

反季节诱导荔枝雄性不育系 MS1 成花坐果初报

全振炫^{1,2,3,4,5}, 郑雪文^{1,2,3,4,5}, 王 弋^{1,2,3,4,5*}, 李伟才^{1,2,3,4,5*}

1. 中国热带农业科学院亚热带作物研究所, 广东湛江 524091; 2. 热带作物生物育种全国重点实验室, 海南三亚 572024; 3. 农业农村部热带果树生物学重点实验室, 广东湛江 524091; 4. 海南省热带园艺采后处理与保鲜重点实验室, 广东湛江 524091; 5. 广东省热带特色果树工程技术研究中心, 广东湛江 524091

摘 要: 近年来, 本研究团队发现了 1 个荔枝雄性不育资源 (MS1), 并报道了其雄性不育现象, 但其雄性不育类型尚未明确。本研究以正常季节盆栽荔枝雄性不育系 MS1 为对照, 以反季节盆栽荔枝雄性不育系 MS1 为研究对象, 通过外观观察和石蜡切片的方法, 对反季节成花的荔枝雄性不育系 MS1 花药育性进行鉴定。结果表明: 荔枝雄性不育系 MS1 在高温季节成花, 其雄花比例低, 且雌、雄花无花粉, 并有单性结实能力。本研究明确了荔枝雄性不育系 MS1 育性对高温季节的稳定性, 为鉴定 MS1 的不育类型提供依据, 同时为反季节诱导荔枝成花提供初步技术参考。

关键词: 荔枝; 雄性不育; 反季节; 花药; 育性

中图分类号: S667.1 文献标志码: A

First Report of Off-season Induction of Litchi Male Sterile Line MS1 Flowering and Fruiting

QUAN Zhenxuan^{1,2,3,4,5}, ZHENG Xuewen^{1,2,3,4,5}, WANG Yi^{1,2,3,4,5*}, LI Weicai^{1,2,3,4,5*}

1. South Subtropical Crop Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Zhanjiang, Guangdong 524091, China; 2. National Key Laboratory of Tropical Crop Breeding, Sanya, Hainan 572024, China; 3. Key Laboratory of Tropical Fruit Biology, Ministry of Agriculture & Rural Affairs, Zhanjiang, Guangdong 524091, China; 4. Key Laboratory of Hainan Province for Postharvest Physiology and Technology of Tropical Horticultural Products, Zhanjiang, Guangdong 524091, China; 5. Guangdong Provincial Engineering Technology Research Center of Characteristic Tropical Fruit Tree Technology, Zhanjiang, Guangdong 524091, China

Abstract: We have discovered and reported a litchi male sterile line MS1 recently but the characteristics of this male sterile was still unclear. In this study, grafted litchi male sterile line MS1 was used as the experimental materials and all the materials were planted in plastic pots. Anther fertility of the litchi male-sterile line MS1, characterized by off-season flowering, was assessed via morphological observation and paraffin sectioning. The results demonstrated that MS1 produced a low proportion of male flowers during high-temperature seasons. Moreover, both male and female flowers lacked viable pollen grains yet exhibited parthenocarpic ability. This study confirmed the stable male sterility of the MS1 line under high-temperature conditions, which lays the groundwork for determining its sterility type, and provides preliminary strategies for achieving off-season flowering in litchi.

Keywords: litchi; male sterile; off-season; anther; fertility

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.03.010

荔枝是原产于中国的多年生常绿果树, 有超过 2000 a 的栽培历史^[1]。中国也是荔枝第一大生产国和科研大国^[2], 荔枝成花需要一定时间的低温诱导^[3-4], 已有众多学者开展了控制温度下的成

收稿日期 2025-09-26; 接受日期 2025-11-26

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 323QN294); 国家现代农业 (荔枝龙眼) 产业技术体系项目 (No. CARS-32-16); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (No. 1630062023017)

作者简介 全振炫 (1991—), 男, 硕士, 助理研究员, 研究方向: 果树栽培与生理。*通信作者 (Corresponding author): 王弋 (WANG Yi), E-mail: wangyi30626@163.com; 李伟才 (LI Weicai), E-mail: lwc-619@163.com。

