

Advances in Research on Flower Bud Morphological Differentiation of Strawberry

Rongfei Li¹, Shipin Yang¹, Hongye Ma¹, Mengliu Wang², Aihua Wang¹, Wei Huang¹, Qian Wei¹, Peilin Zhong¹, Rong Qiao^{1*}

¹Institute of Horticulture, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang Guizhou

²Liupanshui Academy of Agricultural Sciences, Liupanshui Guizhou

Email: *qr958@sina.com

Received: Jan. 23rd, 2020; accepted: Feb. 24th, 2020; published: Mar. 2nd, 2020

Abstract

Flower bud differentiation is an important stage for strawberry plants to change from vegetative growth to reproductive growth, and is an important factor affecting strawberry yield and quality. In this article, the characteristics and differentiation process of strawberry flower bud morphology were reviewed, the research methods of strawberry flower bud morphology differentiation and the time to start differentiation were summarized, the influencing factors and regulatory management measures of strawberry flower bud differentiation were discussed, and the research direction of strawberry flower bud differentiation was prospected, in order to provide a reference for further study of strawberry flower bud differentiation and production to determine the flower bud morphological differentiation period.

Keywords

Strawberry, Flower Bud Morphology Differentiation, Research Methods, Influencing Factors, Regulatory Measures

草莓花芽形态分化研究进展

李荣飞¹, 杨仕品¹, 马红叶¹, 王梦柳², 王爱华¹, 黄伟¹, 韦茜¹, 钟霏霖¹, 乔荣^{1*}

¹贵州省农业科学院园艺研究所, 贵州 贵阳

²六盘水市农业科学研究院, 贵州 六盘水

Email: *qr958@sina.com

收稿日期: 2020年1月23日; 录用日期: 2020年2月24日; 发布日期: 2020年3月2日

*通讯作者。乔荣, 女, 研究员。

文章引用: 李荣飞, 杨仕品, 马红叶, 王梦柳, 王爱华, 黄伟, 韦茜, 钟霏霖, 乔荣. 草莓花芽形态分化研究进展[J]. 植物学研究, 2020, 9(2): 101-113. DOI: 10.12677/br.2020.92013

摘要

花芽分化是草莓植株由营养生长转向生殖生长的重要阶段，是影响草莓产量和品质的重要因素。本文以阐述草莓花芽形态分化的特点和分化历程，总结草莓花芽形态分化的研究方法与时地开始分化的时间，讨论草莓花芽分化的影响因素和调控管理措施，并对草莓花芽分化的研究方向进行了展望，以期对草莓花芽分化进一步研究及生产上确定花芽形态分化时期提供参考。

关键词

草莓，花芽形态分化，研究方法，影响因素，调控措施

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

草莓(*Fragaria ananassa* Duch.)是我国的主要果树树种之一，属蔷薇科草莓属多年生常绿草本植物。草莓果实色泽鲜艳、风味独特，营养丰富，素有“水果皇后”的美誉，具有很高的营养和食疗价值，深受人们喜爱[1]。草莓是果树中鲜果上市最早的水果，露地栽培为“早春第一果”，大棚栽培在冬季12月份就能采收，堪称“冬季一果独秀”。草莓以其栽培周期短、见效快、经济效益高、适于温室大棚栽培等优势成为各国农业种植的热点[2]。且草莓种植效益大于其它种植业，市场需求量大于生产量。目前，我国草莓生产面积和总产量均居世界第1位[3]。

花芽分化是指植物由营养生长向生殖生长转化的过程，可分为生理分化期和形态分化期。花芽生理分化是将营养物质、激素、遗传物质等在芽生长点细胞群中积累、共同协调作用，从量变到质变的过程，为形态分化提供物质基础的过程[4]。生理分化完成后，叶原基的物质代谢及生长点形态结构开始发生变化，逐渐可区分出花芽和叶芽，由此进入了花芽的形态分化期，并逐渐发育形成花萼、花瓣、雄蕊、雌蕊，直到开花前才完成整个花器的发育[5]。

草莓花芽分化是开花多少和花质量好坏的基础，是生长发育过程中的关键阶段，花芽分化时期与开花坐果时期密切相关，花芽的数量和质量直接影响草莓的品质和产量[6]。尤其是草莓花芽的形态分化时期，影响草莓的定植时间，而精准确定草莓的定植时间直接关系到草莓的收获时间，也就关系着经济效益。在栽培技术要求越来越精细的今天，需要我们掌握草莓花芽进入形态分化的时期，需要一种更加科学的方法，来判断花芽分化情况。因此，本文以草莓花芽形态分化为主，通过总结花芽形态分化历程、各地区多个品种分化时间、花芽形态分化的研究方法，分析影响花芽分化的因素，结合产业需求和目前试验研究进展，总结了调控花芽形态分化的措施，旨在为进一步研究草莓花芽分化以及生产上确定花芽形态分化时期提供参考。

2. 草莓花芽分化的特点及机理

一般而言，植物的茎尖分生组织(生长点)从营养生长转变为生殖生长，从叶片的连续分化状态进入花芽形成阶段的时候，就定义为“花芽分化”。草莓相对扁平的茎尖开始变得肥厚，多数情况下即判定花芽开始分化。大多数情况下，当肥大的茎尖分生组织一分为二时，即可明确判定是形态上的“花芽分化”，

这一阶段通常称之为“花序分化期”。草莓花芽分化的特点为顶花先分化，然后在顶花花柄下位节上分化出第2朵、第3朵花[6]。

自然条件下生长的草莓自夏末开始，在初秋短日低温的条件下进行花芽分化，进入矮化(呈莲座状，休眠)状态，越冬后于第二年春天开花结果。之后，在夏季的长日高温条件发生和增殖匍匐茎。现在通过设施栽培，草莓花芽分化从9月中旬至翌年3月均可进行，花芽分化与露地栽培相比延长4个月，从当年11月份开始开花结果，整过结果期从11月下旬到翌年5月份[7]。

