

山地竹叶花椒不同海拔不同类型枝条花芽分化差异

申显当¹, 蒙进芳^{1,2}, 石卓功^{1,2}

(1. 西南地区生物多样性保育国家林业和草原局重点实验室·西南林业大学 昆明 650224;

2. 西南林业大学林学院 昆明 650224)

摘要: 为探讨云南大关县竹叶花椒在不同海拔(600、800、1000 和 1200 m)以及不同类型的枝条(枝头新梢和桩头新梢)花芽形态分化进程及差异,以大关县花椒产区竹叶花椒为试验材料,采用显微石蜡切片技术进行试验研究。结果表明,大关县竹叶花椒花芽形态分化分为分化前期、花序轴分化期、花蕾分化期、花被分化期和雌蕊分化期 5 个时期;在同一分化期,低海拔处竹叶花椒分化出花被原基较高海拔处更多更大,花芽分化质量更好。大关县竹叶花椒桩头新梢花芽分化晚,分化进程快;枝头新梢花芽分化早,分化进程慢;在水肥条件差的椒林宜多留枝头新梢作为结果母枝,在水肥条件好的椒林则宜多留桩头新梢。海拔 800、1000 和 1200 m 处竹叶花椒花芽分化进程晚于海拔 600 m 处,随着海拔升高,竹叶花椒花芽分化进程滞后,分化时间长。

关键词: 竹叶花椒;花芽分化;桩头新梢;枝头新梢;海拔

中图分类号: S573¹.9

文献标识码: A

文章编号: 1673-2871(2023)08-092-07

Differences in flower bud differentiation of different types of branches at different elevations of mountain *Zanthoxylum armatum* DC.

SHEN Xiandang¹, MENG Jinfang^{1,2}, SHI Zhuogong^{1,2}

(1. Key Laboratory of the State Forestry and Grassland Administration for Biodiversity Conservation in Southwest China/Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Forest College, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: In order to investigate the process of flower bud morphological differentiation and differences between different elevations (600, 800, 1000, and 1200 m) and different types of branches (branch-headed neophytes and pile-headed neophytes) in Daguang County, Yunnan Province, *Zanthoxylum armatum* DC. was used as the experimental material and the microscopic paraffin section technique was used for the experimental study. The results showed that the morphological differentiation of flower buds of Daguang County *Z. armatum* is divided into five periods: pre-differentiation period, inflorescence axis differentiation period, bud differentiation period, perianth differentiation period, and pistil differentiation period. Under the same differentiation period, *Z. armatum* differentiated more and larger perianth primordia at lower elevations compared to the higher elevations, and the quality of bud differentiation was better. Daguang County of *Z. armatum* pile head new tip bud differentiation late, the differentiation process was fast; branch head new tip bud differentiation early, the differentiation process was slow. In pepper forests with poor water and fertilizer conditions, it is advisable to leave more branch-headed neophytes as mother branches, while in pepper forests with good water and fertilizer conditions, it is advisable to leave more pile-headed neophytes. The flower bud differentiation process at 800, 1000, and 1200 m elevation was later compared to the 600 m elevation, and with the increase of elevation, the flower bud differentiation process of *Z. armatum* was delayed and the differentiation time was long.

Key words: *Zanthoxylum armatum* DC.; Flower bud differentiation; Pile-headed neophytes; Branch-headed neophytes; Altitude

竹叶花椒(*Zanthoxylum armatum* DC.)因叶子形似竹叶一般细小而狭长被叫做竹叶花椒,而采摘时果实呈绿色往往又被俗称为青花椒,果实完全成

熟后仍然是紫红色。竹叶花椒属芸香科(Rutaceae)花椒属(*Zanthoxylum*)植物,树高 3~5 m^[1],是中国、印度和尼泊尔等国家的重要经济作物和药用植

收稿日期: 2022-10-31; 修回日期: 2023-03-20

基金项目: 西南林业大学科研基金(18210135)

作者简介: 申显当,男,在读硕士研究生,研究方向为森林培育。E-mail: 2465043084@qq.com

通信作者: 蒙进芳,女,副教授,研究方向为经济林(果树)栽培和优良品种选育。E-mail: mengjinfang@163.com

物。竹叶花椒与花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)、青椒(*Zanthoxylum schinifolium*)构成花椒属重要的调味料^[2-4]。

目前对竹叶花椒的研究主要集中在栽培技术^[5-7]、化学成分^[8-11]及植物生理^[12-14]等几个方面;有关花芽分化相关研究较少,对花芽形态分化期的划分比较混乱。常剑文^[15]首次将竹叶花椒花芽分化划分为6个分化期,并确定了各分化阶段的起止时间;胡梅等^[16]采用冰冻切片技术探究了竹叶花椒花芽分化规律及芽的结构;申显当等^[17]研究了不同采收修剪方式下竹叶花椒花芽形态分化与结构特征;桂慧颖^[18]根据花芽发育形态将汉源葡萄青椒花芽分化分为6个时期;杜晋城等^[19]研究了花椒在不同海拔的生态适应性,表明花椒产量与海拔呈正相关。