花诱导试验, 并成功诱导荔枝成花^[5-8], 但处理的时间多选在气温低的秋冬季, 且试验品种多为需冷量较高的桂味、糯米糍、怀枝等品种, 温室处理时间一般长达 6~8 周^[9], 此类诱导成本较高, 且难以在气温较高的 8—9 月进行。由于高温容易使处于花芽分化期的荔枝发生“成花逆转”而导致成花失败, 因此选择在 8—9 月开展成花诱导具有一定挑战; 另外, 由于缺少配套的花果管理措施, 商业化应用尚不成熟, 反季节生产荔枝研究仍未见报道。

近年来, 本研究团队发现并鉴定了荔枝雄性不育资源 MS1^[10], 但其是否为环境敏感型尚不清楚。每年 3—4 月是荔枝杂交育种工作的高峰期, 每个品种仅有约 2 周的开花时间。荔枝开花物候期较为集中, 这使得育种时间十分紧张。同时, 育种效率直接影响育成年限。反季节育种不仅可以避免花粉污染, 还比正常季节提早约半年收获种子, 更早成苗。理论上, 若 MS1 能在反季节诱导成花中保持稳定的雄性不育性状, 可将 MS1 作为母本, 诱导反季节成花, 开展杂交育种工作, 可避免在正常开花季节进行杂交的花粉污染, 错开工作高峰期, 为后代种苗生长争取时间。本研究通过反季节诱导荔枝雄性不育系 MS1 成花, 为研究环境条件与花药育性的关系、鉴定雄性不育类型提供依据, 也为反季节诱导荔枝成花坐果提供技术参考。

1 材料与方法

1.1 材料

所用试验材料来源于中国热带农业科学院南亚热带作物研究所荔枝龙眼科研基地。MS1 为无性繁殖盆栽植株。

1.2 方法

MS1 正常季节成花: 2023 年 1 月, 随机选取 3 株 MS1, 记为 n-MS1-1、n-MS1-2、n-MS1-3, 统计成花数据; MS1 反季节诱导成花: 2023 年 8 月 17 日, 选取末次梢老熟的 MS1 幼苗 6 株, 记为 o-MS1-1、o-MS1-2、o-MS1-3、o-MS1-4、o-MS1-5、o-MS1-6, 进行以下处理: (1) 抹芽。抹去所有顶芽; (2) 环剥。对所有树的主干进行螺旋环剥, 宽度为 1 mm, 长度为 1 圈, 螺距约为 1 cm, 并用薄膜包裹环剥口; (3) 低温诱导。分为 2 组, 移进人工气候室进行以下处理: 24 °C 处理 24 h+20 °C 处理 24 h+16 °C 处理 168 h, 处理对象为 o-MS1-1、o-MS1-2、o-MS1-3; 24 °C 处理

24 h+20 °C 处理 24 h+16 °C 处理 168 h+24 °C 处理 384 h, 处理对象为 o-MS1-4、o-MS1-5、o-MS1-6。人工气候室内光照时长为 12 h/24 h, 光照强度为 62 klx, 环境湿度为 70%。以上 2 组植株经人工气候室处理完成后, 马上移出室外露地栽培, 获取试材成花数据, 成花数据包括成花枝率、露白时间、雄花开放日期、雌花开放日期、开放的雌花数、开放的雄花数。

1.2.1 本地温度与昼长数据采集 结合物候期记录, 从 www.tianqi24.com 和 richurimo.bmcx.com 下载并截取 MS1 成花期间湛江本地历史天气和昼长数据, 用 Microsoft Excel 软件制图。

1.2.2 石蜡切片方法 新鲜荔枝花器官摘下后投入甲醛-乙酸-乙醇 (formaldehyde-acetic acid-ethanol, FAA) 固定液中固定 24 h 以上, 经 70%、80%、95%、100% 酒精脱水 15 min, 2 次二甲苯透明 15 min, 浸蜡 72 h, 石蜡包埋, 8 μm 切片, 展片, 二甲苯脱蜡, 1% 番红溶液染色和中性树胶封片等常规制片程序处理后, 制成荔枝花器官永久切片, 用于观察拍照。

1.2.3 人工授粉方法 花粉获取: 提前 1 a 在荔枝品种无核荔雄花盛开当天上午, 剪下新鲜花穗, 带回实验室后, 选取饱满的嫩黄色花药剔下, 平铺于干净纸张, 去除花丝、萼片等杂质后, 将花药置于 30 °C 烘箱内烘干 12 h。从烘箱取出后, 将花药转移至 200 目筛网, 轻研过筛, 至无明显金黄色花粉掉落, 收集花粉至 1.5 mL 离心管。花粉保存: 上述花粉置于 -80 °C 冰箱长期保存。人工授粉: 在母本雌花盛开当天上午, 将超低温保存的无核荔花粉取出并室温解冻, 根据体积用 1% 蔗糖溶液稀释 2000 倍制成花粉悬浊液后, 用喷壶均匀喷施于母本花穗上, 直至滴水为止。