草莓花芽分化的机理假说与植物的花芽分化机理假说相似，有五种假说。1) 1977年Sachs [8]提出的营养假说，其指生长点内部不同组织所获得的营养差异决定了花芽的形成与否，当中心分生组织获得较多的养分供应时，则转向花芽分化方向发育。2) Klebes 提出了开花的碳氮比理论，认为植物体内氮化合物与同化糖类含量的比例是决定花芽分化的关键，当碳占优势时，花芽分化受促进；当氮占优势时，营养生长受到促进，但高含量的碳水化合物不是成花的唯一决定因子[9]。3) Bernier 等[10]提出了基因表达假说，认为花的形成受多种相互交叉的途径控制，不同的成花诱导刺激可以启动不同的成花基因，只要有一条途径畅通，那么花芽分化就能启动。4) 激素平衡假说：人们在长期研究花芽孕育同激素的关系时发现，花芽孕育是各种激素在时间、空间上的相互作用而产生的综合结果。该假说提出了花芽孕育所需的条件和激素环境[11] [12]。5) 激素信号调节假说：正在发育的果实种子所输出的激素是果树花芽分化的信使，而否定了前人所提出的碳、氮化合物对果树花芽分化起决定作用的假说。但该假说仅涉及正在发育果实的种子，而未包括旺盛营养生长的梢尖输出的激素信号[13]。

3. 草莓花芽形态分化的历程

品种不同，草莓花芽形态分化的进程不同，但是草莓花芽形态分化时期基本相同。总的来说，草莓的花芽形态分化需要经历未分化期、肥厚初期、肥厚中期、肥厚后期、花序分化期、花萼形成期、花瓣形成期、雄蕊形成期、雌蕊形成期，最后才是开花期，共计9个小阶段[14]。而只有在确定花序分化期之后定植才是最佳的定植时间，也更利于草莓的生长和最终收获期的提前。草莓花芽形态分化每个阶段的特征如下[4] [15]：

1) 未分化期：茎尖生长点突小，被幼叶包被，其上有一个明显的呈三角锥状的幼叶原基，并不断分化出新的叶原基(图1(a)，图2(a))。

2) 肥厚初期(分化初始期)：茎尖生长点逐渐变得宽阔平坦，略有馒头状的小突起(图1(b)，图2(b))。

3) 肥厚中期：生长点细胞突起而平圆，高起约半球形(图1(c))。

4) 肥厚后期(分化后期)：茎尖生长点在前一时期的基础上，进一步增加高度，并高出了包被的幼叶(图1(d)，图2(c))。

5) 花序分化期：二分割期后，在突起的茎尖生长点继续增高呈柱状，在生长点一侧或两侧分化出1个或2个退化的幼叶，在其腋部产生突出，形成二级花序原基(图2(d))。

6) 萼片分化期：突起部进一步变宽大，并在周围出现突起，突起的即为萼片原基(图1(e)，图2(e))。

7) 花瓣形成期：萼片原基的内侧产生小的突起，即为花瓣原基，未来能够发育成花瓣(图2(f))。

8) 雄蕊形成期：在花瓣原基内侧产生两排密集的突起，这就是雄蕊原基(图1(g)，图2(g))。

9) 雌蕊形成期：雄蕊已形成花药，在花药的下方又产生一些珠状突起——雌蕊原基(图1(h)，图2(h))。雌蕊的产生顺序是从花的四周向中心逐步形成的。

10) 雌蕊大量形成期：萼片开始长出绒毛并已完全收拢，雌蕊已基本布满了花托(图2(i))。

4. 草莓花芽形态分化的研究方法

草莓花芽形态分化的观察，主要通过剥除草莓外部已经长出的叶子和表面绒毛，继续进行更深层的剥离，直至露出生长点，并观察生长点的状态，从而确定草莓花芽分化的情况。现在国内外研究草莓花

芽形态分化的方法主要有：扫描电镜法、石蜡切片法、双目立体显微镜观察法和体视解剖镜观察法等。部分学者采用扫描电镜来观察花芽形态分化过程[16] [17]，该方法能够真实而立体地呈现出花芽分化中各种原基的形态。但由于扫描电镜法观察花芽分化成本较贵，限制了扫描电镜法在国内大多科研单位中的广泛应用。石蜡切片为组织学常规制片技术中最为广泛应用的方法，可以清晰观察到花芽形态变化过程，但其过程繁琐，且不能及时反映出草莓花芽形态分化的时期，因此，现国内外多数学者采用徒手剥芽解剖置双目立体显微镜[6] [18] [19]或体视解剖镜[14]下观察的方法。生产上确定花芽形态分化时期，也建议采用徒手剥芽解剖置双目立体显微镜或体视解剖镜观察。

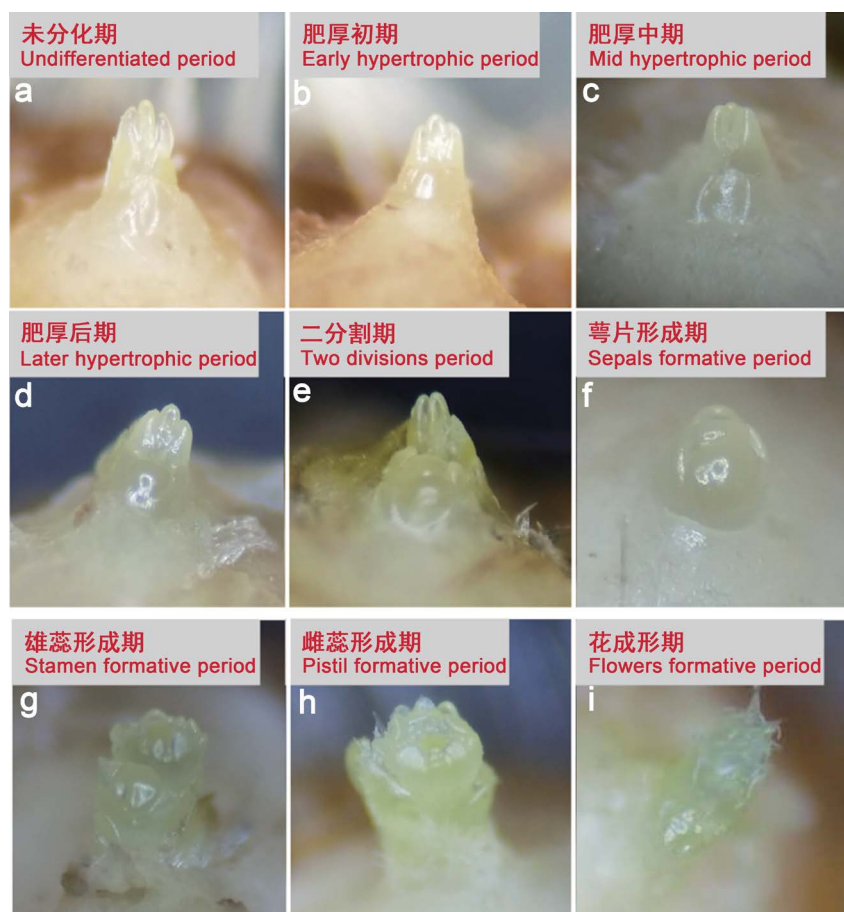


Figure 1. Various periods of flower bud morphological differentiation under stereoscopic anatomy (cited by Han Peiru *et al.* [14])