竹叶花椒适生能力强,投产早,见效快,发展竹叶花椒是促使农户增收的有效途径,对乡村振兴具有重大的意义,可因地制宜进行适当的推广。在云南昭通地区竹叶花椒普遍采用换枝结椒修剪技术^[20],果实采收后留下的桩头潜伏芽萌发新梢,作为来年结果母枝。在新梢生长过程中,往往容易出现枝梢徒长旺长、花芽分化质量差等问题。笔者通过研究不同海拔和不同类型枝条的竹叶花椒花芽外部形态,掌握竹叶花椒不同类型枝梢花芽分化的时间和规律,为云南山地竹叶花椒的栽培提供有价值的参考,实现竹叶花椒优质高产。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料为云南省昭通市大关县花椒产区栽培的竹叶花椒,品种名为九叶青,购买于云南省昭通市。

1.2 方法

显微石蜡切片试验于2021年11月至2022年6月在西南林业大学西南地区生物多样性保育国家林业和草原局重点实验室内进行。

1.2.1 样地和样枝选择 样地设置在大关县天星镇海拔600、800、1200 m以及寿山镇1000 m处,共4块样地,每块样地竹叶花椒面积0.2 hm²。2021年11月在样地上进行挂牌标记以供采样;试验采用随机区组设计,单株小区,3次重复,即每个海拔梯度3株样株,试验用样共12株。

样枝选择:每一海拔高度每个样株取2种枝梢,枝头新梢和桩头新梢,枝头新梢为春季从前一年生枝顶端产生的新梢,桩头新梢为留桩采收后从桩头产生的新梢,每种新梢取2枝。枝条位于树冠

中部的东南方向,枝梢长度为80 cm左右。

1.2.2 采芽与固定 在枝梢第6~10节位上采芽;从11月上旬开始采芽,每隔30 d进行采芽1次,每次每个样枝采1个芽,共采芽4次,即第1次采第6节位上的芽,第2次采第7节位上的芽。每次每个芽样共计6个重复,采集到的芽立即放入70%FPA固定液(甲醛、丙酸、70%乙醇体积比1:1:18)中,带回实验室置于4℃冰箱内保存,供显微切片使用。

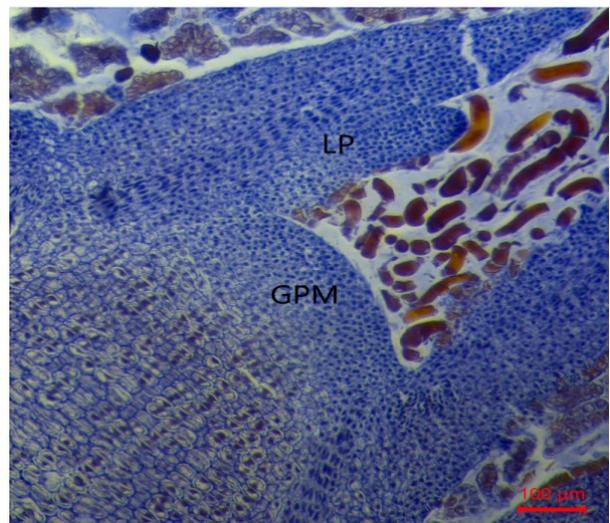
1.2.3 显微石蜡切片 采用常规的石蜡切片法制片,试验流程包括:取材、解剖处理、切片、显微镜观测拍照等一系列步骤,参照李华良等^[21]、熊利权^[22]石蜡切片制作方法。花芽切片在Axio Vision系统下观察、拍照。

2 结果与分析

2.1 竹叶花椒不同分化阶段的显微特征

竹叶花椒花芽形态分化期分为分化前期、花序轴分化期、花蕾分化期、花被分化期及雌蕊分化期。

分化前期,花芽内可见生长点、幼叶和幼叶原基,未见花序轴和花器官(图1)。生长点分生组织表面略隆起,表明不久就将开始产生花序轴。



注:GPM-生长点分生组织;LP-叶原基。

图1 竹叶花椒未分化期显微解剖结构

Fig. 1 The microanatomical structure of *Zanthoxylum armatum* DC. at pre-differentiation period