1.2.4 保果方法 试验材料谢花后, 用保果药剂喷施花穗 1 次, 直至滴水为止。保果药剂母液总有效成分含量为 3.6%, 其中苄氨基嘌呤含量为 1.8%, 赤霉素 A4+A7 含量为 1.8%, 将母液稀释 1000 倍后用于喷施。

2 结果与分析

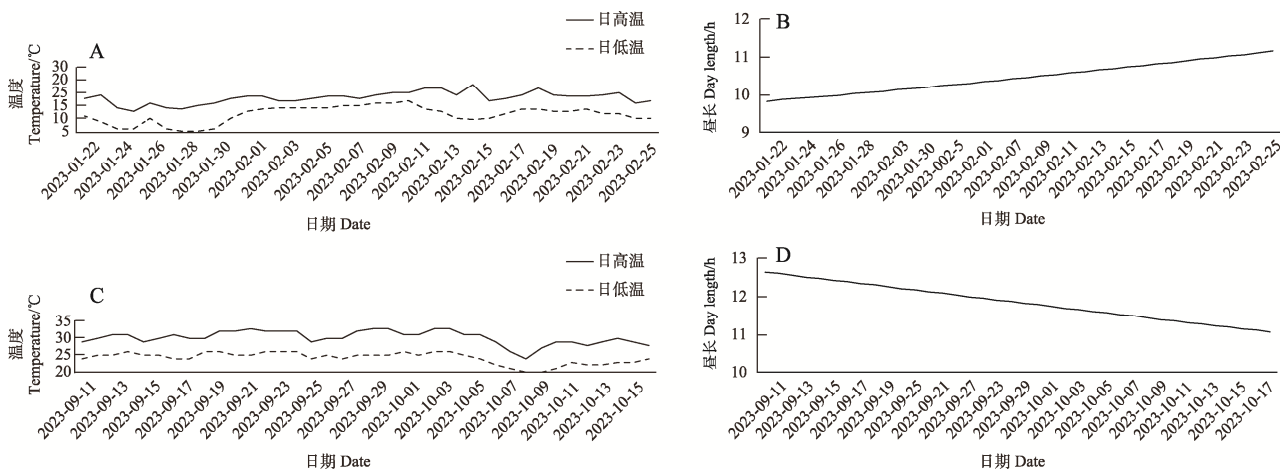
2.1 不同成花季节的温度与昼长

正常季节成花的 3 株 MS1 从 2023 年 1 月 22 日起开始出现花序原基, 2023 年 2 月 26 日完全谢花, 在此期间, 湛江本地日平均低温为 16.1 °C, 极端低温为 6 °C, 平均高温为 21.5 °C, 极端高温

为 28℃，平均昼长为 10.5 h，最长白昼为 11.2 h，最短白昼为 9.8 h（图 1A、图 1B）。

反季节成花的 2 株 MS1 从 2023 年 9 月 11 日起开始出现花序原基，2023 年 10 月 18 日完全谢

花，在此期间，湛江本地日平均低温为 24.2℃，极端低温为 20℃，平均高温为 30.2℃，极端高温为 33℃，平均昼长为 11.9 h，最长白昼为 12.7 h，最短白昼为 11.1 h（图 1C、图 1D）。



A：正常季节花期日气温；B：正常季节花期昼长；C：反季节花期日气温；D：反季节花期昼长。
A: Daily temperature during normal florescence season; B: Day length during normal florescence season; C: Daily temperature during off-season florescence; D: Day length during off-season florescence.

