

# 两性四季桂品种桂籽不同季节的花发育比较

杨帆, 兰延钢, 刘雪宁, 王艺光, 赵宏波\*

浙江农林大学风景园林与建筑学院, 杭州 311300

**摘要** 四季桂具有一年多季开花的特性, 但其不同季节的花发育机制不同。本研究以两性品种桂籽(*Osmanthus fragrans* 'Gui Zi')为材料, 通过物候观测、外部形态记录及石蜡切片, 系统比较了秋季、冬季和春季的花芽分化进程、开花动态以及雌雄蕊的形态发育。结果显示, 秋季花芽分化历时最长(约 79 天), 花量密集, 花器官发育正常且可育; 冬春季花芽分化时间显著缩短(34–47 天), 花期延长, 并普遍出现雄蕊瓣化(冬季 31.25%, 春季 92.59%)及不同程度雌蕊退化现象。秋季雌蕊发育正常, 冬春季雌蕊退化伴随胚珠发育异常, 且雌雄蕊败育始于花芽分化的心皮分化期, 表明其花器官的形态变异可能与低温环境密切相关。本研究为阐明四季桂多季开花的调控机制及花器官可塑性的环境适应策略提供了重要依据。

**关键词** 桂花, 花芽分化, 季节变化, 性别呈现, 成花机制

杨帆, 兰延钢, 刘雪宁, 王艺光, 赵宏波 (2026). 两性四季桂品种桂籽不同季节的花发育比较. 植物学报 61, 1–12.

开花是高等植物生命周期中的关键发育转变, 标志着植物由营养生长向生殖生长的转变。植物成花受遗传调控网络及环境共同调节, 其中光周期、温度及内源激素是最重要的调控因子(Andrés and Coupland, 2012)。在拟南芥等模式植物中, 成花调控主要通过光周期途径、春化途径、自主途径及赤霉素途径等多条信号通路整合完成, 并最终通过 *FT*、*SOC1* 和 *LFY* 等关键基因启动花分生组织形成(Blümel et al., 2015)。与一年生植物相比, 多年生木本植物的成花调控具有更高复杂性, 其成花过程不仅受环境因子影响, 还与植株发育状态及环境适应策略密切相关(Wilkie et al., 2008)。在多年生木本植物中, 一些物种具有一年多季开花的特性。这类植物能够在不同季节反复启动成花程序, 为研究成花调控机制提供了重要材料。

桂花(*Osmanthus fragrans*)隶属于木犀科(Oleaceae)木犀属, 是我国十大名花之一(陆婷, 2017a)。依据开花习性, 桂花品种通常划分为秋桂与四季桂两大类。秋桂类品种一年之中仅于秋季开花; 而四季桂类品种则具有一年多季开花的能力, 其中冬春季花期可长达一个月以上, 且不同季节在花芽分化时序、开花动态及花部形态等方面存在显著差别(王英等, 2016)。这种持续成花能力可能受到温度及内源发育信号的共同调节。

已有研究表明, 温度变化可显著影响木本植物的花芽分化进程及花器官发育质量(Hänninen and Tanino, 2011)。然而, 对于四季桂不同季节开花过程中花芽分化进程及花器官发育差异的研究仍较为有限。目前, 雄性品种四季桂不同季节的花芽分化过程及成花机制已有相关报道(陆婷, 2017b), 但两性品种四季桂不同季节下的花芽分化过程及成花机制还未见报道。桂籽为两性四季桂品种, 其同时具有雄性和雌性功能, 具有一年多季开花的能力, 单花序小花数( $4.63 \pm 1.60$ )朵, 显著低于雄性四季桂品种四季桂( $7.20 \pm 1.52$ )和天女散花( $6.58 \pm 0.92$ )。因此, 本研究以四季桂品种群中的两性品种桂籽为研究对象, 比较分析不同开花季节的花芽分化和花部特征, 旨在探明不同性别四季桂不同季节的成花机制和花发育差异。

秋桂不同品种均于 5 月中下旬至 6 月下旬进入花芽分化, 8 月中下旬至 10 月上旬期间完成分化进程, 通常历时 3 个月左右(王彩云等, 2002; 杨秀莲和向其柏, 2007; 刘海龙等, 2007)。四季桂秋季的花芽分化过程与秋桂相似(李瑾等, 2007; 曹际云, 2008), 但其他季节具有不同的成花机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验材料为四季桂品种群中桂籽, 取自浙江农林大学平山基地, 树高 2.4 m, 冠幅 1.5 m, 花两性, 花可育, 各方向受光均匀, 长势良好。

桂籽在秋季通常每个花序具 2–7 朵小花, 花径为 6.5–8.0 mm, 单花序小花数

收稿日期: 2026-02-10; 接受日期: 2026-04-09

基金项目: 国家自然科学基金(No.32472782, No.32072615)

\* 通讯作者。E-mail: zhaohb@zafu.edu.cn

© 植物学报 Chinese Bulletin of Botany

( $4.63 \pm 1.60$ )朵;冬春季则分批次开花,花色呈浅黄白至黄白色,花量显著减少,花序具总梗,梗长 7.0–9.0 mm。雌蕊在秋季发育正常,而在冬春季出现一定程度退化,整体开花期可从 10 月初持续至次年 4 月。

## 1.2 实验方法

### 1.2.1 花部特征观察

根据桂籽开花物候进行跟踪,于秋、冬、春三个开花季节分别取样,选取盛花期花朵,在体视显微镜下进行观察、拍照并记录形态特征。

### 1.2.2 花芽形态观察

于 2024 年 4 月–2025 年 4 月分别对不同季节下的桂籽花芽形态发育进行跟踪观测,观察记录其从开始分化到开花的全过程。

### 1.2.3 花芽和雌蕊石蜡切片

2024 年 6 月至 2025 年 6 月每隔 3 天选取当年生枝条顶芽取样,FAA 固定液(100%无水乙醇:冰醋酸=3:1, v/v)固定。盛花期测量花序小花数、花径、花梗长度等相关生殖性状指标,并于体视显微镜下进行花芽结构解剖在。石蜡切片参考 Xu 等(2014)方法进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同季节开花进程

桂籽的存在一年多次开花特性,主要集中在秋季(10 月中上旬)、冬季(11 月中旬至 1 月初)和春季(3–4 月),秋季与其他季节开花机制显著不同。秋季花期集中且短暂,花量密集,花器官发育正常;冬春季花期较长,有总梗,花器官普遍出现不同程度的退化,雄蕊表现为出现瓣化现象,雌蕊表现为子房和柱头萎缩、部分雌蕊子房中空或分裂成两部分。

