苯透明 30 s, 中性树胶封片, 用数字病理切片扫描仪 (LG-S80, 武汉

赛维尔) 拍照观察。

1.2.4 顶芽碳氮比测定 全碳测定: 称取 2 g 顶芽, 烘箱 70 °C 烘干后, 研磨成粉, 过 60 目筛后备用。后用电子天平 (精确到万分之一) 称取 10 mg 样品, 每处理组称取 3 份, 放入固体进样器后利用元素分析仪 (耶拿 multi EA5100, 德国) 测定全碳 (C) 含量^[17]。全氮测定: 用凯氏定氮仪 (Foss / Kjeltec 8400, 丹麦) 测定全氮 (N) 含量^[18]。根据测得的全碳与全氮含量, 计算碳氮比 (C/N)。

1.3 数据处理

试验数据用 Excel 2018、SPSS 26.0 和 GraphPad Prism 8.0.2 软件进行数据处理、作图及方差分析。

2 结果与分析

2.1 氯酸钾诱导龙眼成花生物学观察

如图 1 所示, 氯酸钾处理后 7~14 d, 顶芽和腋芽开始萌动; 处理后 21 d, 腋芽已经开始显现红点, 代表花芽已经进入形态分化期; 处理后 28 d, 顶芽和侧芽均抽生花序, 代表顶芽的形态分化期结束, 进入花器官形成期。与处理组相比, 同期对照组的顶芽始终处于休眠状态。

2.2 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽解剖学观察

2.2.1 花芽生理分化期 如图 2A 所示, 顶芽生长点狭长, 尖且鳞片紧包, 难以分离, 判断此阶段为未分化时期的顶芽。紧接着顶芽生长点变宽、微微向上隆起 (图 2B), 顶芽进入萌动期。随后花序原基细胞逐渐生长变大, 生长点进一步向上隆起由尖变圆, 呈现圆锥型 (图 2C), 此阶段

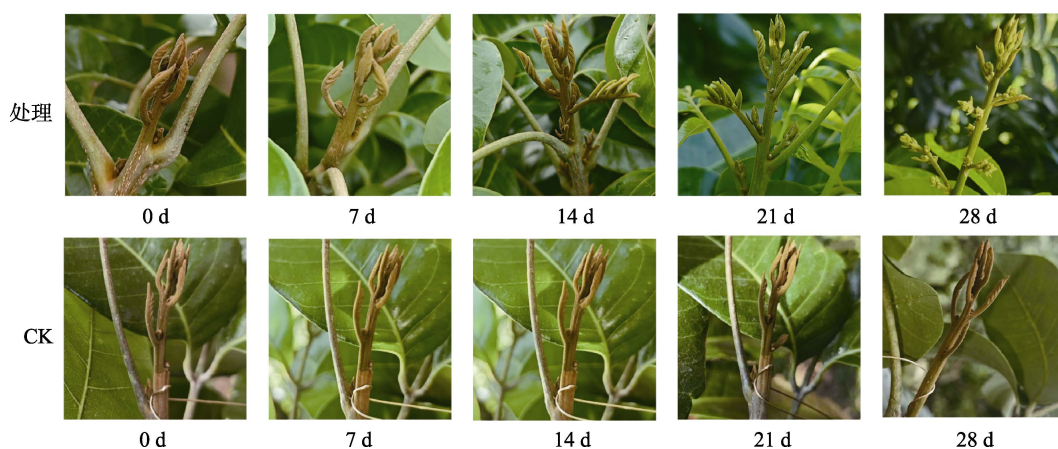


图 1 处理组与对照组龙眼顶芽生物学效应观察

Fig. 1 Observation of biological effects on longan apical buds in treatment group compared to control group