图 1 MS1 正常季节和反季节花期对应的日气温和昼长

Fig. 1 Daily temperature and day length during litchi MS1's normal season and off-season florescence

2.2 不同季节的成花数据统计

表 1 和表 2 展示了正常季节和反季节 MS1 的成花数据，其中反季节诱导的 o-MS1-1、o-MS1-2、o-MS1-3 未成花；o-MS1-4 早期可观察到花序原

基，后期发生成花逆转，未能进一步发育成花穗。无论是正常季节和反季节成花，MS1 雄花数量均较少，雄花比例低，反季节的 o-MS1-5 甚至无雄花开放。

表 1 MS1 正常季节成花数据统计

Tab.1 Floral data statistics of MS1 during its normal florescence season

材料 Material	是否成花 Whether bloomed or not	成花枝比例 Flowering ratio	露白时间 Appearance date of white millete	雄花首次开放时间 First opening time of female flowers	雌花首次开放时间 First opening time of female flowers	开放的雄花数量 Number of opening male flowers	开放的雌花数量 Number of opening female flowers
n-MS1-1	是	6/6	2023-01-26	2023-02-11	2023-02-14	113	441
n-MS1-2	是	6/7	2023-01-22	2023-02-14	2023-02-07	78	247
n-MS1-3	是	5/7	2023-01-23	2023-02-17	2023-02-11	45	178

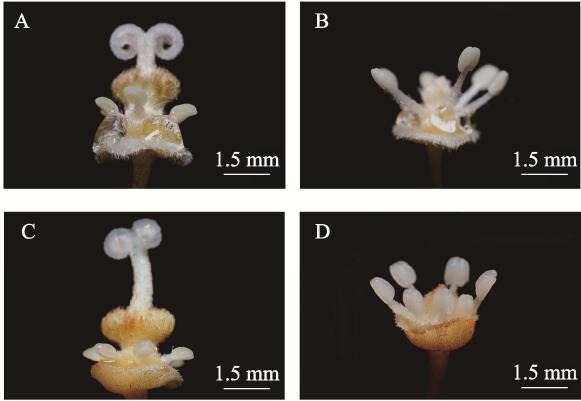
表 2 荔枝 MS1 反季节成花数据统计

Tab. 2 Floral data statistics of MS1 during its off-season florescence

材料 Material	是否成花 Whether bloomed or not	成花枝比例 Flowering ratio	露白时间 Appearance date of white millete	雄花首次开放时间 First opening time of female flowers	雌花首次开放时间 First opening time of female flowers	开放的雄花数量 Number of opening male flowers	开放的雌花数量 Number of opening female flowers
o-MS1-1	否						
o-MS1-2	否						
o-MS1-3	否						
o-MS1-4	成花逆转	5/5	2023-09-11				
o-MS1-5	是	4/4	2023-09-11		2023-09-29	0	372
o-MS1-6	是	5/5	2023-09-14	2023-10-17	2023-10-05	3	159

2.3 不同成花季节的 MS1 花器官外观观察

以花蜜分泌作为开花的标准,图 2 为 MS1 正常季节和反季节开放的雌花和雄花,无论是正常季节还是反季节,MS1 开放的雌、雄花花药均为乳白色,花药数量为 4~7 个,雌花开花当天柱头正常开裂,雌、雄花开花后花药不开裂。



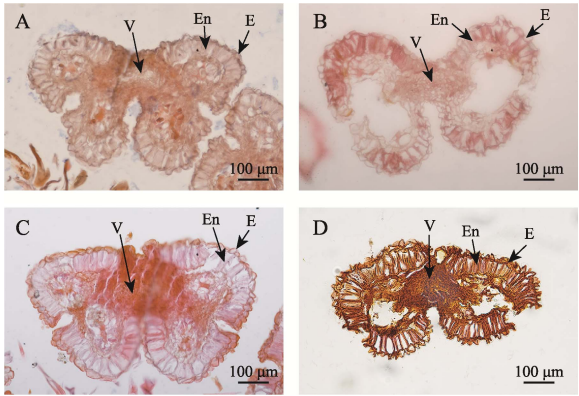
A: 正常季节雌花; B: 正常季节雄花;
C: 反季节雌花; D: 反季节雄花。
A: Female flower during normal florescence season; B: Male flower during normal florescence season; C: Female flower during off-season florescence; D: Male flower during off-season florescence.

图 2 MS1 正常季节和反季节开放的雌花和雄花

Fig. 2 Female and male flower of litchi MS1 in normal season and off-season florescence

2.4 不同成花季节的 MS1 花药育性表现

MS1 雌、雄花开花当天,对雌、雄花进行采样,通过石蜡切片对其育性进行检验。由图 3 可知,正常季节和反季节的 MS1 成熟雌、雄花药有正常结构的表皮、内壁和维管组织,花药药室内均无



A: 正常季节雌花; B: 正常季节雄花;
C: 反季节雌花; D: 反季节雄花。
E: 表皮; En: 内壁; V: 维管组织。
A: Female flower during normal florescence season; B: Male flower during normal florescence season; C: Female flower during off-season florescence. D: Male flower during off-season florescence. E: Epidermis; En: Endothecium; V: Vascular region.