秋季花:4 月下旬新梢叶腋处开始形成叠生芽,随即进入成花转变期,历时 50 天左右;6 月中旬启动花芽分化,此时芽鳞紧闭(图 1 A1);随后夹角逐渐增大,8 月底至 9 月初夹角达最大,分化完成,持续时间约为 2 个半月(图 1 A2–A6);9 月 29 日,芽体表层苞片蓬松膨大,进入圆珠期(图 1 A7);约 5–6 天后进入顶壳期(图 1, A8);10 月 10 日,花梗伸长,进入铃梗期(图 2 A1);10 月 12 日进入初花期,1–2 天后进入盛花期,4–5 天后进入盛花末期,6–7 天后进入花谢期,整个花期约 7–8 天,花量密集,聚伞花序。初花期:小花基本开放,雌雄蕊饱满,雄蕊花粉囊内可见黄色花粉(图 2 A2);盛花期:小花完全开放,柱头部分转为褐色,雄蕊开裂散粉(图 2 A3);盛花末期:花瓣萎蔫,柱头褐色进一步加深,雄蕊完全散粉并开始干瘪(图 2 A4);花谢期:树上偶见少量残花,花事至此全部終了。

冬季花:花芽于 10 月中下旬在枝顶及顶端下第 1 对叶腋处形成(图 1 B1),随即进入成花转变期,历时 7–10 天;10 月 26 日芽鳞开裂,花芽开始分化(图 1 B2);随后芽体在苞片中膨大,总梗随之发育(图 1 B3–B10);11 月中旬花芽分化完成,持续时间约为 30–40 天。11 月 16 日,苞片脱落,露出总梗和小花(图 2 B1);11 月 18 日进入初花期,3–5 天后进入盛花期,7–10 天后进入盛花末期,11–13 天后进入花谢期。冬季连续开花,开花期从 11 月中下旬持续至次年 1 月上中旬,单花花期 13–15 天,群体花期 50–60 天。花量少,花朵常处于半开状态,圆锥花序,有总梗,雌雄蕊败育,雄蕊出现瓣化现象,雌蕊子房萎缩,柱头形态异常,退化雌蕊占比 64.94% (图 3 B1–B3)。初花期:花瓣略微展开,雄蕊败育,雌蕊萎缩(图 2 B2);盛花期:花瓣开始展平但未完全展开,雄蕊未散粉(图 2 B3);盛花末期:花瓣颜色加深,花序上小花发育程度存在差异(图 2 B4);花谢期:小花脱落,仅具总梗残留。

春季花:1 月中下旬,翌年生枝条叶腋和顶部形成新芽,芽鳞逐渐开裂(图 1 C1),进入成花转变期;2 月初,花芽表面芽鳞自然脱落,苞片发育成细长幼叶(图 1 C2–C3),成花转变结束,历时 10–15 天;2 月 7 日启动花芽分化,外部幼叶与总梗继续发育生长(图 1 C4–C10);3 月中下旬,分化完成,持续时间约为 35–40 天。3 月 27 日,进入初花期,2–3 天后进入盛花期,5–6 天后进入盛花末期,10–12 天后进入花谢期,群体花期 1 个月左右,单花花期 10–12 天。花量极少,圆锥花序,有总梗。雌雄蕊均败育,雄蕊瓣化比率较冬季更高,雌蕊子房、柱头退化,退化雌蕊占比 23.53%;花瓣萎缩变形并存在融合现象,异常花占比 87.25%(图 3 C1–C3)。初花期:花瓣略微展开,雄蕊瓣化,雌蕊萎缩(图 2 C2);盛花期:花瓣开始展平,总梗继续伸长(图 2, C3);盛花末期:花瓣开始萎蔫,总梗停止伸长(图 2 C4);花谢期:小花脱落,总梗残留。

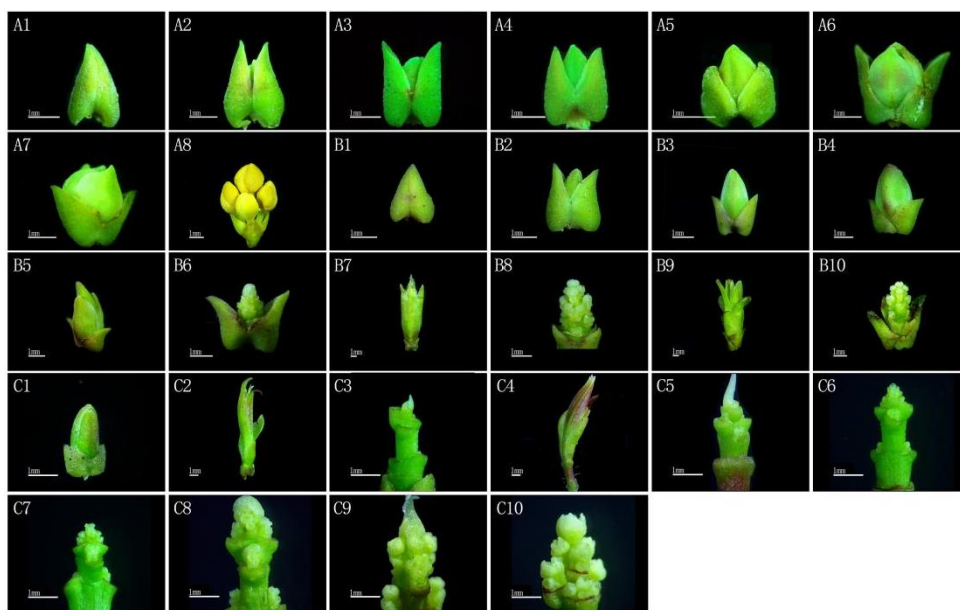


图 1 桂籽不同季节花芽发育进程

(A) 秋季; (B) 冬季; (C) 春季。(A1) 花序分化期; (A2) 小花分化期; (A3) 花萼分化期; (A4) 花瓣分化期; (A5) 雄蕊分化期; (A6) 心皮分化期; (A7) 芽体表层苞片蓬松膨大; (A8) 苞片被顶破, 小花露出; (B1) 花芽萌动期; (B2) 花序分化期; (B3) 小花分化期; (B4) 花萼分化期; (B5), (B6) 花瓣分化期; (B7), (B8) 雄蕊分化期; (B9), (B10) 心皮分化期; (C1) 新芽萌发; (C2), (C3) 芽体表层苞片发育成幼叶; (C4), (C5) 花序分化期; (C6) 小花分化期; (C7) 花萼分化期; (C8) 花瓣分化期; (C9) 雄蕊分化期; (C10) 心皮分化期