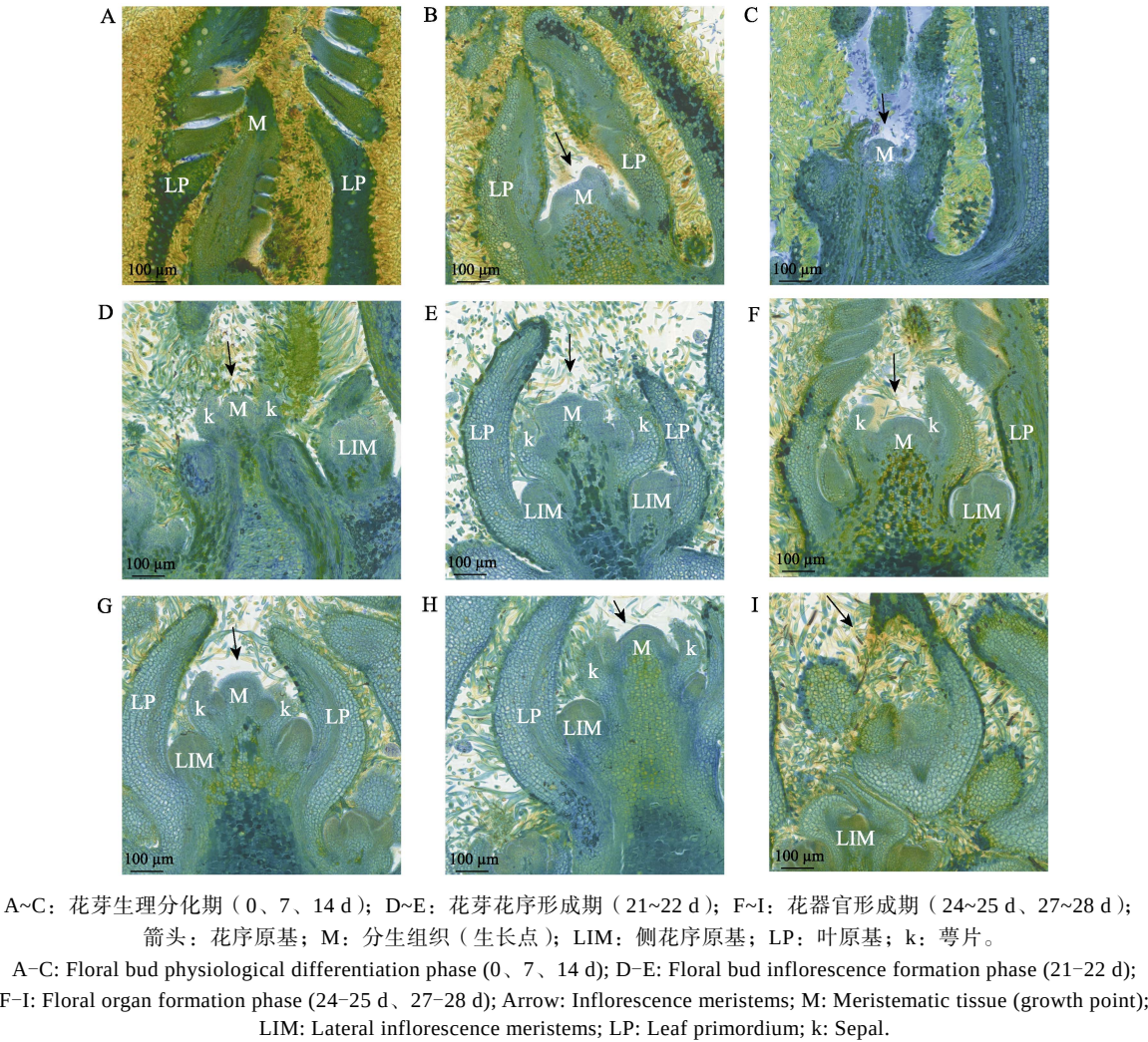


Fig. 2 Histological observations of longan floral bud differentiation at various stages

顶芽细胞分裂活跃，是花芽由生理分化向形态分化过渡的关键节点。由此可见，反季节龙眼完成花芽生理分化大约需 14 d，之后转入形态分化期。

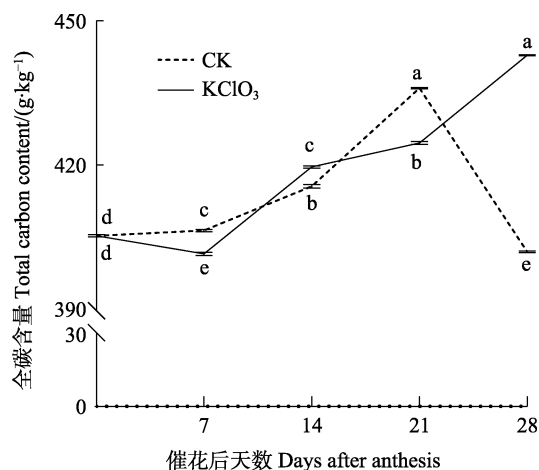
2.2.2 花序分化期 如图 2D、图 2E 所示，随着顶芽分生组织的进一步分化，逐渐形成花序雏形。同时腋间分生组织已膨大伸长形成花序雏形，生长点膨大向上隆起呈现半球形，代表主花序原基形成，随着花序原基细胞不断分裂，生长点两侧凸起并进一步分化形成弓形萼片，包住花芽原基的外端，随着花序顶端伸长生长，不断出现萼片原基并进一步分化为新的萼片，由此可见，反季节龙眼催花后 21 d 即可进入花芽形态分化前期。