图 3 MS1 正常季节和反季节雌花和雄花花药结构

Fig. 3 Anther structure of litchi MS1's female and male flower in normal season and off-season florescence

花粉,花药也不开裂。

2.5 MS1 反季节成花坐果物候期

表 3 展示了反季节成花的 o-MS1-5 和 o-MS1-6 物候期情况,其中 o-MS1-5 经过授粉,果实有一定程度的类似于正常果实的发育过程(图 4,图 5A),其从雌花首次开放到完熟约历经 88 d,但果实未成功受精,大小发育异常,有少量果肉,无果核(图 5B);o-MS1-6 未进行人工授粉,一直为僵果状态,发育缓慢,果实不转色(图 4;图 5C),无果肉和果核(图 5D)。

表 3 荔枝 MS1 反季节成花坐果数据统计

Tab. 3 Fruit set of litchi MS1 in normal season and off-season florescence

材料 Material	是否授粉 Whether pollinated	雌花首次 开放日期 First opening date of female flowers	谢花日期 Withering date	第一次 生理落果 1 st physiological fruit drop date	第二次 生理落果 2 nd physiological fruit drop date	开始转色 Date of turning red	完熟日期 Date of fully mature	收获 果实数量 Harvested fruit number	是否单性结 实 Whether partheno- carpic
o-MS1-5	是	2023-09-29	2023-10-12	2023-10-27	2023-11-16	2023-12-06	2023-12-25	14	是
o-MS1-6	否	2023-10-05	2023-10-18	2023-10-30	2023-11-20			8	是

3 讨论

3.1 MS1 花药败育时期和调控时机选择

雄性不育资源在育种工作中具有重要地位^[11-13]。近年来,本研究团队在荔枝上发现并报道了 MS1 的雄性不育现象,并通过组织切片手段,明确了 MS1 花药败育的关键时期在减数分裂前后(外观

表现为萼片半裂,直径约为 1.5 mm,约在花序原基露出后 10 d,本研究未展示)。一般来说,对花药育性进行调控需要在败育关键时期之前进行^[14-15],本研究在 MS1 完成诱导、花序原基露出后,马上将其移出室外对其进行反季节的自然温度和光照条件处理,该时期的选择是合理的。



图4 授粉和不授粉的反季节 MS1 成花坐果物候期过程



图5 授粉和不授粉的 MS1 反季节果实

Fig. 5 Litchi MS1's off-season fruits with pollination and without pollination

3.2 MS1 不育性状表现

MS1 在多个方面表现出雄性不育,具体如下:

(1) 荔枝是雌雄同株异花的异花授粉植物,一般有时间分明的雄-雌-雄 3 批花依次开放的现象,而我们长期以来在广东湛江的观察结果发现,MS1 往往只开 2 批花,开放的第一批往往是雌花,甚至整个花期仅有 1 批雌花开放而无雄花开放。(2) 正常荔枝雄性可育系雄花花药呈淡黄色,花朵开放当天花药即开裂,释放大量花粉,整个过程持续 2~3 d,此后雄花仍需 2~3 d 枯萎后才陆续脱落,而 MS1 雄花开放后仅有极少数花药可开裂,即便是开裂的花药,裂口处也无花粉粒释放,大多数雄花开放 1~2 d 内即从花穗上脱落。(3) 对于正常荔枝雄性可育系而言,虽然雌花花药内也有花粉,但由于其不开裂、花粉与花药壁粘连、花粉量少、花粉萌发率极低,一般认为来自荔枝

雌花的花粉无活性,是荔枝避免自交退化的天然机制。但在生产上,成片种植的单一品种仍存在同品种异株授粉现象,而 MS1 雌花、雄花花药均完全无花粉,败育十分彻底,即使成片种植,也不存在自交。CHEN 等^[16]认为雄性不育是自然选择中增加进化的结果,扩大了自身基因的传播范围,对保持物种遗传多样性,增加物种对不同环境变化的适应性具有重要意义。在实际观察中也是如此,MS1 雄性不育,其正常授粉的果实全部为正常种子,对环境温度不敏感,不存在如桂味等品种温度变化和自交导致种胚败育(焦核)的现象^[17],MS1 通过与本土荔枝杂交,可快速本土化,扩大后代群体。