Figure 1 The process of flower bud development in different seasons

(A) Autumn; (B) Winter; (C) Spring. (A1) Inflorescence differentiation stage; (A2) Floret differentiation stage; (A3) Sepal differentiation stage; (A4) Petal differentiation stage; (A5) Stamen differentiation stage; (A6) Carpel differentiation stage; (A7) Bracts on the surface of the bud swell and loosen; (A8) Bracts are broken through and florets become exposed; (B1) Bud Swelling Stage; (B2) Inflorescence differentiation stage; (B3) Floret differentiation stage; (B4) Sepal differentiation stage; (B5), (B6) Petal differentiation stage; (B7), (B8) Stamen differentiation stage; (B9), (B10) Carpel differentiation stage; (C1) New bud germination; (C2), (C3) Bracts on the bud surface develop into young leaves; (C4), (C5) Inflorescence differentiation stage; (C6) Floret differentiation stage; (C7) Sepal differentiation stage; (C8) Petal differentiation stage; (C9) Stamen differentiation stage; (C10) Carpel differentiation stage

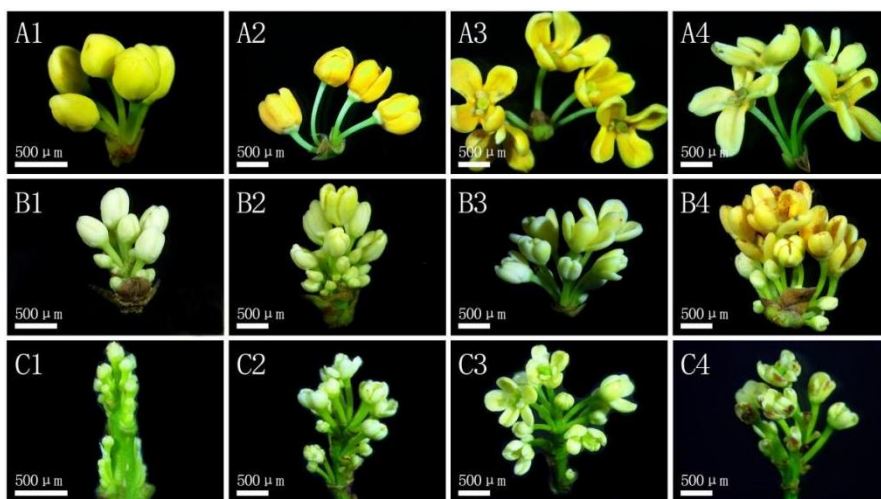


图 2 桂籽不同季节不同开放时期

(A) 秋季; (B) 冬季; (C) 春季。(A1) 铃梗期; (A2) 初花期; (A3) 盛花期; (A4) 盛花末期; (B1) 铃梗期; (B2) 初花期; (B3) 盛花期; (B4) 盛花末期; (C1) 铃梗期; (C2) 初花期; (C3) 盛花期; (C4) 盛花末期

Figure 2 Seasonal variation in different opening periods of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'

(A) Autumn; (B) Winter; (C) Spring. (A1) Bell stage; (A2) Early flowering stage; (A3) Full flowering stage; (A4) Late full flowering stage; (B1) Bell stage; (B2) Early flowering stage; (B3) Full flowering stage; (B4) Late full flowering stage; (C1) Bell stage; (C2) Early flowering stage; (C3) Full flowering stage; (C4) Late full flowering stage

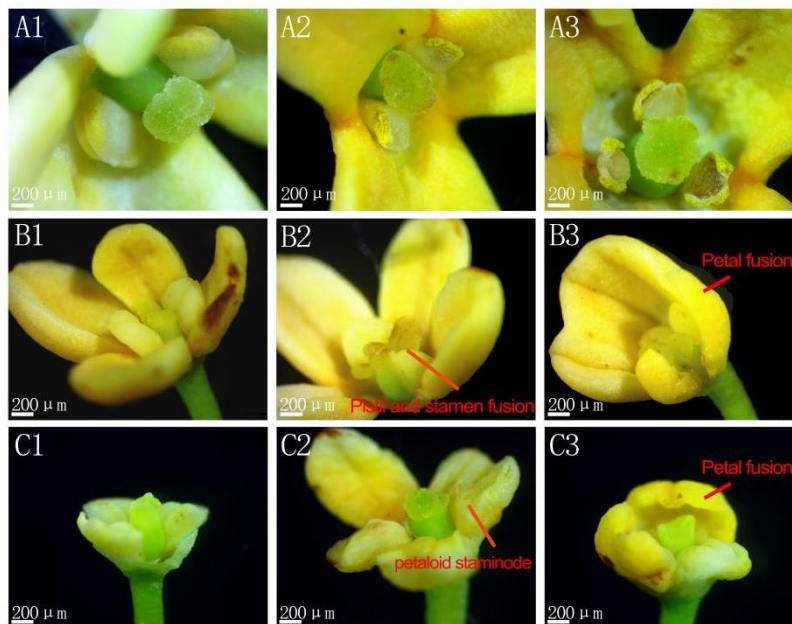


**图 3** 桂籽不同季节花部特征

(A) 秋季; (B) 冬季; (C) 春季。(A1) 初花期; (A2) 盛花期; (A3) 盛花末期; (B1) 雌雄蕊形态正常, 雄蕊无花粉; (B2) 雌雄蕊融合; (B3) 花瓣融合, 雌蕊退化, 雄蕊部分瓣化; (C1) 雄蕊部分瓣化; (C2) 雄蕊瓣化; (C3) 雌蕊退化, 花瓣融合, 雄蕊瓣化

**Figure 3** Seasonal variation in floral characteristics of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'

(A) Autumn; (B) Winter; (C) Spring. (A1) Early flowering stage; (A2) Full bloom stage; (A3) Late bloom stage; (B1) Normal pistil and stamen morphology, stamens lack pollen; (B2) Fusion of pistil and stamen; (B3) Petal fusion, pistil degeneration, partial petaloid transformation of stamens; (C1) Partial petaloid transformation of stamens; (C2) Petaloid transformation of stamens; (C3) Pistil degeneration, petal fusion, petaloid transformation of stamens

## 2.2 不同季节的花芽分化

桂籽不同季节的花芽分化过程基本相似, 分为 6 个时期: 花序、小花、花萼、花瓣、雄蕊和心皮分化期, 各阶段时间存在重叠, 不同季节差异主要在各分化阶段的持续时间以及心皮分化期。冬春季在心皮分化早期出现瓣化雄蕊; 在心皮分化末期, 雌蕊子房和柱头出现退化。

秋季花芽于 6 月 15 日进入花序原基分化期, 花芽开始分化。从 6 月 15 日至 9 月 2 日, 共经历 79 天, 各个时期存在交叉, 各阶段分别历时为 36、21、8、14、26、27 天(图 5)。冬季花芽 10 月 26 日开始分化, 共历时 34 天, 各阶段持续时间分别为 11、8、6、5、10 和 13 天, 心皮分化期柱头未聚为球状, 出现退化(图 4C6-2, C6-3)。春季花芽于次年 2 月 7 日进入花芽分化, 至 3 月 25 日结束, 历时 47 天, 6 个时期持续时间分别为 16、15、7、9、12 和 12 天, 心皮分化初期观察到瓣化雄蕊出现(图 4A6-1), 分化末期两心皮未完全闭合(图 4A6-2)。冬季在 11 月 2 日开始分化小花原基, 可见总梗, 并围绕总梗发育出小花(图 4C5)。春季在花芽分化初期可以看到有花序总梗发育(图 4A2), 且总梗长度较冬季长, 有明显节间。