2.2.3 花序抽生期 如图 2F~图 2I 所示，生长点变平变圆，随后花序原基凸起，进而形成花序。由此可见，反季节龙眼催花后 28 d 即可进入开花阶段，这与生物学观察到的成花时期完全一致。

2.3 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽碳氮含量变化分析

2.3.1 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽全碳含量变化 如图 3 所示，氯酸钾处理后 0 d，对照与处理组的全碳含量为 405.25 g/kg，随着时间的推移，处理组龙眼顶芽全碳含量持续上升，而对照组呈先升后降的趋势。处理组顶芽全碳含量在 28 d 达到峰值 442.88 g/kg，而对照组在 28 d 下降至 401.91 g/kg，21~28 d 是花序形成及快速抽生阶段，表明顶芽中的全碳含量变化与该阶段花序形态建成关系密切。

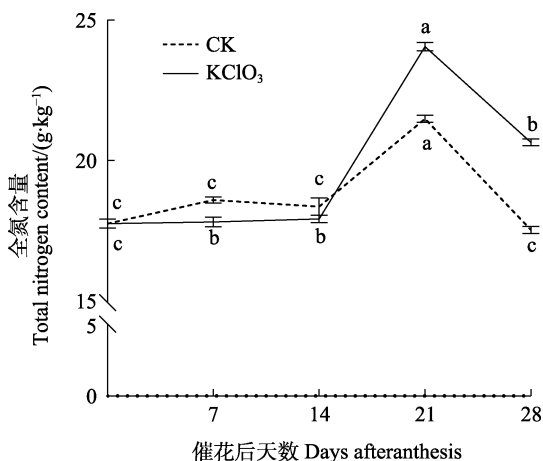
2.3.2 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽全氮含量变化 如图 4 所示，氯酸钾处理后 0~14 d，顶芽全氮含量相对稳定，保持在约 18 g/kg，处理后 21 d，全氮含量迅速上升至 24.05 g/kg，在处理 28 d 略下降为 20.65 g/kg。对照组的全氮含量在整个检



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 3 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽全碳含量变化

Fig. 3 Changes in total carbon content of apical buds induction of longan flowering by potassium chlorate



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

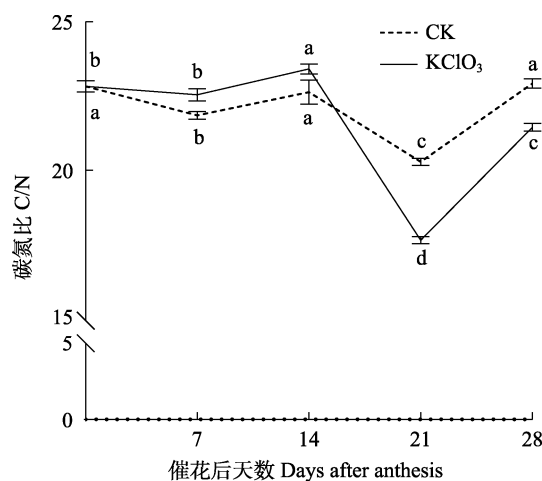
图 4 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽全氮含量变化

Fig. 4 Changes in total nitrogen content of apical buds induction of longan flowering by potassium chlorate

测期与处理组有相似的变化趋势, 全氮含量为 19 g/kg。结果表明, 氯酸钾处理促进了顶芽全氮含量略高于对照组, 尤其是在处理后 21~28 d 这个花序抽生阶段。

2.3.3 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽 C/N 的动态变化
如图 5 所示, C/N 在催花后的 28 d 波动, 表现出明显变化。氯酸钾处理后 0~14 d, 处理组 C/N 整体略高于对照组, 对照组与处理组变化趋势相似, 处理组的 C/N 在 14 d 达到峰值 23.41, 此阶段正值花序原基快速分化期。C/N 在氯酸钾处理后的 14~21 d 有所下降, 21 d 急速下降至 17.65; 在处