3.3 花药育性与季节的关系

在一些环境敏感型雄性不育的一、二年生作物上,其育性根据播期不同也会出现有规律的转换,如水稻^[18]、油菜^[19]、花椰菜^[20]、小麦^[21]。荔枝是多年生作物,物候期较稳定,无播期问题。研究 MS1 反季节成花花药育性表现,主要是明确 MS1 花药育性对高温环境敏感性,从结果来看,其花药不育性状对高温环境不敏感,花药无花粉的表现未能发生改变。因此,以 MS1 作为潜在的反季节观赏盆景或生产材料时,其依然雄性不育,且从本研究来看,MS1 反季节成花未经授粉或人工授粉果实发育不良,相近物候期授粉树的配置是必要的。此外,在 MS1 反季节花期 9—10 月,此时室外环境温度较高,在 20~33 ℃ 之间波动,白昼较长,在 11.1~12.7 h 之间,可见较高温度和较长日照互作并不影响 MS1 雄性不育性状。

3.4 反季节调控荔枝成花坐果技术

不少国内外学者通过低温处理成功诱导荔枝成花,而成功坐果的案例却未见报道。事实上,

阻碍反季节诱导荔枝成花坐果的还是经济成本问题。我国栽培的荔枝品种大多是亚热带品种资源,在枝梢老熟的基础上,成花诱导需冷量仍较高,低温诱导时间长^[22-23],尽管这些品种均为雄性可育,自身的雄花可作为雌花的授粉源,不需搭配专门的授粉树,但由于荔枝雌雄花是分批次开放,同一株树雌花盛开时往往雄花已凋谢,同品种间想要达到良好的授粉效果需相对多的、物候期有一定差别的植株数量,这也给荔枝反季节坐果带来了困难。

MS1 原产自东南亚热带地区,成花需冷量低,在泰国南部自然气候下仍可成为主栽品种^[24-25],是极易诱导成花的优秀资源,在反季节中诱导其成花,相比于诱导国内的亚热带荔枝品种资源,具有显著的节能、省时、高效的优势,但由于与其相适应的授粉品种资源尚有待遴选而未用于本研究,导致其坐果不够理想。

本研究中, o-MS1-1~o-MS1-3 的植株低温诱导 1 周,最终未成花,而 o-MS1-5 和 o-MS1-6 的植株最终成花,说明较长时间的相对低温是成花的关键,值得一提的是, o-MS1-4 尽管抽出了花序原基,但最终逆转成幼叶,说明这时的高温天气对成花影响较大,可能导致成花逆转,成花质量差。针对此现象,建议延长低温处理时间,待花器官正式形成后再移出室外,可达到较好的成花效果。o-MS1-5 雌花开放后,用年初保存的无核荔花粉对其进行授粉,授粉谢花后,约 73 d 果皮完全转红,达到采收成熟度,并可保留至元旦后。但存在的问题显而易见,尽管对开放的 MS1 进行授粉,但其果实发育异常,成熟果实全部无核,个头比该品种正常发育的果实明显偏小,可能是发生了刺激性单性结实,猜测可能是父本花粉与母本之间不亲和、花粉保存不当或授粉方法存在一定问题导致的。与之相对, o-MS1-6 的开花过程中,我们未对其进行授粉,虽然最后也得到了 8 个果实,均为单性结实的无核果,但均为僵果,既无食用价值,也无观赏价值,这说明荔枝 MS1 自发性单性结实能力有限,暂时还不能直接应用于生产,搭配易成花、物候期相近的授粉树资源是有必要的。

4 结论

诱导荔枝雄性不育系 MS1 在高温季节成花,开放的雌花花药、雄花花药无花粉表明其为彻底

的雄性不育,说明 MS1 花药败育性状在较高温度和较长日照的高温季节可保持稳定。MS1 具有单性结实能力,未经授粉的雌花果实发育不良,即使人工授粉后,也有可能未能成功受精而导致刺激性单性结实。因此在高温季节诱导 MS1 成花,若要其成功坐果、果实发育正常,需要配置授粉品种。