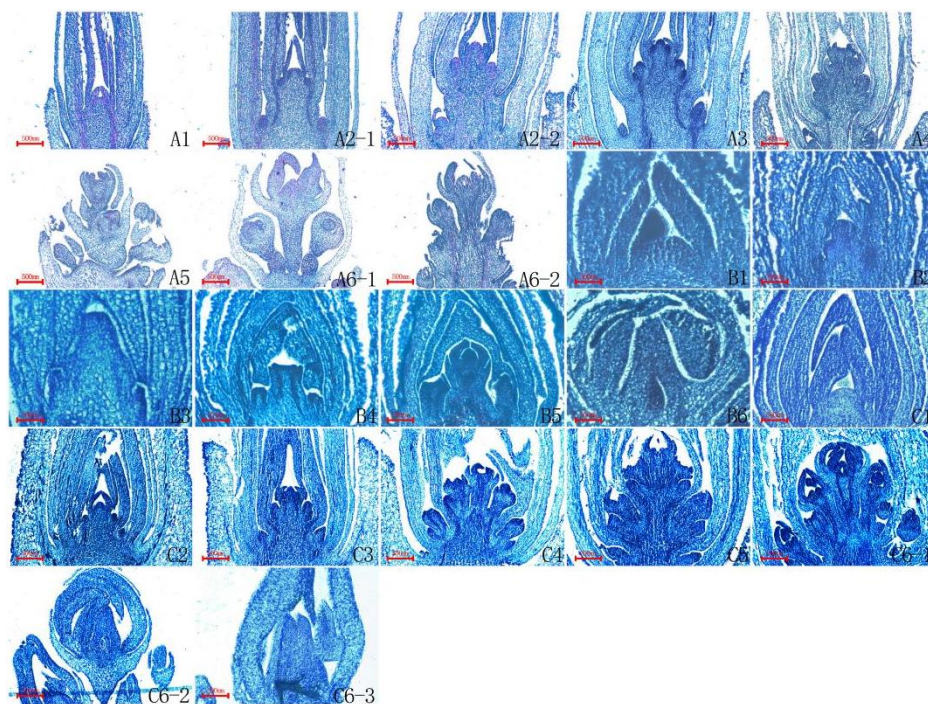


图 4 桂籽不同季节花芽分化进程图

(A) 秋季; (B) 冬季; (C) 春季。 (A1) 花序分化期; (A2) 小花分化期; (A3) 花萼分化期; (A4) 花瓣分化期; (A5) 雄蕊分化期; (A6) 心皮分化期; (B1) 花序分化期; (B2) 小花分化期; (B3) 花萼分化期; (B4) 花瓣分化期; (B5) 雄蕊分化期; (B6) 心皮分化期; (C1) 花序分化期; (C2) 小花分化期; (C3) 花萼分化期; (C4) 花瓣分化期; (C5) 雄蕊分化期; (C6) 心皮分化期

**Figure 4** The process of flower bud differentiation of different seasons in *Osmanthus fragrans* 'Gui zi' (A) Autumn; (B) Winter; (C) Spring. (A1) Inflorescence differentiation stage; (A2) Floret differentiation stage; (A3) Calyx differentiation stage; (A4) Petal differentiation stage; (A5) Stamen differentiation stage; (A6) Carpel differentiation stage; (B1) Inflorescence differentiation stage; (B2) Floret differentiation stage; (B3) Calyx differentiation stage; (B4) Petal differentiation stage; (B5) Stamen differentiation stage; (B6) Carpel differentiation stage; (C1) Inflorescence differentiation stage; (C2) Floret differentiation stage; (C3) Calyx differentiation stage; (C4) Petal differentiation stage; (C5) Stamen differentiation stage; (C6) Carpel differentiation stage

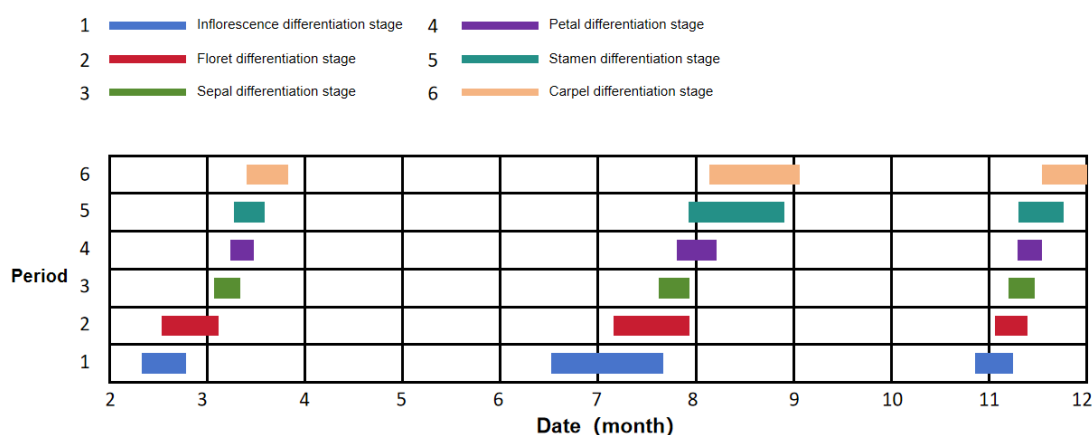


图 5 桂籽不同季节花芽分化各阶段时间持续图

**Figure 5** The stage time of flower bud differentiation in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'

## 2.3 不同季节雌雄蕊的发育

### 2.3.1 雌蕊发育

桂籽不同季节雌蕊形态和发育存在明显差异。秋季雌蕊发育正常, 具有饱满的子房和柱头; 春季和冬季出现不同程度的败育, 主要表现为雌蕊子房和柱头萎缩(春季占比 23.53%; 冬季占比 41.56%)、进一步出现子房中空或分裂(春季占比 0%; 冬季占比 23.38%)。

春季, 花蕾期雌蕊呈圆台状, 柱头闭合(图 6A1); 初花期, 子房膨大, 柱头打开呈扁平状(图 6A2); 盛花期, 雌蕊基本发育完全(图 6A3); 盛花末期, 柱头出现红褐色(图 6A4)。雌蕊

最终发育状况可分成 3 种形态: (1) 正常雌蕊(图 7A1)子房饱满, 柱头扁平; (2) 正常雌蕊(图 7A2)体积小, 子房一定程度萎缩, 柱头扁平; (3) 退化雌蕊(图 7A3)子房退化萎缩, 柱头发育异常, 不膨大。