图 1. 体视解剖镜观察花芽形态分化的各时期(引自韩佩汝等[14])

4.1. 扫描电镜观察法

扫描电子显微镜常用于观察植物花、叶、果实表面结构，观察花芽形态分化的具体操作如下：1) 取样：将植株的顶芽解剖后取其生长点；2) 固定：用 2.5%的戊二醛固定，再用 1%锇酸固定，保存；3) 清洗：一般采用缓冲液在 4℃下彻底清洗 3 次，每次 15 min；4) 脱水和置换：用系列乙醇或丙酮逐级脱水，一般从 30%→50%→70%→80%→95% →100%，每步 15~20 min，用乙酸异戊酯置换 100%的乙醇，在室温下，置换 20 min 以上；5) 干燥：采用临界点干燥；6) 粘样：将干燥好的样品用导电胶或双面透明胶纸粘在样品台上，做好标记；7) 喷涂：镀上一层很薄的、并且非常均匀的金属膜；8) 观察：取出样品，用扫描电子显微镜在 20 kV 加速电压下观察、拍照[20] [21]。

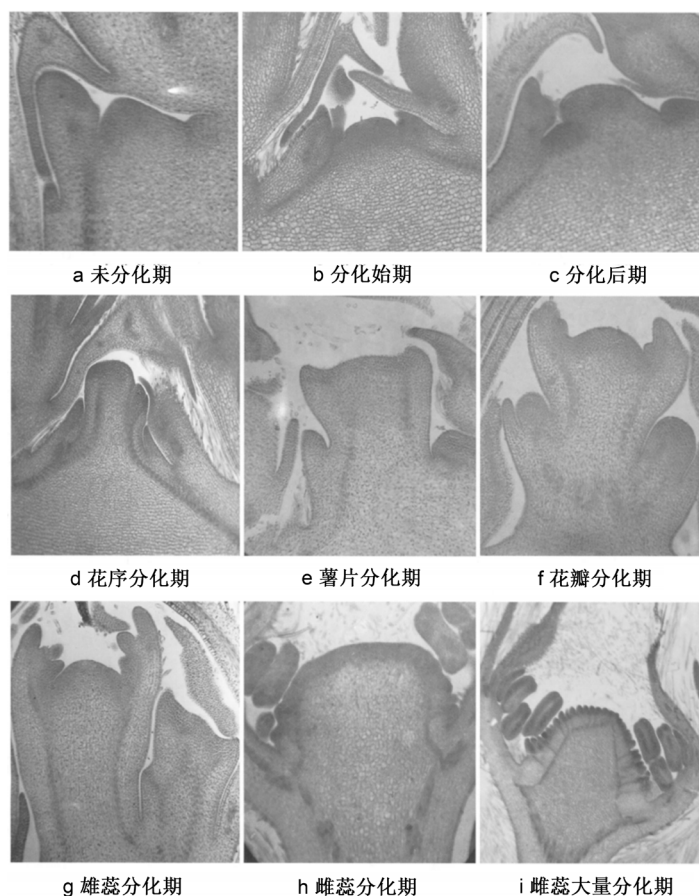


Figure 2. Paraffin sections were used to observe the various stages of flower bud morphological differentiation (cited by Zhang Zhihong *et al.* [15])

图 2. 石蜡切片观察花芽形态分化的各时期(引自张志宏等[15])

4.2. 石蜡切片法

石蜡切片方法观察草莓花芽形态分化，首先确定采样时间，多数研究者从 8 月下旬或 9 月上旬至 10 月下旬取样，每 3 天采一次样，每次每个品种 5 株，其次将芽剥出后，切取茎尖生长点，放在配好的 FAA 固定液里，4℃ 下保存备用。采用石蜡切片方法进行花芽形态分化观察，不同研究者所用的染色剂不一致，杨红[6]用番红作为染色剂，张志宏等[15]采用番红——固绿对染，赵秀梅等[22]采用高碘酸——席夫试剂染色，但整体过程大同小异。现以 FAA 为固定液，番红为染色剂为例[6]，介绍具体操作过程，如下所示：

1) 配制固定液：用 70%酒精、5%乙酸、5%甲醛配成 FAA 固定液。

2) 脱水、透明：用乙醇做脱水剂，将固定好的材料置于不同浓度梯度的乙醇中，逐级脱水、透明。

3) 浸蜡、包埋、切片：用硫酸纸作“桥”，正好在液面上，桥面铺满石蜡碎屑，使其慢慢溶解。再置于 35℃ 温箱中浸蜡 24 h，然后取出“桥”，倒出 1/2 溶液，加入已溶化的液体石蜡，在 60℃~65℃ 温箱中使蜡处于溶液状态，每 4 小时更换一次，重复进行 2 次，最后更换纯石蜡，在 60℃~65℃ 温箱中浸至 2~3 d。将浸透好的材料用纯石蜡包埋在准备好的小纸盒中。然后修整蜡块，并将其固定在台木上。用旋转式切片机进行切片，厚度为 10~12 μm。

4) 贴片及展片：将载玻片上涂匀少许粘帖剂，再将切好的蜡片置于载玻片上。然后再展片台上展片。

- 5) 脱蜡、复水、染色、脱水、透明：二甲苯脱蜡后，用番红染色。
- 6) 封片：在载玻片上放上中性树胶，再放上材料，盖上盖玻片。然后放在 30℃ 左右的温箱中烘干。
- 7) 显微摄影：将做好的片子采用 Olympus BH-2 显微镜观察并显微摄影、记录。

4.3. 双目立体显微镜观察法

取草莓植株带回实验室，用镊子将其芽剥出后，然后用刀片切取茎尖生长点，然后用刀片从花序原始体的左上方轻轻往右下方切割，切割的花序原始体呈勺片，越薄越好，1 个花序原始体可连续切割数片，将切下的薄片放入盛水的培养皿中。1 个花序原始体切割完毕后，将培养皿中的小薄片，依次排列于载玻片上，用 1% 的刚果红染色，经 1~3 分钟后，用清水洗净，加上盖玻片，即可在显微镜下观察。如无染色剂，亦可直接在显微镜下观察。将制成的切片置于双目立体显微镜或低倍显微镜下依次检查。并与标准固定切片相对照，以识别花芽分化所处的时期[23] [24]。