参考文献

- [1] HU G B, FENG J T, XIANG X, WANG J B, JARKKO S, LIU C M, WU Z X, ZHANG J S, LIANG X M, JIANG Z D, LIU W, OU L X, LI J W, FAN G Y, MAI Y X, CHEN C J, ZHANG X T, ZHENG J K, ZHANG Y Q, PENG H X, YAO L X, WAI C M, LUO X P, FU J X, TANG H B, LAN T Y, LAI B, SUN J H, WEI Y Z, LI H L, CHEN J Z, HUANG X M, YAN Q, LIU X, MCHALE L K, ROLLING W, GUYOT R, SANKOFF D, ZHENG C F, ALBERT V A, MING R, CHEN H B, XIA R, LI J G. Two divergent haplotypes from a highly heterozygous lychee genome suggest independent domestication events for early and late-maturing cultivars[J]. *Nature Genetics*, 2022, 54: 73-83.
- [2] 陈厚彬, 欧良喜, 李建国, 苏钻贤, 杨胜男, 吴振先, 胡卓炎. 新中国果树科学研究 70 年—荔枝[J]. *果树学报*, 2019, 36(10): 1399-1433.
CHEN H B, OU L X, LI J G, SU Z X, YANG S N, WU Z X, HU Z Y. Fruit scientific research in New China in the past 70 years: litchi[J]. *Journal of Fruit Science*, 2019, 36(10): 1399-1433. (in Chinese)
- [3] 陈厚彬, 苏钻贤, 张荣, 张红娜, 丁峰, 周碧燕. 荔枝花芽分化研究进展[J]. *中国农业科学*, 2014, 47(9): 1774-1783.
CHEN H B, SU Z X, ZHANG R, ZHANG H N, DING F, ZHOU B Y. Progresses in research of litchi floral differentiation[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(9): 1774-1783. (in Chinese)
- [4] 李建国, 王惠聪, 周碧燕, 赵明磊, 李彩琴, 夏瑞, 黄旭明. 荔枝花果发育生理和分子生物学研究进展[J]. *华南农业大学学报*, 2019, 40(5): 119-127.
LI J G, WANG H C, ZHOU B Y, ZHAO M L, LI C Q, XIA R, HUANG X M. Research advances in physiology and molecular biology of flower and fruit development in litchi[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2019, 40(5): 119-127. (in Chinese)
- [5] 黄辉白, 陈厚彬. 以阶段观剖视荔枝的花芽分化[J]. *果树学报*, 2003(6): 487-492.
HUANG H B, CHEN H B. Aphasic approach towards the floral formation in *Litchi chinensis* Sonn.[J]. *Journal of Fruit*