秋季, 雌蕊于花蕾期即基本完成发育, 具备饱满的柱头和子房(图 6B1); 初花期至盛花期, 子房逐渐膨大(图 6B2, B3); 盛花期, 柱头出现褐色, 盛花末期褐色加深(图 7B4)。雌蕊最终发育状况可分成 2 种形态: (1) 正常雌蕊(图 7B1)子房膨大饱满, 头状柱头; (2) 正常雌蕊(图 7B2)子房正常, 柱头正常。

冬季, 花蕾期雌蕊似圆台, 柱头中间裂开一道小缝(图 6B1); 初花期, 柱头向四周打开(图 6B2); 盛花期, 雌蕊发育停滞, 柱头中间呈 V 形夹角(图 6B3); 盛花末期, 柱头变为褐色。雌蕊最终发育状况可分成 3 种形态: (1) 正常雌蕊(图 7C1)子房饱满, 柱头扁平; (2) 退化雌蕊(图 7C2)子房饱满, 柱头发育异常, 分为两瓣, 由两侧向中间折叠; (3) 退化雌蕊(图 7C3)子房畸形, 退化中空, 柱头沿子房上部边缘形成环形褶皱。

桂籽秋季未观察到退化雌蕊, 退化雌蕊出现在冬春季。冬季退化雌蕊占比 64.94%, 春季退化雌蕊占比 23.53%, 冬季退化雌蕊比例更高。通过切片比较发现, 秋季雌蕊子房可以看到形态清晰的胚珠(图 8B1–B3)。冬春季子房中胚珠均出现异常, 部分胚珠融合为一体(图 8A1, A3, C1); 有的胚珠消失, 出现空室(图 8C2)。

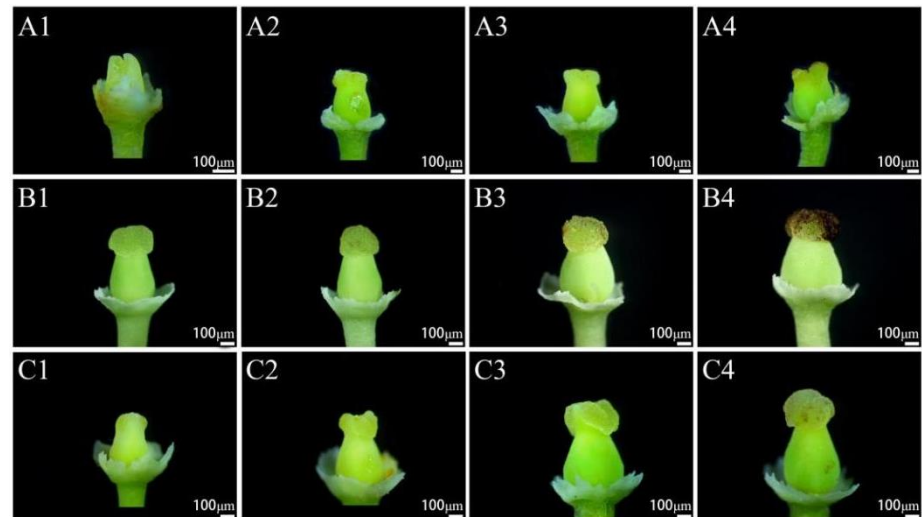


**图 6** 桂籽不同季节雌蕊发育过程  
(A) 春季雌蕊; (B) 秋季雌蕊; (C) 冬季雌蕊。(A1) 花蕾期; (A2) 初花期; (A3) 盛花期; (A4) 盛花末期; (B1) 花蕾期; (B2) 初花期; (B3) 盛花期; (B4) 盛花末期; (C1) 花蕾期; (C2) 初花期; (C3) 盛花期; (C4) 盛花末期

**Figure 6** The process of pistil development in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'  
(A) Spring pistil; (B) Autumn pistil; (C) Winter pistil. (A1) Bud stage; (A2) Early flowering stage; (A3) Full flowering stage; (A4) Late full flowering stage; (B1) Bud stage; (B2) Early flowering stage; (B3) Full flowering stage; (B4) Late full flowering stage; (C1) Bud stage; (C2) Early flowering stage; (C3) Full flowering stage; (C4) Late full flowering stage

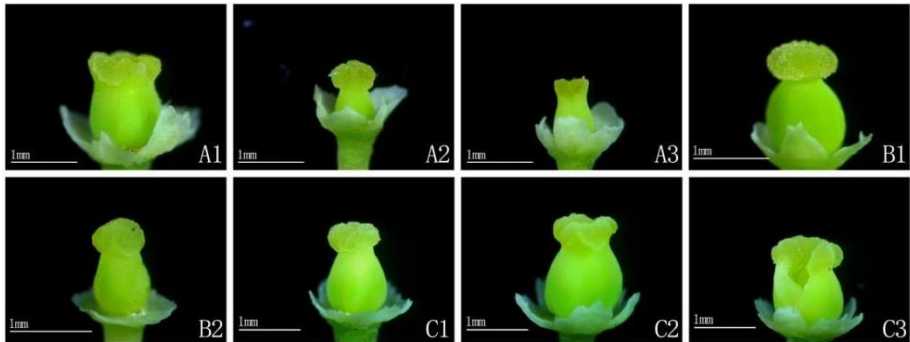


**图 7** 桂籽不同季节雌蕊形态  
A: 春季雌蕊; B: 秋季雌蕊; C: 冬季雌蕊。(A1) 正常雌蕊; (A2) 正常雌蕊; (A3) 退化雌蕊; (B1) 正常雌蕊; (B2) 正常雌蕊; (C1) 正常雌蕊; (C2) 退化雌蕊; (C3) 退化雌蕊

**Figure 7** The form of pistil in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'  
(A) Spring pistil; (B) Autumn pistil; (C) Winter pistil. (A1) Normal pistil I; (A2) Normal pistil II; (A3) Degenerate pistil I; (B1) Normal pistil I; (B2) Normal pistil II; (C1) Normal pistil I; (C2) Degenerate pistil I; (C3) Degenerate pistil II.