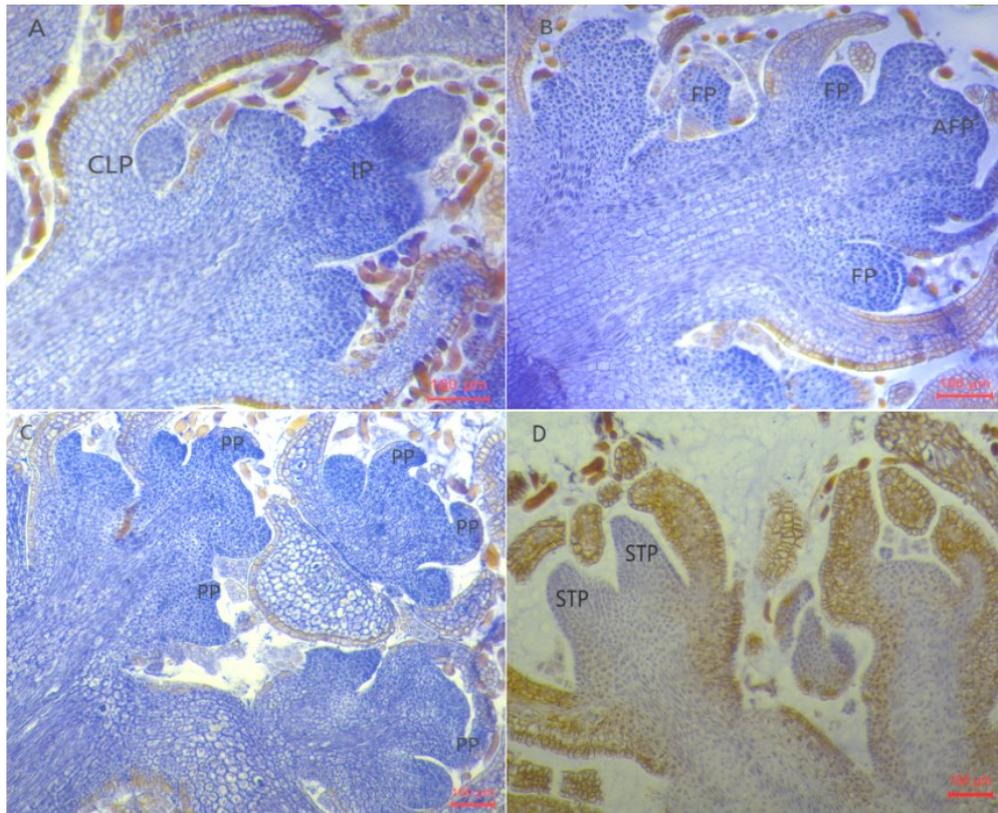
花序轴分化期,花芽内可见复叶原基和花序原基。未观察到花蕾原基,花芽内生长点分生组织继续向上伸长,顶端向上凸起,可观察到凸起的小泡(图2-A)。生长点四周分生组织略微出现球状凸起,表明不久就将开始产生花蕾原基。

花蕾分化期,生长点周围球状凸起变大,随着花序轴的向上伸长,花芽内出现的花蕾原基逐渐分

离,顶端花蕾原基比较平(图 2-B)。顶端花蕾原基逐渐向上分化,表明不久就将开始产生花被原基。

花被分化期,顶端花蕾原基持续向上分化,明显可见由边缘向内侧弯曲呈拱形的花被原基(图 2-C)。

雌蕊分化期,随着花被原基的进一步分化,花蕾原基和花被原基间突起变平滑,可见子房原基,子房原基的进一步分化,芽内柱状的柱头原基也明显可见(图 2-D)。



注:A. 花序轴分化期;B. 花蕾分化期;C. 花被分化期;D. 雌蕊分化期。CLP-复叶原基,IP-花序原基,FP-花蕾原基,AFP-顶端花蕾原基,PP-花被原基,STP-柱头原基,下同。

图 2 竹叶花椒各分化期显微解剖结构

Fig. 2 The microanatomical structure of *Zanthoxylum armatum* DC. at each differentiation period

2.2 竹叶花椒不同海拔和不同类型枝条花芽的显微特征

如图 3 所示,在同一分化期(花被分化期),海拔 600 m 和 800 m 处所分化的花被原基数量更多,花芽分化质量好;海拔 1200 m 处分化的花被原基数量少,个体小,分化质量差。

对同一海拔处的枝头新梢和桩头新梢花芽发育进度进行比较,如图 4 所示,11 月上旬,海拔 600 m 处竹叶花椒枝头新梢已进入花蕾分化期,少数处于花序轴分化期,而桩头新梢则仍处于花序轴分化期。

对海拔 600 m 处枝头新梢和桩头新梢 12 月上旬花芽发育进度进行比较,如图 5 所示,海拔 600 m 处竹叶花椒枝头新梢已进入花被分化期,而桩头新梢则处于花蕾分化期,少量开始出现花被分化。