- Science, 2003(6): 487-492. (in Chinese)
- [6] CHEN H B, HUANG H B. Low temperature requirements for floral induction in lychee[J]. Acta Horticulturae, 2005, 665: 195-202.
- [7] 周碧燕, 陈厚彬, 向灿华, 刘伟强, 李宁, 胡志群, 黄旭明, 张思. ‘三月红’荔枝不同温度处理的成花效应[J]. 园艺学报, 2010, 37(7): 1041-1046.
- ZHOU B Y, CHEN H B, XIANG C H, LIU W Q, LI N, HU Z Q, HUANG X M, ZHANG S. Flowering of ‘Sanyuehong’ litchi with treatments of different temperature regimes[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(7): 1041-1046. (in Chinese)
- [8] 卢星谕. 荔枝成花相关基因挖掘及 *LcFLC* 的调控和功能研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2020.
- LU X Y. Identification of flowering related genes and study on the regulation and function of *LcFLC*[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [9] MENZEL C M, RASMUSSEN T S, SIMPSON D R. Effects of temperature and leaf water stress on growth and flowering of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.)[J]. Journal of Horticultural Science, 1989, 58: 75-82.
- [10] 全振炫, 董晨, 郑雪文, 钱义容, 徐乙天, 王弋, 李伟才. 荔枝雄性不育株系 MS1 的发现和鉴定[J]. 果树学报, 2023, 40(9): 1832-1838.
- QUAN Z X, DONG C, ZHENG X W, QIAN Y R, XU Y T, WANG Y, LI W C. Discovery and identification of litchi male sterile line MS1[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(9): 1832-1838. (in Chinese)
- [11] ZHU J, LOU Y, SHI Q S, ZHANG S, ZHOU W T, YANG J, ZHANG C, YAO X Z, XU T, LIU J L, ZHOU L, HOU J Q, WANG J Q, WANG S H, HUANG X H, YANG Z N. Slowing development restores the fertility of thermo-sensitive male-sterile plant lines[J]. Nature Plants, 2020, 6(4): 360-367.
- [12] ZHANG C, XU T, REN M Y, ZHU J, SHI Q S, ZHANG Y F, QI Y W, HUANG M J, SONG L, XU P, YANG Z N. Slow development restores the fertility of photoperiod-sensitive male-sterile plant lines[J]. Plant Physiology, 2020, 184(2): 923-932.
- [13] 杨学乐, 陶芬芳. 作物生态雄性不育遗传和基因定位研究进展[J]. 作物研究, 2015, 29(5): 544-549.
- YANG X L, TAO F F. Research progress on heredity and gene mapping of ecological male sterility in crops[J]. Crop Research, 2015, 29(5): 544-549. (in Chinese)
- [14] YANG X T, YE J L, NIU F Q, FENG Y, SONG X Y. Identification and verification of genes related to pollen development and male sterility induced by high temperature in the thermo-sensitive genic male sterile wheat line[J]. Planta, 2021, 253(4): 83.
- [15] LI J C, ZHANG J, LI H J, NIU H, XU Q Q, JIAO Z X, AN J H, JIANG Y M, LI Q Y, NIU J S. The major factors causing the microspore abortion of genic male sterile mutant NWMS1 in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(24): 6252.
- [16] CHEN L T, LIU Y G. Male sterility and fertility restoration in crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 579-606.
- [17] XIE D R, MA X S, MOHAMMAD Z R, YANG M C, HUANG X M, LI J G, WANG H C. Thermo-sensitive sterility and self-sterility underlie the partial seed abortion phenotype of *Litchi chinensis*[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 247: 156-164.
- [18] 石明松. 晚粳自然两用系选育及应用初报[J]. 湖北农业科学, 1981(7): 1-3.
- SHI M S. Preliminary report on the breeding and application of late-season japonica rice natural dual-purpose lines[J]. Hubei Agricultural Science, 1981(7): 1-3. (in Chinese)
- [19] 李石开, 刘其宁, 吴学英, 苏振喜, 张庆莹, 邱怀珊, 赵庭周. 芥菜型油菜光温敏核不育系 K121S 的选育[J]. 中国油料作物学报, 2002, 24(3): 2-5.
- LI S K, LIU Q N, WU X Y, SU Z X, ZHANG Q Y, QIU H S, ZHAO T Z. Breeding of photo-thermosensitive GMS line K121S in mustard (*Brassica juncea*) [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2002, 24(3): 2-5. (in Chinese)
- [20] 胡立敏, 陶兴林, 侯栋, 朱惠霞. 花椰菜温敏雄性不育系的育性表现研究[J]. 北方园艺, 2010(10): 5-7.
- HU L M, TAO X L, HOU D, ZHU H X. Fertility study of cauliflower thermo-sensitive male sterile line[J]. Northern Horticulture, 2010(10): 5-7. (in Chinese)
- [21] ABDELKHALIK S, DING M L, GU J, LI H S, SHAHZAD A, ASIM M, ZHAO H, YANG M J. Analyzing combining ability and heterosis of thermo-photo sensitive genic male sterile wheat lines for hybrid development[J]. Turkish Journal of Field Crops, 2019, 24(1): 98-105.
- [22] 侯伟, 张柳红, 张蕾, 栾澜, 张明洁, 王秀珍, 张慧. 基于 CMIP6 气候模式的华南区域荔枝成花诱导预估[J]. 果树学报, 2025, 42(8): 1797-1810.
- HOU W, ZHANG L H, ZHANG L, LUAN L, ZHANG M J, WANG X Z, ZHANG H. Prediction of litchi flower induction in South China region based on CMIP6 climate model[J]. Journal of Fruit Science, 2025, 42(8): 1797-1810. (in Chinese)
- [23] 苏钻贤, 杨胜男, 黄悦, 万志远, 申济源, 陈厚彬. 荔枝成花、坐果与现“白点”期和末次秋梢期成熟期的关系研究[J].

果树学报, 2023, 40(8): 1628-1639.

SU Z X, YANG S N, HUANG Y, WAN Z Y, SHENG J Y, CHEN H B. Relationship between flowering rate and fruit set, and the dates of “white millete” appearance and last autumn shoot flush maturation in litchi[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(8): 1628-1639. (in Chinese)

[24] WIRIYA-ALONGKORN W, RASANANDA S. Thai tropical lychees-identification of cultivars by mophological method[J]. Acta Horticulturae, 2010, 863: 407-412.

[25] SUKHVIBUL N, DASANANDA M. Morphology and factors affecting germination of litchi pollen[J]. Acta Horticulturae, 2014(1024): 171-176.