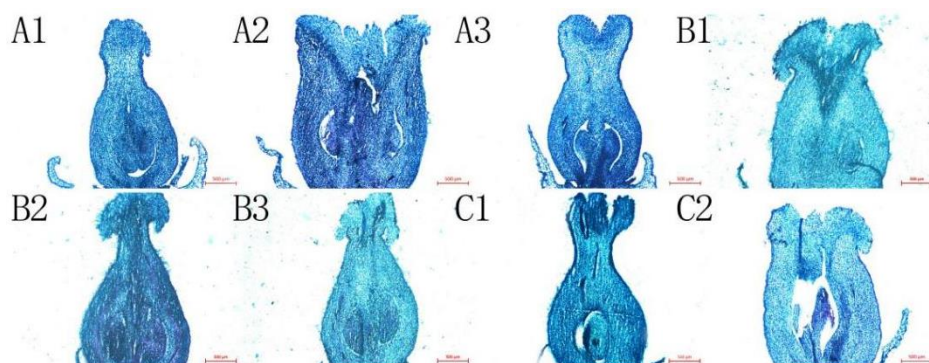


**图 8** 桂籽不同季节雌蕊切片

(A) 春季雌蕊; (B) 秋季雌蕊; (C) 冬季雌蕊。(A1) 正常雌蕊; (A2), (A3) 退化雌蕊; (B1), (B3) 正常雌蕊; (C1), (C2) 退化雌蕊

**Figure 8** The slice of pistil in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'

(A) Spring pistil; (B) Autumn pistil; (C) Winter pistil. (A1) Normal pistil; (A2), (A3) Degenerate pistil; (B1), (B3) Normal pistil; (C1), (C2) Degenerate pistil

### 2.3.2 雄蕊发育

桂籽雄蕊结构较为稳定, 单花雄蕊数量通常为两个, 但也有少量花朵会生出三个雄蕊。秋季雄蕊形态随时间不断变化, 冬春季节雄蕊形态初花期即基本固定并出现败育现象, 从花粉败育、数量减少到花粉囊空室、雄蕊结构发育异常直至完全瓣化。

春季, 雄蕊瓣化现象严重, 瓣化比例达 92.59%, 并且呈现不同程度的退化现象, 主要可分为 3 种形态: (1)正常雄蕊(图 9, A1)无明显瓣化现象, 但雄蕊退化, 花粉囊空室(2)部分瓣化(图 9, A2-1, A2-2)向内一侧形态正常, 面向花瓣一侧瓣化; (3)完全瓣化(图 9, A3)形态完全变为花瓣状, 丧失雄蕊形态结构。

秋季, 雄蕊发育正常, 形态饱满。初花期, 花粉囊闭合, 肉眼可见其中花粉(图 9, B1-1, B1-2)。1-2 天后, 进入盛花期, 花粉囊开裂, 花粉附着在花药表面(图 9, B2)。3-4 天后, 进入盛花末期, 此时花粉基本传播完毕, 仅有少量花粉还附着在花药上(图 9, B3)。

冬季, 雄蕊出现败育, 雄蕊近心形, 花粉室具有少量花粉(图 9, C1)。部分雄蕊先端圆头消失, 体积增大(图 9, C2)。少部分雄蕊花粉囊仅具极少量花粉或为空室(图 9, C3, C4)。存在雄蕊瓣化现象, 比例为 31.25%。

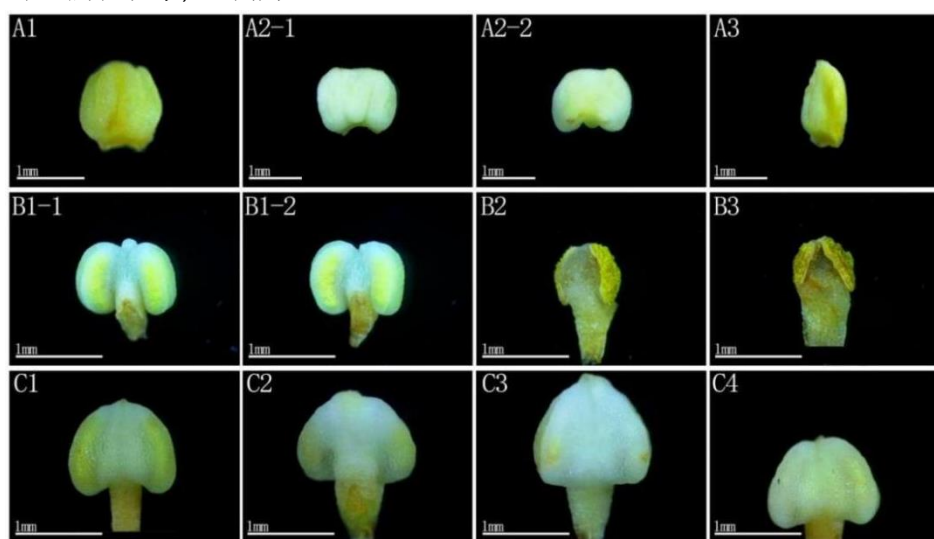


**图 9** 桂籽不同季节雄蕊形态

(A) 春季雄蕊; (B) 秋季雄蕊; (C) 冬季雄蕊。(A1) 正常雄蕊; (A2) 部分瓣化, 向内一侧形态正常, 向外一侧瓣化; (A3) 雄蕊完全瓣化, 完全变为花瓣状; (B1), (B2) 正常雄蕊, 初花期; (B3) 正常雄蕊, 盛花期, 花粉囊开裂; (B3) 正常雄蕊, 盛花末期, 花粉传播完毕; (C1), (C2) 形态近心形, 肉眼少量花粉; (C3), (C4)

近心形, 花粉囊接近空室

**Figure 9** The form of stamen in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Gui zi'

(A) Spring pistil; (B) Autumn pistil; (C) Winter pistil. (A1) Normal stamen; (A2) Slightly petaloid, with the inner side morphologically normal and the outer side transformed into petal-like structures; (A3) Completely petaloid stamen, fully transformed into a petal-like form; (B1), (B2) Normal stamen, early flowering stage; (B3) Normal stamen, full flowering stage, anthers dehiscent; (B3) Normal stamen, late full flowering stage, pollen dispersal completed; (C1), (C2) Nearly heart-shaped morphology, with a small amount of pollen visible to the naked eye; (C3), (C4) Nearly heart-shaped, anther sacs nearly empty

### 3 讨论

#### 3.1 不同季节成花机制差异

本研究表明, 两性四季桂品种桂籽在一年内可多次成花, 但不同季节的花芽分化进程与花器官发育表现出稳定且可重复的差异, 说明其成花调控至少涉及多种调控途径的协同作用。秋季桂籽花芽分化历时较长、过程完整, 花器官结构清晰, 雌雄蕊均能正常发育并具备生殖功能。根据木本植物成花调控的一般规律, 该阶段成花更符合以植株内在发育成熟度为主要决定因素的自主成花途径(Bäurle and Dean, 2006)。类似的调控模式已在连续开花月季(*Rosa chinensis*)、反复开花型草莓(*Fragaria × ananassa*)以及部分山茶科和木兰科植物中得到报道, 其共同特征为在光周期缩短条件下仍能稳定完成花芽分化并形成结构完整的花器官(Iwata et al., 2012; Koskela et al., 2012; Sheng et al., 2021), 与本研究桂籽秋季成花表现相似。相比之下, 桂籽在冬春季同样能够完成成花转变, 但花芽分化周期明显缩短, 且雄蕊瓣化和雌蕊败育等花器官异常的发生频率显著升高, 表明该阶段成花调控模式与秋季存在本质差异。已有研究表明, 低温可在多种木本植物中直接参与成花启动调控, 且该过程在部分物种中表现出较弱的 *FT* 依赖性, 并与赤霉素信号及 *TFL1* 同源基因的调控密切相关(Mutasa-Göttgens and Hedden, 2009; Hänninen and Tanino, 2011)。在四季桂中, 冬春季成花过程中 *FT* 表达水平较低但花芽仍可形成(陆婷等, 2017b)。结合本研究中冬春季花芽快速分化而花器官发育不完全的现象, 可以认为低温诱导的成花启动在时间尺度上满足了由营养生长向生殖生长转变的需求, 但对后续花器官精细分化的调控能力相对有限, 从而增加了生殖器官发育异常的发生概率。综上, 桂籽在不同季节具有不同的成花机制: 秋季成花可能以自主成花途径为主; 而冬春季成花更可能由低温诱导的相关途径。