理后 21~28 d, C/N 有所回升, 但仍低于对照组。结果表明, C/N 在花序原基形成前高于对照组, 而在花序原基形成后低于对照组。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 5 氯酸钾诱导龙眼成花顶芽 C/N 的动态变化

Fig. 5 Dynamic changes in C/N ratio of apical buds induction of longan flowering by potassium chlorate

3 讨论

碳水化合物和氮代谢的变化在果树营养生长向生殖生长转变过程中起着重要的作用^[19]。C/N 学说认为, 植物体内的 C/N 处于合适状态时, 顶芽趋向于向生殖生长发展。若植物碳水化合物欠缺, 将无法形成花芽; 若氮素欠缺, 碳素相对过量, 虽然能形成花芽但结果不良。高 C/N 促进花芽分化的理论在青柚^[20]、桃^[21]、刺梨^[22]、荔枝^[23]、火龙果^[24]等果树上均得到验证。碳氮代谢是植物最基本的代谢过程, 碳氮平衡即 C/N 对果树的花芽分化及生长发育具有极其重要的调节作用。研究认为植物内部的碳氮比是影响花芽分化的关键因素之一, C/N 升高有利于促进植物的生殖生长^[25], 本研究的结果亦有相同结论。

通过顶芽形态结构解剖学观察, 发现对照组的顶芽生长点始终呈现较尖叶芽状态, 而氯酸钾处理后顶芽生长点呈现明确的 3 个阶段: 花芽生理分化期、花序分化期、花序抽生期, 整个花芽分化过程的形态结构变化与前人有相同的研究结果^[26-29]。结果表明, 在氯酸钾处理后 0~14 d, 顶芽生长点逐渐由尖变圆, 而处理后 14 d 时顶芽生长点呈圆锥形, 可能是龙眼花芽分化的关键节

点,表明6月份催花的反季节龙眼完成花芽生理分化期大约需14 d。结合碳素和氮素检测结果来看,对照组顶芽全碳含量从405.25 g/kg上升至415.60 g/kg,全氮含量变化不大,仅从17.76 g/kg上升至18.37 g/kg, C/N 趋势较平稳,仅从22.82轻微下降至22.63;而氯酸钾处理导致顶芽的全碳含量从405.25 g/kg上升至419.61 g/kg,全氮含量变化不大,从17.76 g/kg上升至17.93 g/kg, C/N 呈略微上升趋势,从22.82上升至23.41。此阶段,氯酸钾处理组顶芽全碳含量上升幅度较对照组顶芽大,全氮含量与对照组差异不大,使得对照组 C/N 变化趋势较平稳,氯酸钾处理组顶芽 C/N 呈现略微上升的趋势。全碳含量的积累提高了顶芽组织的 C/N 比,为顶芽向花的发育提供充足的能量和碳源,支持了花芽分化的启动。

氯酸钾处理后14~21 d,顶芽生长点逐渐由圆锥形变为半球形,处理后21 d时花序原基的顶端进一步分化,主花序原基与侧花序原基分化形成,周围形成弓形萼片包住花芽外端,且此时观察到腋芽有“红点”出现,该阶段已经进入花芽形态分化前期。结合碳氮分析的结果来看,对照组顶芽全碳含量从415.60 g/kg上升至436.04 g/kg,全氮含量从18.37 g/kg上升至21.49 g/kg, C/N 呈现下降趋势,从22.63下降至20.69;而氯酸钾处理后顶芽的全碳含量从419.61 g/kg上升至424.59 g/kg,全氮含量从17.93 g/kg上升至峰值24.05 g/kg, C/N 也呈现下降趋势,从23.41降低至17.65。此阶段,对照组与氯酸钾处理组的顶芽全碳含量、全氮含量以及 C/N 的变化趋势较相似,但氯酸钾处理组顶芽全碳含量上升幅度较对照组小,氯酸钾处理组顶芽全氮含量上升幅度较对照组顶芽大,使得氯酸钾处理组顶芽 C/N 下降幅度较对照组大。全碳含量的持续积累表明其对花芽分化起着重要作用。随着花芽开始分化,树体需调动大量碳源来支持分化过程继续进行^[30]。这一阶段涉及到大量的细胞分裂和核酸合成,这些活动消耗大量的氮素,为了满足这一需求,植物会向花芽运输氮素,导致花芽中的全氮含量上升^[21]。