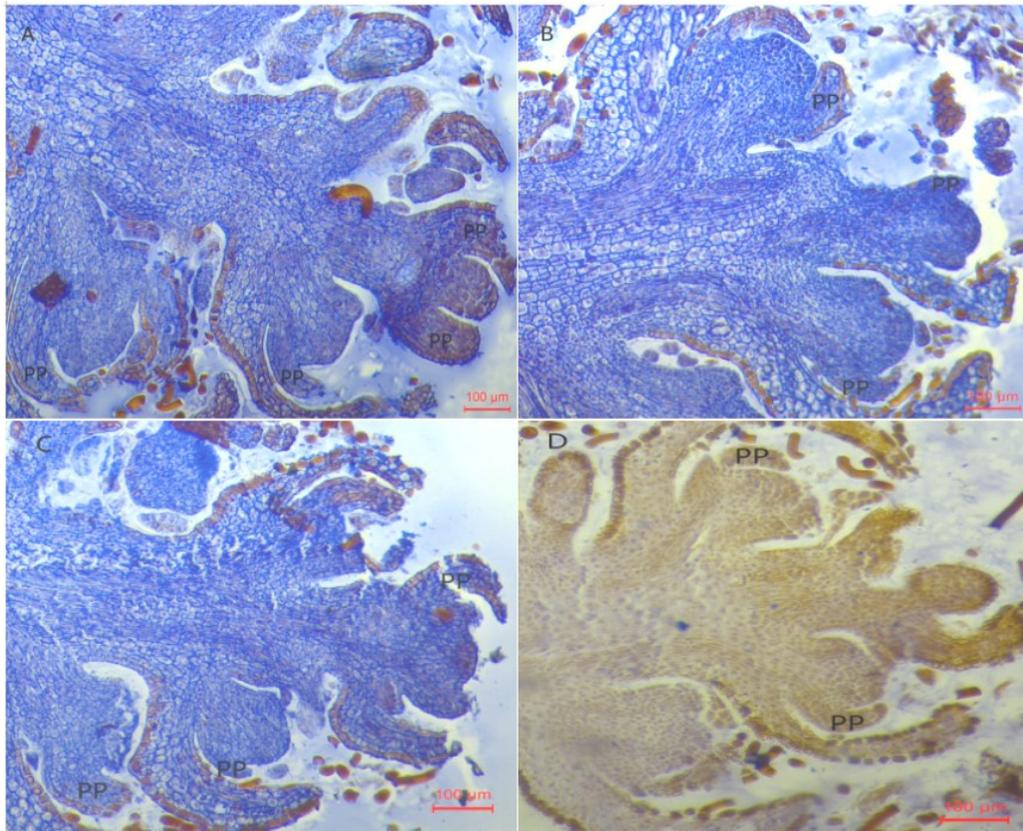
对海拔 600 m 处枝头新梢和桩头新梢翌年

1 月花芽发育进度进行比较,如图 6 所示,1 月上旬,海拔 600 m 处竹叶花椒枝头新梢进入雌蕊分化期前期,能观察到子房原基,未见柱头原基,而桩头新梢则处于雌蕊分化期,能看见明显的柱头原基。

对同一海拔处同一分化期下的枝头新梢和桩头新梢分化出的花蕾原基进行比较,如图 7 所示,海拔 600 m 处竹叶花椒枝头新梢花蕾分化期所分化出的花蕾原基较多,整个芽体较饱满膨大;桩头新梢分化出的花蕾原基数量少,芽体瘦小。

对海拔 1000 m 处竹叶花椒花被分化期 2 种枝梢分化出花被原基进行比较,如图 8 所示,海拔 1000 m 处枝头新梢分化出的花被原基数量少,桩头新梢分化出的花被原基更多更大,花芽芽体比较饱满。