#### 3.2 低温导致雌蕊在心皮分化期败育

雌蕊败育是多种木本植物中常见的生殖障碍现象, 其发生可涉及雌蕊分化、胚珠形成或胚囊发育等多个阶段(陈利娜等, 2016)。在本研究中, 桂籽雌蕊败育具有明显的季节性特征: 秋季雌蕊结构完整、胚珠清晰且可育, 而冬春季雌蕊则普遍出现不同程度的退化, 且败育比例在冬季高于春季。冬春季雌蕊败育主要表现为胚珠融合、胚珠消失形成空室以及子房结构异常, 说明败育的核心问题集中于胚珠发育过程。根据雌蕊败育的分类标准, 桂籽冬春季雌蕊败育应主要归属于“珠被或胚珠发育异常型”。更为关键的是, 本研究明确了雌蕊败育的发生时期: 雌蕊异常并非出现在花开放后, 而是在花芽分化的心皮分化期即已显现。冬季花芽在心皮分化期柱头无法正常聚合, 春季则出现心皮原基未完全闭合的现象, 表明雌蕊发育虽启动, 但在关键结构建立阶段即受到抑制。这一特征与果梅(*Prunus mume*)、杏(*Prunus armeniaca*)和荔枝(*Litchi chinensis*)中因逆境条件导致雌蕊在早期分化阶段即发生发育异常的现象相似(侍婷, 2014; 白泽晨等, 2012; Liu et al., 2019)。与雄性四季桂相比, 两性品种桂籽在雌蕊发育上的表现具有明显差异。雄性四季桂的雌蕊在分化早期即完全退化为叶状体(陆婷等, 2017b); 而桂籽在冬春季仍能形成一定程度的雌蕊结构, 仅在后续发育过程中受阻。这表明, 两性四季桂的雌蕊发育具有更高的可塑性, 但同时也更容易受到低温胁迫的干扰。

#### 3.3 低温诱导的雄蕊瓣化及其性别表达可塑性

雄蕊瓣化是桂籽冬春季花器官异常中最显著的特征之一, 且其发生频率具有明显的季节差异: 冬季为 31.25%, 春季高达 92.59%。雄蕊瓣化通常伴随花粉囊退化、花粉消失以及雄蕊组织向花瓣状结构转变, 被认为是雄性生殖功能丧失的重要标志(欧景莉等, 2023)。

在多种观赏植物中, 低温被证实是诱导雄蕊瓣化的重要环境因素。例如, 低温可促进月季重瓣化、诱导仙客来(*Cyclamen persicum*)和雪轮花(*Silene coeli-rosa*)雄蕊瓣化(Lyndon, 1979; Mizunoe et al., 2015)。桂籽冬春季雄蕊瓣化与上述植物的响应模式高度一致, 进一步支持低温在其雄蕊败育中的主导作用。

从形态变化来看, 桂籽冬春季雄蕊瓣化表现为雄蕊花粉败育消失、结构退化、向花瓣状

形态转化,雌蕊保持原有形态并出现一定程度退化,这与大花铁线莲(*Clematis patens*)重瓣品种‘薇安’的瓣化表现有相似之处(熊阳阳, 2019)。薇安仅雄蕊发生瓣化,雌蕊保持原有形态,这与桂籽的瓣化现象基本吻合。但从发生时期来看,本研究中桂籽雄蕊瓣化并非发生在花器官完全形成之后,而是始于心皮原基分化阶段,部分雄蕊在原基分化阶段即表现出向花瓣状结构转化的趋势。这与大花铁线莲重瓣品种‘薇安’存在显著差异,后者的雄蕊瓣化发生在心皮原基已分化形成雌蕊后。这表明桂籽雄蕊的瓣化机制存在差异。结合雌蕊与雄蕊的发育特征,可以推测桂籽在冬春季的性别特征并非一开始即固定为单性花,而是在花芽分化初期普遍经历两性结构的建立,随后在低温胁迫下,雄蕊或雌蕊的发育程序被选择性抑制,最终表现为功能单性的花。

#### 作者贡献声明

杨帆: 论文构思,完成实验并撰写论文,参与论文修改;赵宏波: 论文构思,提出论文改进建议;兰延钢: 提供技术支持,提出论文改进建议;刘雪宁,王艺光: 提供技术支持。所有作者均已阅读并同意论文的出版版本。