氯酸钾处理后的21~28 d,顶芽生长点变平变圆,随后花序原基凸起,处理后28 d花序形成,进入花序抽生期。结合碳氮分析的结果来看,对照组顶芽全碳含量从436.04 g/kg下降至401.91 g/kg,全氮含量从21.49 g/kg下降至17.54 g/kg, C/N 呈现上升趋势,从20.69上升至22.92;而氯酸钾处

理后顶芽的全碳含量持续上升,从424.59 g/kg上升至442.88 g/kg,全氮含量从24.05 g/kg下降至20.65 g/kg, C/N 开始回升至21.44。此阶段,对照组顶芽全碳与全氮含量呈下降趋势,氯酸钾处理组顶芽全碳与全氮含量变化趋势与对照组顶芽相反,处理和对照的 C/N 均呈现上升趋势,但氯酸钾处理组顶芽 C/N 上升幅度较对照组大。在花序抽生期,顶芽全碳含量不断升高,碳源的充足供应对于花序形成必不可少。当植物从营养生长转入生殖生长,氮素会优先分配到更急需的部位,花芽得到的氮相对减少。植物会把更多的养分用于花朵的开放和授粉过程,花芽中的氮就会被调用。全氮含量的下降可能是因为随着花芽生长,氮素被转移到腋芽开花部位。氮是植物必需的营养元素,碳素和氮素是花芽分化的基本条件,也是花芽分化主要的营养来源和能量供给^[31]。

综上所述,在花芽分化过程中,对照组顶芽全碳与全氮含量均呈先上升后下降, C/N 趋势呈现较平缓;而氯酸钾处理使顶芽全碳含量持续上升,全氮含量先平稳再升高后降低,进而使得 C/N 呈现“平稳-下降-上升”趋势。综上,氯酸钾使得龙眼顶芽全碳含量上升,全氮含量先降低后升高,较高的 C/N 有利于顶芽向花芽发育。本研究认为,龙眼成花顶芽 C/N 提升21.47%以上,氯酸钾处理可使龙眼顶芽全碳含量持续上升,全氮含量先升后降,调节顶芽 C/N 上升,进而推动成花进程。该研究为进一步解释氯酸钾在龙眼反季节成花中的作用机制提供理论依据。

参考文献

- [1] 邱武陵,章恢志.中国果树志:龙眼枇杷卷[M].北京:中国林业出版社,1996.
QIU W L, ZHANG H Z. Chinese fruit trees: longan and loquat volume[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1996. (in Chinese)
- [2] 曹尚银,张秋明,吴顺.果树花芽分化机理研究进展[J].果树学报,2003(5): 345-350.
CAO S Y, ZHANG Q M, WU S. Advances in reaserch on the mechanism of flower-bud differentiation of fruit trees[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2003(5): 345-350. (in Chinese)
- [3] 潘瑞炽,王小青,李娘辉.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,1992.
PAN R Z, WANG X Q, LI N H. Plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 1992. (in Chinese)
- [4] POERWANTO R, 刘春荣.气温和土温对温州蜜柑营养