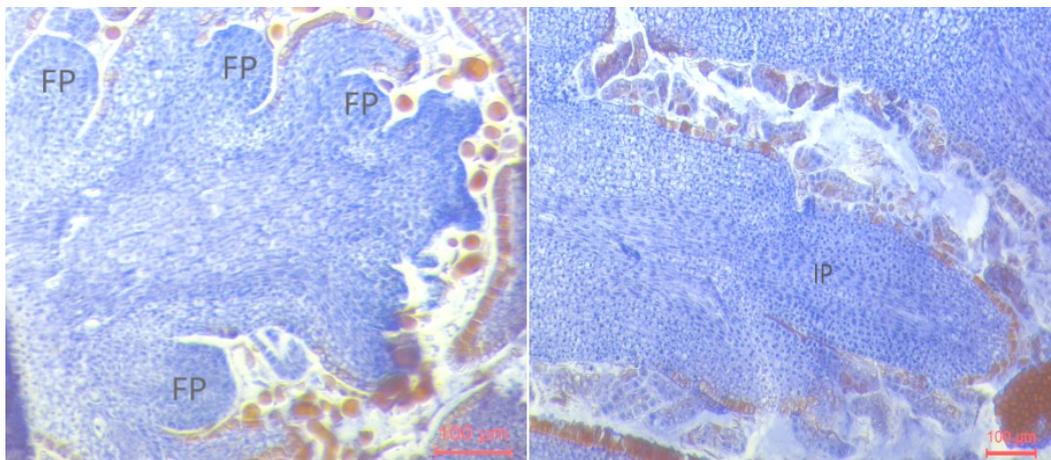
上述观察表明,在同一海拔处,竹叶花椒枝头



注:A.600 m;B.800 m;C.1000 m;D.1200 m。

图3 竹叶花椒各海拔处花被分化期显微解剖结构

Fig. 3 The microanatomical structure of *Zanthoxylum armatum* DC. of different altitudes at perianth differentiation period



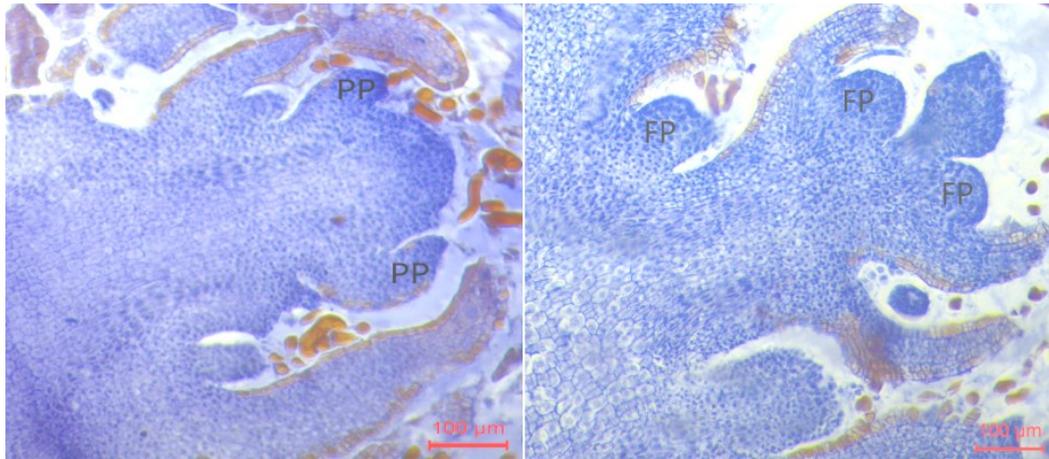
注:左-花蕾分化期,右-花序轴分化期。

图4 11月上旬竹叶花椒枝头新梢(左)和桩头新梢(右)显微解剖结构

Fig. 4 The microanatomical structure of branch-headed neophytes (left) and pile-headed neophytes(right) of *Zanthoxylum armatum* DC. in early November

新梢分化早,分化进程慢;桩头新梢分化起始时间晚,但分化进程快。海拔 600 m 处,竹叶花椒枝头新梢 10 月下旬开始分化,翌年 1 月上中旬结束分化;桩头新梢 11 月上旬开始分化,翌年 1 月上旬结束分化;桩头新梢整个分化阶段持续时间比枝头新

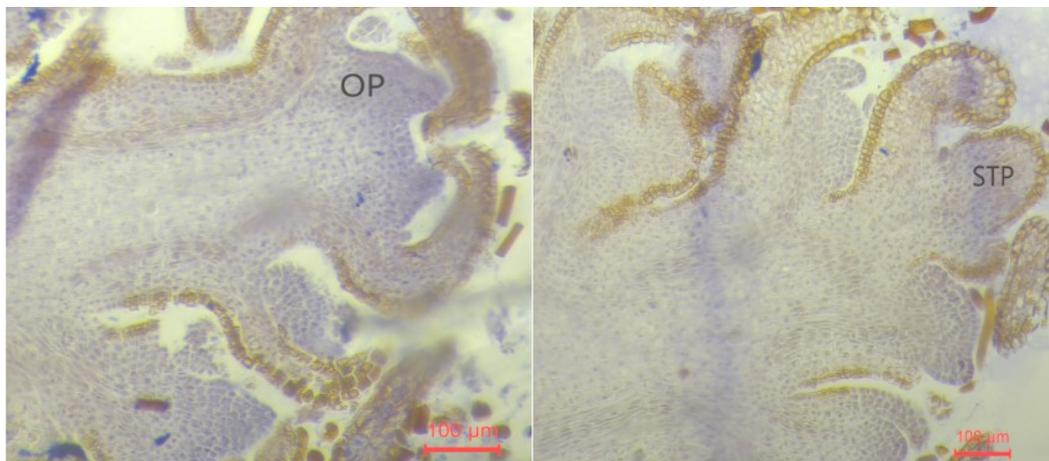
梢短约 20 d。大关县竹叶花椒低海拔处枝头新梢分化出的花蕾原基比桩头新梢分化出的花蕾原基更多更大;高海拔处桩头新梢分化出的花被原基比枝头新梢分化出的花被原基更多更大;不同海拔处不同枝梢花芽分化有差异,在竹叶花椒栽培管理