4.4. 体视解剖镜观察法

体视显微镜主要观察标本的三维状态，亦可直接观察草莓茎尖生长点。体视显微镜观察前，样品的制备一般采取徒手切片法，其指用刀片把新鲜的材料切成薄片，用临时装片法装片后在显微镜下观察植物内部结构的方法[21]。该方法简单、制片快速，能观察到植物组织的自然色泽和活体结构。用体视显微镜观察草莓花芽形态分化操作步骤：取草莓植株带回实验室，将其芽剥出后，切取茎尖生长点，放置于盛有适量清水的小培养皿中，或直接于体视显微镜观察、拍照记录花芽分化形态。体视解剖镜观察花芽分化操作简单，且能快速观察到花芽分化时期，因此，其方法为现多数研究者所用。

5. 草莓花芽形态分化的时期

草莓花芽分化时期的早晚因品种和环境条件而异。早熟品种比晚熟品种开始分化早，停止分化也早。顶芽比腋芽早 1 个月开始分化。同一品种在不同地区，花芽分化期也不相同。北方高纬度地区，秋季低温来临和日照变短早，花芽分化开始期也早；南方低纬度地区，花芽分化则晚。同纬度地区海拔不同，花芽分化期不同，在海拔高的地方，花芽分化早[19]。例如贺雷风等[25]采用丰香品种在不同海拔高度(800 m、1000 m)开展的草莓高山育苗研究表明，高海拔育苗可完成草莓花芽分化所需的低温累积，促进花芽提前分化；800m 苗比对照至少提前 10 d 开花；1000 m 苗比对照至少提前 5 d 开花，且前期花量大，发育饱满。同一品种，氮素过多、植株徒长、叶数过多过少等都会使花芽分化期延迟。在自然条件下，我国草莓一般在 9 月或更晚开始花芽分化，北方与中部地区草莓多在 9 月中旬开始花芽分化，而在南方地区草莓在 10 月上旬前后开始分化[1]。因此，根据国内研究者对不同地区不同品种草莓花芽形态分化的观察结果，总结了多地未假植露地草莓苗进入花芽形态分化的时间(见表 1)。

6. 影响草莓花芽形态分化的因素

6.1. 光照

光照对草莓花芽形态分化的影响主要包括光周期、光质和光照强度，光周期和光质对草莓开花有显著的影响，但光质影响方面研究较少，而光照强度影响较小。草莓按对光周期的开花反应分为以下几类：一季性品种(在短日照条件下分化花芽)、长日或四季性品种(长日照条件下分化花芽)、日中性品种(花芽诱导时对日照长度不敏感) [30]。

一季性草莓品种在春天开花，只结一次果，花芽在秋天分化。气温下降、日照缩短是诱导花芽分化的主要因素。自然条件下，苗的营养状态对花芽分化亦有影响。现生产中多数为此类型。长日

或四性季草莓品种在长日照条件下形成花芽，四季性在短日照条件下也能形成花芽，但在长日照条件下形成的花芽更优良，且在长日照条件下每年至少可以结两茬果。同一品种由于变更栽培地区，受地区温度与日照时数等环境条件的影响，有的表现为单季性，有的表现为四季性。中间性草莓品种当日照缩短时不会休眠，从早春到晚秋连续开花结果和发生匍匐茎，直至低温来临才停止生长。中间性实生苗3个月龄即能开花，但单季性和四季性品种的3个月龄实生苗则不能开花。即不同类型草莓对光周期的反应是不一致的，如张小红等[31]分别对不同类型草莓进行短日照处理，结果发现，短日照能促进一季性草莓的花芽分化，可提前5 d开始花芽分化；而短日照对四季性草莓的花芽分化影响较小。由于不同类型草莓对光周期的反应是不一致的，因此，生产中需根据具体的草莓品种进行相应的处理才能达到预期效果。

Table 1. The time when the strawberry seedlings in the unexposed plants have entered the flower bud form differentiation in the country

表 1. 国内多地未假植露地草莓苗进入花芽形态分化的时间

品种 Variety	花芽分化始期 Flower bud differentiation	观察地 Observation ground	北纬 North latitude	平均海拔 Average altitude	参考文献 References
红颜	9月初	北京市	39°4'~41°6'	43.5 m	韩佩汝等[14], 2019
红颜	9月7日前后	浙江省杭州市	30°26'	43.2 m	蒋桂华等[26], 2017
红颜	9月5日	江苏省镇江市	31°37'~32°19'	349~437.2 m	万春雁等[27], 2015
丰香	9月11日	福州北岭寿山大坂村	26°05'	620 m	陈铄等[19], 2005
丰香	9月20日	福州市蔬菜科学研究所内	26°05'	50 m	陈铄等[19], 2005
丰香	9月3日	河北省张家口坝上	41°~42°	1350~1600 m	张小红等[28], 2006
宁玉	9月1日~6日	江苏省南京市	31°14'~32°37'	20~30 m	庞夫花等[20], 2014
章姬、 越心、宁玉	9月4日前后	浙江省杭州市	30°26'	43.2 m	蒋桂华等[26], 2017
幸香、图得拉、 全明星、北辉	9月上中旬	辽宁省沈阳市	41°8'	38~45 m	张志宏等[15], 2007
戈雷拉	9月上旬	黑龙江省佳木斯市	46°18'	100~300 m	吴业东等[18], 1996
通生1号	10月3日	吉林省通化市	40°52'~43°3'	600 m	冯颖等[17], 2015
新星	9月9日	吉林省长春市	43°09'	224.14m	杨红[6], 2005
达赛、吐特拉	9月15日	吉林省长春市	43°09'	224.14m	杨红[6], 2005
哈尼、早红光	8月中旬	甘肃省兰州市	36°04'	1520 m	赵秀梅等[22], 1990
波兰 A、因都卡、 保交早生、春香	9月7日~12日	新疆石河子市	43°26'~45°20'	450.8 m	孙淑媛等[29], 1990

6.2. 温度

草莓花芽分化对温度有严格的要求, 主要受平均气温的影响, 但最高和最低气温对花芽分化的开始和结束均有抑制作用。花芽分化的临界温度为 5℃~25℃, 适宜温度为 10℃~20℃, 在适宜的温度范围内, 高温延缓分化, 低温促进分化[5] [32]。草莓在日平均气温 5~25℃, 日照时间 12.5 小时以下, 经过 10~15 天即开始花芽分化[1]。在低温区 5℃以下花芽形成停止; 而在 5~12℃时花芽形成, 与日照长短无关; 在 12℃~25℃中温区日照长短影响花芽的形成, 一般要求 8~13.5 小时日照; 在 25℃以上高温区花芽不形成。张志宏等[15]研究发现, 草莓在夜温 17℃以下、日照 10 h 以下, 经过 15 天以上处理, 花芽通过花序分化期, 提早进入花芽分化。总的来说, 北半球在 8 月下旬至 11 月上旬分化, 多集中在 9~10 月。