- 生长和花芽分化的影响[J]. 浙江柑桔, 1991(3): 49.
- POERWANTO R, LIU C R. The impact of air and soil temperature on the vegetative growth and flower bud differentiation of Wenzhou mandarin[J]. Zhejiang Citrus, 1991(3): 49. (in Chinese)
- [5] YANG W H, ZHU X C, DENG S C, WANG H C, HU G B, WU H, HUANG X M. Developmental problems in over-winter off-season longan fruit. I: effect of temperatures[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 126(3): 351-358.
- [6] SIMON R, IGENO M I, COUPLAND G. Activation of floral meristem identity genes in *Arabidopsis*[J]. Nature, 1996, 384(6604): 59-62.
- [7] WEIGEL D, ALVAREZ J, SMYTH D R, YANOFSKY M F, MEYEROWITZ E M. Leafy controls floral meristem identity in *Arabidopsis*[J]. Cell, 1992, 69(5): 843-859.
- [8] 洪继旺, 李松刚, 张蕾, 杨子琴. 反季节龙眼成花差异的碳素分析[J]. 广东农业科学, 2014, 41(16): 37-39, 44.
- HONG J W, LI S G, ZHANG L, YANG Z Q. Carbon analysis on flowering differentiation in off-season longan[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(16): 37-39, 44. (in Chinese)
- [9] 李松刚, 洪继旺, 张蕾, 杨子琴. 正造与反季节龙眼成花碳素营养差异研究[J]. 广东农业科学, 2013, 40(24): 43-45, 50.
- LI S G, HONG J W, ZHANG L, YANG Z Q. Carbon nutrition differences between on-season and off-season longan in flowering[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2013, 40(24): 43-45, 50. (in Chinese)
- [10] 何文广, 汪阳东, 陈益存, 高暝, 吴立文, 许自龙, 曹佩, 李红盛, 赵耘霄, 焦玉莲. 山鸡椒雌花花芽分化形态特征及碳氮营养变化[J]. 林业科学研究, 2018, 31(6): 154-160.
- HE W G, WANG Y D, CHEN Y C, GAO M, WU L W, XU Z L, CAO P, LI H S, ZHAO Y X, JIAO Y L. Flower bud anatomical characteristics and carbon and nitrogen nutrition changes of *Litsea cubeba* in female flower bud differentiation[J]. Scientific Research in Forestry, 2018, 31(6): 154-160. (in Chinese)
- [11] 赵通, 陈翠莲, 程丽, 张继强, 刘生虎, 郭荣, 朱祖雷, 朱燕芳, 王延秀. ‘李光杏’花芽分化时期内源激素及碳氮比值的动态研究[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(3): 97-104.
- ZHAO T, CHEN C L, CHENG L, ZHANG J Q, LIU S H, GUO R, ZHU Z L, ZHU Y F, WANG Y X. Dynamic study on endogenous hormones and C/N ratio during flower-bud differentiation of Li-Guang Apricot[J]. Research on Agriculture in Arid Regions, 2020, 38(3): 97-104. (in Chinese)
- [12] ZHANG W E, LI J J, ZHANG W L, ALAGIE N, PAN X J. The changes in C/N, carbohydrate, and amino acid content in leaves during female flower bud differentiation of *Juglans sigillata*[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2022, 44(2): 1-12.
- [13] YU T, YANG Y, WANG H R, QIAN W Z, HU Y Y, GAO S, LIAO H. The variations of c/n/p stoichiometry, endogenous hormones, and non-structural carbohydrate contents in micheliaudiae ‘rubicunda’ flower at five development stages[J]. Horticulturae, 2023, 9(11): 1198.
- [14] GUO Y Y, AN L Z, YU H Y, YANG M M. Endogenous hormones and biochemical changes during flower development and florescence in the buds and leaves of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Forests, 2022, 13(5): 763-763.
- [15] HWANG H S, JEONG H W, LEE H R, JO J H, KIM M H, HWANG J S. Acceleration of flower bud differentiation of runner plants in ‘maehyang’ strawberries using nutrient solution resupply during the nursery period[J]. Agronomy, 2020, 10(8): 1127.
- [16] 朱福余, 孙立魁, 贾晓猛, 刘成虎. 带植入物病理组织标本切磨片制作技术探讨[J]. 临床与实验病理学杂志, 2021, 37(3): 357-358.
- ZHU F Y, SUN L K, JIA X M, LIU C H. Discussion on the preparation techniques of ground sections for pathological tissue specimens with implants[J]. Chinese Journal of Clinical and Experimental Pathology, 2021, 37(3): 357-358. (in Chinese)
- [17] 王亚婷. 元素分析仪同时测定土壤中的全氮和总碳[J]. 城市地质, 2022, 17(2): 249-254.
- WANG Y T. Concurrent determination by elemental analyzer of total nitrogen and total carbon in soil samples[J]. Urban Geology, 2022, 17(2): 249-254. (in Chinese)
- [18] 中华人民共和国农业部. 植物中氮、磷、钾的测定: NY/T 2017—2011[S]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the Peoples Republic of China. Determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plants: NY/T 2017—2011[S]. Beijing: China Agriculture Press, 2011. (in Chinese)
- [19] 王顺才, 李超, 师守国, 马锋旺. 外源 ABA 对苹果砧木叶片解剖结构及内源激素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(3): 31-40.
- WANG S C, LI C, SHI S Q, MA F W. Effects of exogenous ABA on leaf anatomy and hormone contents of apple rootstocks[J]. Agricultural Research in Arid Regions, 2019, 37(3): 31-40. (in Chinese)
- [20] 黄运鹏. 越南青柚反季节促花及其相关生理机制研究[D]. 南宁: 广西大学, 2020.
- HUANG Y P. Study on the off-season flower promotion and related physiological mechanism of Vietnamese green pomelo[D]. Nanning: Guangxi University, 2020. (in Chinese)