注:左-花被分化期,右-花蕾分化期。

图5 12月上旬竹叶花椒枝头新梢(左)和桩头新梢(右)显微解剖结构

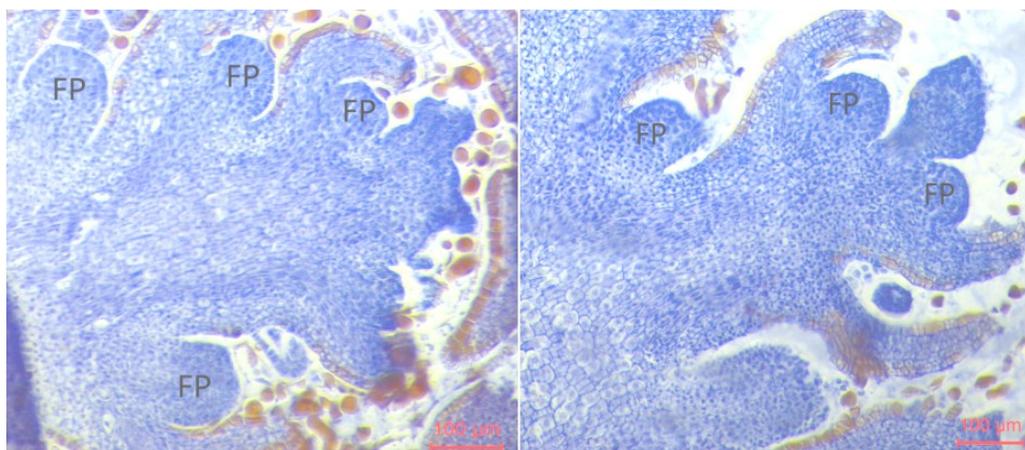
Fig. 5 The microanatomical structure of branch-headed neophytes(left) and pile-headed neophytes(right) of *Zanthoxylum armatum* DC. in early December



注:左-雌蕊分化期前期,右-雌蕊分化期。OP-子房原基。

图6 1月上旬竹叶花椒枝头新梢(左)和桩头新梢(右)显微解剖结构

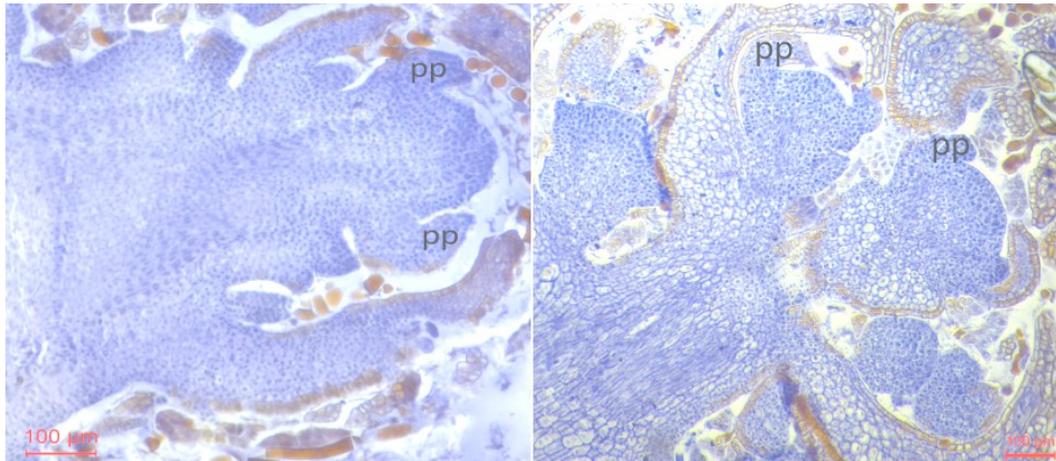
Fig. 6 The microanatomical structure of branch-headed neophytes(left) and pile-headed neophytes(right) of *Zanthoxylum armatum* DC. in early January



注:左-枝头新梢花蕾分化期,右-桩头新梢花蕾分化期。

图7 600 m处竹叶花椒花蕾分化期枝头新梢(左)和桩头新梢(右)显微解剖结构

Fig. 7 The microanatomical structure of branch-headed neophytes(left) and pile-headed neophytes(right) of *Zanthoxylum armatum* DC. of 600 meters at bud differentiation period



注:左-枝头新梢花被分化期,右-桩头新梢花被分化期。

图8 1000 m处竹叶花椒花被分化期枝头新梢(左)和桩头新梢(右)显微解剖结构

Fig. 8 The microanatomical structure of branch-headed neophytes(left) and pile-headed neophytes(right) of *Zanthoxylum armatum* DC. of 1000 meters at perianth differentiation period