6.3. 氮素营养和碳水化合物

草莓植株体内的营养状况与花芽分化有一定的关系, 其主要取决于植株体内的碳水化合物与氮素的含量, 即碳氮比[7]。草莓植株叶片功能良好, 合成大量的碳水化合物为花芽分化提供有机养分, 在氮素过多的情况下, 碳水化合物与氮在植株体内形成氨基酸、蛋白质, 使碳水化合物在体内的比率下降, 进而影响草莓的花芽分化。一般而言, 过多的氮素延缓了花芽分化, 氮素含量较低的植株花芽分化相对较早。即植物倾向于在高氮素营养条件下进行营养生长, 在低氮素营养条件下进行生殖生长, 则降低草莓体内氮素的浓度, 可以促进花芽分化。因此, 草莓育苗过程, 会在 8 月下旬的育苗后期中断氮素的施肥, 处理后的植株花芽分化早而且均匀, 表现优于早饥饿或晚饥饿的[33]。对于碳水化合物和氮影响花芽分化的研究, 国内外研究者都得出一致的结果, 随着碳氮比的增加, 有促进花芽分化的趋势[27] [34]。如 Wan 等[35]研究发现, 每个处理 C/N 比(21.45~53.44)在花芽分化阶段均增加, 这说明适当的 C/N 比促进花芽分化。邓明琴等[1]研究发现, 草莓叶柄汁液中当硝态氮的浓度约为 0.03%时, 草莓的花芽分化能顺利进行; 硝态氮的浓度高于 0.03%时, 草莓的花芽分化会推迟; 当硝态氮浓度为 0.05%~0.10%, 花芽分化推迟, 产量降低。罗充等[36]研究发现, 草莓在成花前, 植株中可溶性糖、还原糖和淀粉含量均处于高水平, 随顶芽分化花芽大量消耗。而植株的蛋白质在花序原始体出现时含量较高, 随后缓慢降低。即碳水化合物与蛋白质呈消长关系, 花芽分化前碳水化合物含量高, 蛋白质含量低, 随着花芽分化进行, 碳水化合物含量降低, 蛋白质含量增加。森下昌三等[37]研究发现, 一季性草莓在 9 月上旬积累的淀粉含量与花芽形成呈正相关。总之, 草莓植株体内的营养状况与花芽分化的关系, 主要取决于植株体内的碳水化合物与氮素的含量, 在 8 月下旬的育苗后期中断氮素的施肥, 提高碳氮比, 可促进花芽分化。

6.4. 苗龄

除了外界环境因素影响草莓花芽分化, 内在因素也影响花芽分化, 其中包括草莓苗的质量、大小和叶片数量。草莓苗的质量越好, 花芽分化的数量越多, 质量越好; 单株重超过 25 g、茎粗 1 cm 以上的苗, 定植后开花株率高[6]。草莓苗叶片数量的多少, 对花芽分化时期和花芽质量有重要影响。李世一等[38]研究得出, 具 5~6 片叶苗的花芽分化时期大致相同; 4 片叶苗的分化时期推迟约 7 天, 后期分化速度慢, 第二花序分化时间短; 3 片叶苗较 5~6 片叶苗分化期推迟约 20 余天, 到花序分化期甚至会因气温下降而休眠。同时发现, 叶片数与小花数呈正相关, 叶片数越多的草莓苗, 开的小花数也越多。王连君等[39]研究也得类似结论, 叶片数量与花芽分化的关系, 不论草莓植株大小, 在进入越冬休眠前, 凡是具有 3 片以上叶片的植株, 都能分化出花芽。但叶片数量多, 新茎粗在 1 cm 以上的植株, 分化的小花数多; 相反, 叶片少的植株, 小花数较少。

草莓苗的大小对成花也有影响。Ito H 和 Saito T [40]认为, 当条件适宜时, 苗龄或苗的大小对花芽分化无影响; 条件不适时, 小苗对低温、短日照的感受性降低。杨红与王连君[41]研究发现, 定植时新茎粗

度在 0.84 cm 以上的草莓植株,花芽分化时期和进程差异小,而新茎粗度在 0.65 cm 以下的植株花芽分化进程慢。因此,要获得高产,必须在花芽分化前培育出 5 片叶以上、茎粗在 1 cm 左右的壮苗,这类壮苗在越冬前,能形成较多的花序及小花,从而为丰产奠定基础[39]。

总之,在一定的温度范围内,温度越低,草莓对光周期反应越迟钝,即此时光周期对草莓花芽分化基本没有影响;同时,叶片数与小花数呈正相关,叶片数越多的草莓苗,开的小花数也越多[5]。

7. 促进草莓花芽分化的调控管理措施

7.1. 遮光处理

遮光处理是在夏秋季用透光差的寒冷纱(遮阳网)把草莓苗遮盖起来,减少光照强度,以降低温度,促进花芽分化[42]。通常采用遮光率为 50%~60%的遮阳网,遮光后可使气温降低 2℃~3℃,地温降低 5℃~6℃[42]。遮盖时,遮阳网与地面相距 1.5 m 左右,也可利用小拱棚、大棚骨架进行覆盖,但通风一定要好。遮光处理时间,在 8 月上中旬,采用遮光率为 50%~60%的遮阳网等对草莓苗遮光,遮阳网距地面 1~1.5 m,处理 1 个月左右,一旦花芽分化应立即撤去遮阳网;或在 8 月中下旬,采用遮光率 100%、厚度为 0.1 mm 的黑色塑料薄膜,自当日 16 时至次日 8 时遮光,四周敞开通风,连续 15 天以上保持日照 8 小时[43]。颜墩炜等[4]研究发现,不同程度的遮荫处理都促进了草莓花芽的提早分化,其中遮荫度为 40%的处理效果最好,在处理第 16 d 后就观测到花芽分化初期,比对照提早 9 d 开始花芽分化,60%、80%的遮荫处理均提早 6d,且发现遮荫处理不影响草莓植株正常的生长发育。罗华等[44]发现,生产中对四季草莓的夏季管理应考虑适度遮荫(30%),遮荫时间为中午时段(10:00~14:00),能够有效提高草莓对光能的利用能力。