- [21] 庞钰洁, 陶宁颖, 竺啸恒, 陈心源, 王莉, 张望舒, 贾惠娟. 根域限制栽培对桃花芽分化进程中碳氮比及 ABA 含量的影响[J]. 果树学报, 2018, 35(11): 1363-1373.
- PANG Y J, TAO N Y, ZHU X H, CHEN X Y, WANG L, ZHANG W S, JIA H J. Effect of root restriction on flower bud formation of 'Yuanmeng' peach trees[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 35(11): 1363-1373. (in Chinese)
- [22] 樊卫国, 刘国琴, 安华明, 何嵩涛, 罗充, 刘进平. 刺梨花芽分化期芽中内源激素和碳、氮营养的含量动态[J]. 果树学报, 2003(1): 40-43.
- FAN W G, LIU G Q, AN H M, HE S T, LUO C, LIU J P. Study on the changes of endogenous hormones, carbohydrate and nitrogen nutrition at the flower bud differentiation stage of *Rosa roxburghii*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2003(1): 40-43. (in Chinese)
- [23] 吴志祥, 王令霞, 陶忠良, 周兆德, 阳辛凤. 2 个荔枝品种花芽分化期碳氮营养的变化[J]. 热带作物学报, 2006(4): 25-28.
- WU Z X, WANG L X, TAO Z L, ZHOU Z D, YANG X F. Changes of carbonitride in two litchi cultivars during flower bud differentiation[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2006(4): 25-28. (in Chinese)
- [24] 廖以金. 火龙果补光诱导花芽分化影响因子及效应研究[D]. 海口: 海南大学, 2022.
- LIAO Y J. Study on the influence factors and effects of the induction of bud differentiation by the complementing of dragon fruit[D]. Haikou: Hainan University, 2022. (in Chinese)
- [25] 欧阳芬, 袁德义, 范晓明, 邹锋, 高超, 王刚. 锥栗花芽雏梢分化进程及其相关营养物质含量的变化[J]. 果树学报, 2017, 34(8): 1007-1015.
- OUYANG F, YUAN D Y, FAN X M, ZOU F, GAO C, WANG G. A study on the floral shoot differentiation process and the changes in nutrient contents in *Castanea henryi*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 34(8): 1007-1015. (in Chinese)
- [26] 蔡中芳. 四季花龙眼花芽分化期营养动态变化的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010.
- CAI Z F. Research of change of nutrition dynamic during flower bud differentiation in Sijihua longan[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2010. (in Chinese)
- [27] 王伟. 龙眼反季节成花诱导与内源激素及其他生长物质关系的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- WANG W. Studies on the relationship of potassium chlorate ($KClO_3$) on off-season flower-bud formation of longan and endogenous hormones and other growth substances[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2010. (in Chinese)
- [28] 梁钊. 龙眼花芽生理分化期关键 microRNA 及其靶基因的鉴定与互作研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2023.
- LIANG F. Identification and interaction study of key microRNAs and their target genes in the physiological differentiation stage of longan flower buds[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2023. (in Chinese)
- [29] 邱宏业. 生长调节剂调控四季蜜龙眼夏季成花机理的初步研究[D]. 南宁: 广西大学, 2016.
- QIU H Y. Preliminary study on the flowering mechanism of Longan cv. Sijimi flowering in summer regulated with growth regulators[D]. Nanning: Guangxi University, 2016. (in Chinese)
- [30] 许伟东, 郑诚乐, 吴宪志, 郑碧海. 杨梅花芽生理分化期叶片碳氮含量动态变化[J]. 福建热作科技, 2009, 34(4): 18-20.
- XU W D, ZHENG C L, WU X Z, ZHENG B H. Dynamic changes in carbon and nitrogen content of bayberry leaf during the physiological differentiation period of floral buds[J]. Fujian Hot Crop Science and Technology, 2009, 34(4): 18-20. (in Chinese)
- [31] 吴先昂. 叶面肥对库尔勒香梨花芽分化过程中 C/N 及其代谢关键酶活性的影响[J]. 现代园艺, 2023, 46(3): 48-51.
- WU X A. The impact of foliar fertilizers on C/N and the activity of key metabolic enzymes during the flower bud differentiation process of Korla pear[J]. Modern Horticulture, 2023, 46(3): 48-51. (in Chinese)