中,高海拔处可适量培育桩头新梢作为结果母枝,从而提高花芽分化质量与花椒产量。

根据花芽采集日期及显微石蜡切片结果,得出不同海拔处不同类型枝梢各分化期出现的

时间(表1)。

由表1可看出,大关县海拔600 m处竹叶花椒花芽分化进程明显早于海拔800、1000、1200 m处,同一小区域气候条件下,低海拔处的竹叶花椒花芽

表1 不同海拔高度不同类型枝梢分化期出现的时间

Table 1 The time of different types of shoot differentiation at different elevations

海拔	枝梢类型	分化时间			
		花序轴分化期	花蕾分化期	花被分化期	雌蕊分化期
600 m	枝头新梢	10月下旬	11月上旬	12月中下旬	翌年1月上中旬
	桩头新梢	11月上旬	11月下旬	12月上中旬	翌年1月上旬
800 m	枝头新梢	11月上旬	11月中旬	12月下旬	翌年1月中下旬
	桩头新梢	11月中旬	11月下旬	12月中旬	翌年1月中旬
1000 m	枝头新梢	11月中旬	11月下旬	翌年1月上旬	翌年2月上旬
	桩头新梢	11月下旬	12月上旬	12月下旬	翌年1月下旬
1200 m	枝头新梢	11月中旬	11月上旬	翌年1月下旬	翌年2月中旬
	桩头新梢	11月下旬	12月中旬	翌年1月中旬	翌年2月上中旬

注:以上各花芽分化期的时间为集中分化期。

分化比高海拔处早;而海拔梯度效应的实质就是气温与降水的差异,大关县低海拔处花椒处于干热河谷流域,枝梢抽生较旺盛,花芽分化较高海拔处早。通过对比可看出,600和800 m低海拔处的竹叶花椒花芽整体分化进程较早,而高海拔处分化进程较晚,分化持续周期长。

3 讨论与结论

海拔影响植物的分布,随着海拔的升高,气温在逐渐下降^[23-24];不同海拔处花椒花芽分化时间和进程不同,低海拔处分化早,分化周期短;高海拔处则分化得晚且分化周期长。同一海拔处不同类型

枝条花芽分化进程也有差异,枝头新梢分化早,分化进程慢;桩头新梢分化晚,但分化进程快。

因缺少完整物候期的数据支撑,仅从试验结果推测,大关县的竹叶花椒在600 m左右的海拔处分化进程较早,海拔600及800 m处的花椒处于干热河谷流域,果实采收后,利用桩头上新萌发的桩头新梢作为结果母枝,由于光照条件好,竹叶花椒新梢生长旺盛,容易出现新梢旺长,应适当保留部分枝头新梢,抑制桩头新梢的旺长;而1000 m及其以上的高海拔地带,水肥条件较好的椒林,枝头新梢生长旺盛,易抽生二次枝,因此应多留桩头新梢,提高花芽分化质量。在大关县水肥条件较差的椒林,

桩头新梢萌发较弱,应多保留枝头新梢。此外,无论保留枝头新梢或是桩头新梢,在枝条生长迅速时应调整好树势,及时剪除病虫枝及瘦弱枝,调节树体营养平衡,为花芽分化提供有利条件。针对不同海拔处不同枝条类型的花芽分化质量差的问题,控梢能有效抑制枝条徒长,今后应进一步研究控梢技术对新梢花芽分化的影响,从而更好地指导花椒的生产。

显微石蜡切片法在很多制片选择上都是首选,通过一系列操作处理将材料制成永久切片,迄今为止,是植物学研究中最常用的方法^[25]。王晓玲等^[26]通过石蜡切片观察大白菜花蕾不同长度时的花药发育,王佳豪等^[27]通过石蜡切片研究羊角脆甜瓜果皮细胞形态及色素的分布。尽管石蜡切片下各发育形态清晰可见,但同时石蜡切片也容易造成细胞质收缩、细胞变形、组织破裂。随着新的仪器和技术不断出现,若条件允许,可采用冰冻切片法对该试验进行更加深入的研究。李建霞等^[28]对比研究了石蜡切片与冰冻切片2种技术,得出了各自的适用范围及对象。此外,从胡梅等^[16]对竹叶花椒花芽分化的研究中可以看出,冰冻切片在竹叶花椒花芽的制片上是有效可行的。

综上所述,在同一海拔处云南大关竹叶花椒枝头新梢分化早但分化进程慢,桩头新梢分化晚但分化进程快。不同海拔处花椒花芽分化时间和进程不同,低海拔处分化早,分化周期短;高海拔处则分化得晚且分化周期长。利用不同的生态环境条件,选择合适的新梢类型留作结果母枝,在水肥条件差的椒林宜多留枝头新梢,而在水肥条件好的椒林则宜多留桩头新梢,从而提高花芽分化质量与花椒产量。