7.2. 低温短日处理

由于草莓可在一定温度范围(5℃~24℃)内进行花芽分化,因此夜间把符合花芽分化标准的壮苗放到冷库中进行低温处理,可促进花芽分化[45]。低温(17℃)、短日照(10 小时光周期)处理能诱导草莓品种提早进入花芽分化,其处理 15 天以上,花芽分化通过花序分化期[15]。经过 4~6 周的夜间低温(11℃ ± 2℃,日照长度 8 h)处理,使草莓的花芽分化平均提前 24 d;始花期平均提前约 13 d、盛花期平均提前 9 d,始熟期平均提前 15 d,12 月中旬之前的产量显著高于对照[14]。品种成熟期相近,对低温短日处理的反应相似,相同条件下成功诱导所需处理日数亦相近[46]。即一般是 7 月下旬或 8 月上旬进行 20℃ 以下短日照低温处理 15 d 以上,可提前进入花芽分化,但具体处理时间因根据定植时间和栽培品种而定。如初庆刚等[47]于 7 月 23 日,对草莓品种进行低温(夜温为 17℃~20℃变温)、短日照(黑暗时间为 16 h)处理,经过低温、短日照处理 15~20 d 后即可定植于大田,其果实成熟期提前至 10 月中下旬,从而达到草莓超早熟栽培,果实提前上市。王春艳等[48]进行了草莓夜冷育苗技术研究,结果表明,经夜冷处理的苗木比常规露地苗成熟期提前 25 d 左右,前期产量较对照提高 22.9%左右,平均增产 6000 kg·hm⁻²左右,产值增加 120,000~180,000 元·hm⁻²。

此外,研究者还发现,经低温处理的草莓苗,其现蕾期、开花期和结果期相对提前,但株产、果个大小和果实风味品质无明显差异[14] [49] [50]。因此,生产中进行低温短日照处理,不仅可以提早花芽分化时间,能使草莓果实成熟期提前,而且能提高果实前期产量,实现草莓的周年供应,填补了一段草莓果实淡季的空白,是值得推广的技术措施。

7.3. 栽培措施

7.3.1. 断根处理

断根处理是指切断草莓的部分根系,从而控制根系对氮素的吸收,促进花芽分化,并使花芽分化整

齐一致。断根可以促进草莓成花，其原因是断根能引起植株体内氮素水平的降低，明显增大植株体内的 C/N 比，有利于抑制营养生长，而促进成花，并使花芽分化整齐[51]。

断根处理一般是在专用育苗圃中进行，断根可进行 2~3 次，具体时间的确定方法是定植前一周为最后 1 次，向前推每周进行一次。如 9 月中旬定植，可在 9 月上旬断根一次，8 月中旬和 8 月底各断根一次[52]。断根前应将假植圃充分浇水，用小铲刀在离植株 5 厘米的四周，向土内切下深 10 厘米，并把土坨松动一下，也可直接用平板铲锹在株间插入根下。断根后要控制浇水，断根后 2~3 天叶片有萎蔫现象是正常的，可于每日早晚进行叶面喷水克服[53]。叶正文等[54]研究发现，遮光、断根及钵苗各生殖期较假植或无假植苗均相应提前，“申旭 2 号”遮光促进效果较好，尤以“遮光+断根”效果更优，且其年内及全期产量均超出其他处理。

7.3.2. 摘老叶

在长日照下，摘叶能促进草莓成花，摘除老叶比摘除幼叶更有利于长日照下花芽的分化。这是因为老叶中含有抑制成花的物质，摘除后减少了抑制物质的含量，从而促进花芽分化。如果把草莓叶片全部摘除，即使在 16 h 日照下草莓也能分化花芽[30] [55]。草莓苗一般从顶部往下数，第 6 片叶以后就开始衰老，应及时摘除。因此，每株保持 4~5 片健壮的展开叶，最多不超过 6 片，多余的及时摘除。但摘叶也不能过多，叶片不足会阻碍花芽的发育[42]。

7.4. 育苗方式

7.4.1. 高山育苗

利用夏秋季节高山上昼夜温差大，尤其是夜温低的条件，可完成草莓花芽分化所需的低温累积，促进花芽提前分化。一般来说，海拔每升高 100 m，气温可下降 0.6℃，因此，在海拔 1000 m 的高山上，温度比山下低 6℃左右[30]。高山育苗分 3 种情况，一是地面气温稳定在 10℃以上时及时进行育苗，或结合小拱棚等提前进行；二是 7 月上旬直接采苗在高冷地假植育苗；三是 8 月上中旬将有 4~5 片展开叶的幼苗移植至山上 20~30 天[43]。待观察到花芽分化即可移下山定植，运苗过程宜采取低温保湿措施。陈铄和花秀凤[19]研究福州地区不同海拔高度对草莓花芽分化的影响发现，“丰香”品种在高海拔山区(620 m)比低海拔平原地区(50 m)花芽分化完成早了 6~9 d。贺雷风等[25]研究发现，海拔 800 m 苗比对照至少提前 10 d 开花；1000 m 苗比对照至少提前 5 d 开花，且前期花量大，发育饱满。

此外，由于南方草莓育苗处于高温多雨季节，炭疽病、叶斑病等发生较严重，在高海拔冷凉地区育苗病害相对较轻，而且高海拔山区劳动力相对较便宜，育苗成本较低[19]。

7.4.2. 营养钵育苗

营养钵育苗是指把母株苗匍匐茎上长出但未扎根的子苗，移植到营养钵中，起到断根和控制氮素的作用，从而促进成花。营养钵育苗，是当前推广的育苗方法。一般在 6 月中下旬不切断匍匐茎，将有 2~3 片叶的子苗放于营养钵口上，压茎使其在钵中扎根；7 月上中旬采苗移栽至营养钵，将营养钵置于苗床上并设遮阳网，覆黑色地膜，集中管理；7 月下旬以后严格控制含氮肥料施用，进入花芽分化期应多施磷钾肥[43]。营养钵苗的现蕾期要比常规露地苗提早 13 d，采收期提早 10 天左右；假植苗的现蕾期要比常规露地苗提早 11 d，而采收期大约提早 9 d [56]。杨宝林和吉沐祥[55]研究者也得出类似结论，与常规露地育苗相比，营养钵促进花芽分化的处理效果最好，产量最高，其次为假植育苗。龚闻佳等[57]对红颜进行不同育苗方式研究发现，与常规育苗相比，营养钵育苗的成活率和壮苗率较高，发病率低。同时，始花期提早 5~6 d、开花期延长 9 d、果实始熟期提前 8 d。张志宏等[15]研究也得出营养钵假植处理使草莓花芽分化提早 1 周以上。

7.5. 其他方式

除了单独采取遮光、低温短日照、断根、摘老叶、高山育苗、营养钵育苗等措施调控草莓花芽形态分化时期,也可以同时进行几项措施来调控。此外,适当浓度的植物生长调节剂是可以用于提早草莓花芽分化的措施,常用来配合早熟品种进行高山育苗,可使花芽分化的需冷量进一步降低[58]。如曹亚萍和张林[58]的研究中,提出应用不同浓度的多效唑、乙烯利、赤霉素喷施处理均显著提早了花期,其中除了赤霉素 20 mg/L 处理显著降低了果实纵径、横径和果实质量,且畸形果率增加,其余处理对草莓植物学和果实性状的影响与对照无显著性差异。

8. 展望

随着生活质量的提升,人们对鲜食水果提出更高要求,不仅希望品质好,而且能周年供应。但由于草莓不耐储运,不耐清洗,因此无论鲜食还是加工,都必须安全无污染,所以生产绿色无公害草莓将是草莓生产上一大趋势。同时人们期望草莓能更早成熟,具有更长的供果期,那么就要求栽培技术的更进,尤其是育苗技术及定植时间的准确把握。目前,我国草莓栽培主要采用低海拔平原无假植育苗,花芽分化完全由气候条件所左右,时早时迟,使草莓的早期产量受到很大的影响;此外,夏季的高温强光及长日照也是草莓育苗质量的严重制约因素,常使草莓苗生长不良,花芽分化迟。针对这个问题,许多研究者进行了相应的研究,探索出影响花芽分化的原因,并得出促进花芽分化的措施,但是生产栽培中草莓品种众多,我国地域辽阔,不同的品种,不同地区,进入花芽分化的时间不同,处理措施有所差异。从而需要确定每个地区每个品种花芽分化的始期,在分化后尽早进行适期定植,提早结果。而对花芽分化的研究中,多数研究只探讨了花芽分化过程中的生理生化指标,但对花芽分化的作用机理以及分子水平研究较少。

此外,世界上已知的草莓病毒有 20 多种,我国草莓主产区均存在病毒病,长江流域草莓植株严重退化主要是病毒引起,大面积植株感染率达 50%。防治草莓病毒病、提高草莓产量,主要靠应用无病毒的草莓苗,因为无病毒种苗具有生长势强、开花结果多、果实个大、产量高的特点。要使我国草莓生产稳步发展,生产无毒的草莓苗非常重要。

基金项目

贵州省园艺研究所青年基金(黔园青年基金[2018]001 号);贵州省农业公关项目(黔科合支撑[2018]2282);贵州省农业科学院青年基金(黔农科院青年基金 [2018]37 号)。

参考文献

- [1] 邓明琴,雷家军. 中国果树志,草莓卷[M]. 北京:中国林业出版社,2005,2+57-58.
- [2] 于平,宋伟哲,周君强. 大棚无公害草莓栽培技术[J]. 吉林农业,2013(11): 76.
- [3] 赵密珍,王静,王壮伟,等. 世界草莓生产和贸易[J]. 果农之友,2012(6): 38.
- [4] 颜墩炜. 不同遮荫处理对草莓花芽分化和果实品质的影响[D]: [硕士学位论文]. 昆明:云南大学,2017: 40.
- [5] 余红,马华升,方献平,等. 草莓花芽分化机理及调控技术研究进展[J]. 江西农业学报,2011,23(1): 58-61+67.
- [6] 杨红,李文华. 影响草莓花芽分化的因素研究进展[J]. 落叶果树,2007,39(2): 15-17.
- [7] 李华庆. 草莓成花的生理机制研究进展[J]. 北方果树,2016(5): 4-6.
- [8] Sachs, M.R. (1977) Nutrient Diversion: An Hypothesis to Explain the Chemical Control of Flowering. *Hort Science*, **12**, 220-229.
- [9] 潘瑞炽,王小箐,李娘辉. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2008: 253.
- [10] Bernier, G. (1969). *Sinapis alba* L. In: Evans, L.T., Ed., *The Induction of Flowering—Some Case Histories*, Cornell

University Press, Ithaca, 305-327.