参考文献

- [1] 黄淑美,卫兆芬.中国植物志:第37卷[M].北京:科学出版社,1985.
- [2] 安文杰,卢利平,雷佳欣,等.响应面法优化花椒叶复合调味料配方的研究[J].农产品加工,2022(12):46-51.
- [3] 王颖,王亮,李冬雪,等.调味香料花椒及花椒属植物精油的研究进展综述[J].中国调味品,2021,46(8):174-179.
- [4] 彭彰智,彭超,潘军辉,等.响应面法优化棕榈油基花椒调味油的生产工艺及其贮藏稳定性研究[J].中国调味品,2021,46(9):58-64.
- [5] 毛云玲,张雨,郭永清,等.竹叶花椒‘云林1号’‘云林2号’无性系选育与栽培研究[J].西部林业科学,2021,50(1):132-137.
- [6] 黄新兵,王国晖,向红艳,等.竹叶花椒引种栽培技术初探[J].湖南林业科技,2019,46(5):105-108.
- [7] 叶萌,杨俐,向丽,等.花椒和竹叶花椒生态适宜性分析[J].四川林业科技,2022,43(2):21-30.
- [8] 杨悦.不同产地竹叶花椒成分比较及贮藏中化学成分变化研究[D].成都:成都中医药大学,2021.
- [9] 李菲菲,李孟楼,崔俊,等.花椒麻味素(酰胺类)含量的常规检测[J].林业科学,2014,50(2):121-126.
- [10] TIAN J, ZENG X B, FENG Z Z, et al. *Zanthoxylum molle* Rehd. essential oil as a potential natural preservative in management of *Aspergillus flavus*[J]. Industrial Crops & Products, 2014, 60: 151-159.
- [11] 周孟焦.竹叶花椒中黄酮类物质提取及抗氧化性研究[D].四川绵阳:西南科技大学,2021.
- [12] 王纪辉,侯娜,梁美.水分胁迫下竹叶花椒的生理响应[J].江苏农业学报,2019,35(3):676-681.
- [13] 舒正悦,王景燕,龚伟,等.淹水对水肥耦合管理竹叶花椒幼苗渗透性物质含量的影响[J].应用与环境生物学报,2018,24(5):1139-1145.
- [14] 赵昌平.竹叶花椒光合特性及低温胁迫生理研究[D].四川雅安:四川农业大学,2018.
- [15] 常剑文,田玉堂.花椒花芽分化的初步观察[J].林业科技通讯,1988(4):20-24.
- [16] 胡梅,叶萌,苟勇.竹叶花椒的花芽形态分化及其芽结构[J].核农学报,2019,33(7):1423-1431.
- [17] 申显当,蒙进芳,董治明,等.大关县竹叶花椒花芽分化对海拔和采收方式的响应[J].西部林业科学,2022,51(6):47-52.
- [18] 桂慧颖.生长调节剂对汉源葡萄青椒花芽分化与产量的影响[D].四川雅安:四川农业大学,2019.
- [19] 杜晋城,代仕高,王泽亮,等.不同海拔高度对灵山正路椒产量和品质的影响[J].经济林研究,2015,33(2):97-100.
- [20] 曾清贤,范怀刚,李正银,等.干热河谷青椒换枝结椒修剪技术[J].林业科技通讯,2022(3):88-89.
- [21] 李华良,万任华,易凡,等.快速石蜡切片法的改进[J].福建医药杂志,2000,22(3):57.
- [22] 熊利权.云南核桃无融合生殖特性研究[D].昆明:西南林业大学,2019.
- [23] 黎书会,汪扬媚,祝铭谦,等.竹叶花椒适生地海拔与土壤肥力对其品质的影响[J].乡村科技,2022,13(17):86-91.
- [24] 曾姜意,朱强根,刘慧,等.海拔和光温水对植物叶片生理影响研究进展[J].绿色科技,2021,23(18):36-40.
- [25] 陈舒忆,唐艺,莫我跃,等.竹叶花椒的石蜡切片方法研究[J].科技视界,2020(16):197-198.
- [26] 王晓玲,李庆飞,原让花,等.大白菜 CMS 不育类型的鉴定及细胞学观察[J].中国瓜菜,2022,35(3):21-25.
- [27] 王佳豪,卮兰春,赵文圣,等.羊角脆甜瓜果皮细胞形态及色素分布显微观察[J].中国瓜菜,2021,34(12):96-100.
- [28] 李建霞,张出兰,夏晓飞,等.植物冰冻切片条件的优化及其与石蜡切片在组织化学应用中的比较[J].植物学报,2013,48(6):643-650.