- [11] Luckwill, L.C. (1974) A New Look at the Fruit Bud Formation in Apple. *Proceedings of the 19th International Congress*, **3**, 327-345.
- [12] Grochowska, M.J., Karaszewska, A., Jankowska, B. and Mika, A. (1984) The Pattern of Hormones of Intact Apple Shoots and Its Changes after Spraying with Growth Regulators. *Acta Horticulturae*, **149**, 25-28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1984.149.2>
- [13] Lavee, S. (1989) Involvement of Plant Growth Regulators and Endogenous Growth Substances in the Control of Alternate Bearing. *Acta Horticulturae*, **239**, 311-322. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1989.239.50>
- [14] 韩佩汝, 张正伟, 郑静, 等. 低温对草莓花芽分化的影响[J]. 中国农业大学学报, 2019, 24(1): 30-39.
- [15] 张志宏, 孙乃波, 高秀岩, 等. 草莓花芽分化特性及提早花芽分化措施的研究[J]. 中国果树, 2007(6): 22-24+78.
- [16] Taylor, D.R., Atkey, P.T., Wickenden, M.F. and Crisp, C.M. (2008) A Morphological Study of Flower Initiation and Development in Strawberry (*Fragaria × ananassa*) Using Cryo-Scanning Electron Microscopy. *Annals of Applied Biology*, **130**, 141-152. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1997.tb05790.x>
- [17] 冯颖, 谢林, 朱俊义, 等. 短日照处理对长白山地区寒地草莓花芽分化的影响[J]. 北方园艺, 2015(22): 7-11.
- [18] 吴业东, 张霞. 戈雷拉草莓花芽分化观察[J]. 北方园艺, 1996(3): 9.
- [19] 陈铤, 花秀凤. 福州地区不同海拔高度对草莓花芽分化的影响[J]. 福建农业科技, 2005(2): 28-29.
- [20] 庞夫花, 赵密珍, 王钰, 等. “宁玉”草莓花芽分化及其生化物质的变化[J]. 果树学报, 2014, 31(6): 1117-1122+1201.
- [21] 李和平. 植物显微技术[M]. 北京: 科学出版社, 2017, 85-87+136.
- [22] 赵秀梅, 马天新. 兰州地区草莓花芽分化研究[J]. 甘肃农业科技, 1990(4): 19-20.
- [23] 王灶安. 植物显微技术[M]. 北京: 农业出版社, 1993: 27-34.
- [24] 张琦. 果树栽培学实验实习指导书[M]. 北京: 中国水利水电出版社, 2013.
- [25] 贺雷风, 朱立武, 叶振风. 草莓高山育苗栽培试验研究[J]. 现代农业科技, 2009(10): 11-13.
- [26] 蒋桂华, 张豫超, 杨肖芳, 等. 大田无假植育苗草莓花芽分化特点与定植适期研究[J]. 浙江农业科学, 2017, 58(3): 420-422+425.
- [27] 万春雁, 糜林, 霍恒志, 等. 两种育苗模式对草莓花芽分化及果实生长发育的影响[J]. 果树学报, 2015, 32(6): 1179-1186.
- [28] 张小红, 霍书新, 曹熙敏, 等. 张家口坝上草莓花芽分化研究[J]. 河北北方学院学报(自然科学版), 2006, 22(2): 27-29.
- [29] 孙淑媛, 郁松林, 尹长山, 等. 草莓花芽分化时期及形态观察[J]. 新疆农业科学, 1990(3): 123-124.
- [30] 张运涛, 王桂霞, 董静. 环境条件对草莓成花的影响及促花措施[J]. 山西果树, 2003(6): 32-33.
- [31] 张小红, 霍书新, 李艳丽. 短日照处理对草莓花芽分化的影响[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(9): 3622-3623.
- [32] Manakasem, Y. and Goodwin, P.B. (2001) Responses of Dayneutral and Junebearing Strawberries to Temperature and Daylength. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, **76**, 629-635.
- [33] Yoshida, Y. (2010) Flower Bud Differentiation and Flowering of Tray Grown Strawberry “Nyoho” as Affected by Plant age and the Duration of Nutrient Starvation. *Scientific Reports of the Faculty of Agriculture Okayama University*, **99**, 49-53.
- [34] Eshghi, S., Tafazoli, E., Dokhani, S., et al. (2007) Changes in Carbohydrate Contents in Shoot Tips, Leaves and Roots of Strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) during Flower-Bud Differentiation. *Scientia Horticulturae*, **113**, 255-260. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.03.014>
- [35] Wan, C., Mi, L., Chen, B., et al. (2017) Effects of Nitrogen during Nursery Stage on Flower Bud Differentiation and Early Harvest after Transplanting in Strawberry. *Brazilian Journal of Botany*, **41**, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0417-9>
- [36] 罗充, 彭抒昂, 马湘涛. 草莓成花过程中 Ca^{2+} 、CaM 及成花物质含量变化[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(4): 266-271.
- [37] 森下昌三(日), 郑宏清, 叶正文. 草莓——生理生态及实用栽培技术[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1993: 21-45.
- [38] 李世一, 李景佳, 张延明. 草莓花芽分化规律的初步研究[J]. 河北农业大学学报, 1983(6): 17-23.

- [39] 王连君, 杨春华, 周清桂, 等. 草莓花芽分化时期及条件的研究[J]. 吉林农业大学学报, 1993, 15(2): 31-33+39.
- [40] Ito, H. and Saita, T. (1962) Studies on the Flower Formation in the Strawberry Plants, I. Effects of Temperature and Photoperiod on the Flower Formation. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **13**, 191-203.
- [41] 杨红, 王连君. 寒地草莓植物学特性与花芽分化的关系[J]. 北方园艺, 2007(3): 31-32.
- [42] 黄喜明, 寇书莲. 草莓促成栽培育苗中提早花芽分化的措施[J]. 北京农业, 2002(6): 18-19.
- [43] 王忠和. 草莓高效栽培促进花芽分化技术[J]. 科学种养, 2013(9): 24.
- [44] 罗华, 冯立娟, 李敏, 等. 遮荫对四季草莓叶绿素荧光特性的影响[J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(5): 25-28+44.
- [45] Sønsteby, A., Knut, A.S. and Ola, M.H. (2016) Functional Growth Analysis of “Sonata” Strawberry Plants Grown under Controlled Temperature and Daylength Conditions. *Scientia Horticulturae*, **211**, 26-33.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.08.003>
- [46] 叶正文, 森下正博, 博美, 等. 一季性草莓品种对低温短日成花诱导的反应[J]. 上海农业学报, 1996, 12(2): 48-53.
- [47] 初庆刚, 曹玉芳, 姜卓俊. 超早熟栽培草莓花芽分化进程的扫描电镜观察[J]. 西北植物学报, 2013, 33(2): 317-321.
- [48] 王春艳, 宋鹏慧, 刘金江. 促进草莓花芽早分化的育苗技术[J]. 黑龙江农业科学, 2011(12): 164-165.
- [49] 赵密珍, 王壮伟, 钱亚明, 等. 4个草莓品种低温短日照促成栽培试验[J]. 中国果树, 2009(1): 19-22.
- [50] 解振强. 温度及育苗方式对草莓生长发育的影响[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2011: 52.
- [51] 万春雁, 糜林, 李金凤, 等. 草莓花芽分化研究进展[J]. 江西农业学报, 2011, 23(7): 24-25+28.
- [52] 齐长红, 王立府, 钟连全, 等. 促进草莓花芽分化的措施[C]//全国草莓大会. 第六届全国草莓大会论文集, 2009卷. 北京: 中国园艺学会, 2019: 193-195.
- [53] 何永梅. 草莓提早花芽分化主要技术措施[J]. 北京农业, 2008(22): 22.
- [54] 叶正文, 郑宏清, 张学英, 等. 遮荫、断根及钵苗等育苗法对促成草莓生育的影响[J]. 上海农业科技, 1997(5): 35-37.
- [55] 杨宝林, 吉沐祥. 大棚草莓花芽早分化壮苗技术[J]. 耕作与栽培, 2003(1): 43-58.
- [56] 张学明, 陈玉波, 侯佳贤, 等. 草莓的花芽分化及其影响因素研究进展[J]. 吉林农业, 2017(21): 85.
- [57] 龚闻佳, 裘建荣, 胡引飞. 不同育苗方式对红颜草莓子苗质量及开花结实的影响[J]. 宁波农业科技, 2012(2): 15-17.
- [58] 曹亚萍, 张林. 植物生长调节剂和遮光对草莓开花结果的影响[J]. 中国南方果树, 2015, 44(2): 84-86.