**利益冲突:** 所有作者均声明不存在利益冲突

**Conflict of Interests:** The authors declare that there is no conflict of interests.

©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

#### 参考文献

- Andrés F, Coupland G (2012). The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet* **13**, 627–639.
- Bai ZC, Feng JR, Li WH, Hu YZ, Cao XY, Sun JL (2012). Investigation of pistil abortion rates of five apricot cultivars in Xinjiang. *Xinjiang Agric Sci* **49**, 1805–1809, 1823. (in Chinese)
- 白泽晨, 冯建荣, 李文慧, 胡亚洲, 曹晓艳, 孙军利 (2012). 新疆 5 个栽培杏品种雌蕊败育率调查. *新疆农业科学* **49**, 1805–1809, 1823.
- Bäurle I, Dean C (2006). The timing of developmental transitions in plants. *Cell* **125**, 655–664.
- Blümel M, Dally N, Jung C (2015). Flowering time regulation in crops. *Curr Opin Biotechnol* **32**, 121–129.
- Chen L N, Xue H, Niu J, Li HX, Zhang J, Li C, Zhang FH, Zhao DG, Liu BB, Cao SY (2016). Research progress on pistil abortion in fruit trees. *J Fruit Sci* **33**, 1156–1163. (in Chinese)
- 陈利娜, 薛辉, 牛娟, 李好先, 张杰, 李翠, 张富红, 赵弟广, 刘贝贝, 王企, 曹尚 (2016). 果树雌蕊败育研究进展. *果树学报* **33**, 1156–1163.
- Hänninen H, Tanino K (2011). Tree seasonality in a warming climate. *Trends Plant Sci* **16**(8), 412–416.
- Iwata H, Gaston A, Remay A, Thouroude T, Jeauffre J, Kawamura K, Oyant L, Araki T, Denoyes B, Foucher F (2012). The *TFL1* homologue *KSN* is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. *Plant J* **69**, 116–125.
- Koskela EA, Mouhu K, Albani MC, Kurokura T, Rantanen M, Sargent DJ, Battey NH, Coupland G, Elomaa P, Hytönen T (2012). Mutation in *TERMINAL FLOWER1* reverses the photoperiodic requirement for flowering in the wild strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Physiol* **159**, 1043–1054.
- Li J, Dong MF, Shang FD (2007). Study on flower bud differentiation of *Osmanthus fragrans* ‘Dangui’ and ‘Ziyingui’. *Chin Bull Bot* **24**, 620–623. (in Chinese)
- 李瑾, 董美芳, 尚富德 (2007). ‘丹桂’和‘籽银桂’花芽分化的研究. *植物学通报* **24**, 620–623.
- Liu H, Wang C, Chen H, Zhou BY (2019). Genome-wide transcriptome analysis reveals the molecular mechanism of high temperature-induced floral abortion in *Litchi chinensis*. *BMC Genomics* **20**, 127–141.
- Liu HL, Zong M, Xuan ZC, Lu S, Shen BC, Ding XS, Qiu YX (2007). Comparison of flower bud morphological differentiation between *Osmanthus fragrans* ‘Zao yin gui’ and ‘Xiao ye su gui’. *Acta Horti Sin* (6), 1559–1562. (in Chinese)
- 刘海龙, 宗敏, 宣子灿, 卢山, 沈柏春, 丁旭升, 邱英雄 (2007). ‘早银桂’与‘小叶苏桂’桂

- 花花芽形态分化的比较. 园艺学报 (6), 1559–1562.
- Lu T** (2017a). Comparison of flowering mechanism of different seasons in Asiaticus group of *Osmanthus fragrans*. Master's thesis. Hangzhou: Zhejiang A&F University. pp.12–30. (in Chinese)
- 陆婷 (2017a). 四季桂不同季节成花机制比较研究. 硕士论文. 杭州: 浙江农林大学. pp. 12–30.
- Lu T, Wang YG, Luo YB, Zhang C, Fu JX, Dong B, Hu SQ, Zhao HB** (2017b). Comparison of flower bud differentiation and development in different seasons of *Osmanthus fragrans* 'Sijigui'. *Acta Horti Sin* **44**, 1145–1156. (in Chinese)
- 陆婷, 王艺光, 骆义波, 张超, 付建新, 董彬, 胡绍庆, 赵宏波 (2017b). '四季桂'不同季节的花芽分化与发育比较. 园艺学报 **44**, 1145–1156.
- Lyndon RF** (1979). Aberrations in flower development in silene. *Can J Bot* **57**(3), 233–235.
- Mizunoe Y, Ozaki Y** (2015) Effects of growth temperature and culture season on morphogenesis of petaloid stamen in double-flowered *Cyclamen*. *Hortic J* **84**(3), 269–276.
- Mutasa-Göttgens E, Peter H** (2009). Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *J Exp Bot* (7), 1979–1989.
- Ou JL, Huang XM, Hu YF, Wei ZM, Yang GB, Chen HJ, He J, Ma SQ, Fan JS, Peng DH** (2023). Research progress of stamen petaloidy formation mechanism. *Agric Res Appl* **36**(01), 1–6. (in Chinese)
- 欧景莉, 黄雪梅, 胡艺帆, 韦壮敏, 杨贵兵, 陈豪军, 何江, 马松琼, 范兢升, 彭东海 (2023). 雄蕊瓣化形成机制研究进展. 农业研究与应用 **36**(01), 1–6.
- Shi T** (2014). The Molecular Mechanism of Pistil abortion Based on 'omics' in Japanese apricot. PhD dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. pp.29–39. (in Chinese)
- 侍婷 (2014). 基于组学的果梅雌蕊败育分子机理. 博士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 29–39.
- Sheng Y, Hao Z, Peng Y, Liu SQ, Hu LF, Shen YB, Shi JS, Chen JH** (2023). Morphological, phenological, and transcriptional analyses provide insight into the diverse flowering traits of a mutant of the relic woody plant *Liriodendron chinense*. *Hortic Res* (1), 2413–2428.
- Wang CY, Gao LP, Lu DF, Huang YW** (2002). A study on morphological differentiation of flower bud of *Osmanthus fragrans*. 'Houban Jingui'. *Acta Horti Sin* **29**(1), 52–56. (in Chinese)
- 王彩云, 高莉萍, 鲁涤非, 黄燕文 (2002). '厚瓣金桂'桂花花芽形态分化的研究. 园艺学报 **29**(1), 52–56.
- Wang Y, Zhang C, Fu JX, Zhao HB** (2016). Progresses on flower bud differentiation and flower opening in *Osmanthus fragrans*. *J Zhejiang A&F Univ* **33**, 340–347. (in Chinese)
- 王英, 张超, 付建新, 赵宏波 (2016). 桂花花芽分化和花开放研究进展. 浙江农林大学学报 **33**, 340–347.
- Wilkie JD, Sedgley M, Olesen T** (2008). Regulation of floral initiation in horticultural trees. *J Exp Bot* **59**, 3215–3228.
- Xiong YY** (2019). Study on the Double Tepal Formation Mechanism of Grandiflora Clematis. Master's thesis. Kunming: Southwest Forestry University. pp.9–14. (in Chinese)
- 熊阳阳 (2019). 大花铁线莲重被花形成机制研究. 硕士论文. 昆明: 西南林业大学. pp. 9–14.
- Xu YC, Zhou LH, Hu SQ, Hao RM, Huang CJ, Zhao HB** (2014). The differentiation and development of pistils of hermaphrodites and pistillodes of males in androdioecious *Osmanthus fragrans* L. and implications for the evolution to androdioecy. *Plant Syst Evol* **300**, 843–849.
- Yang XL, Xiang QB** (2007). Morphological differentiation of flower bud of *Osmanthus fragrans* 'Wanzi Yingui' and 'Duoya Jingui'. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed* **31**(5), 105–108. (in Chinese)
- 杨秀莲, 向其柏 (2007). '晚籽银桂'、'多芽金桂'花芽的形态分化. 南京林业大学学报(自然科学版) **31**(5), 105–108.

# Floral Development Comparison Across Seasons in the Hermaphroditic *Osmanthus fragrans* Cultivar ‘Gui Zi’

Fan Yang<sup>1</sup>, Yangang Lan<sup>2</sup>, Xuening Liu<sup>2</sup>, Yiguang Wang<sup>2</sup>, Hongbo Zhao<sup>1\*</sup>

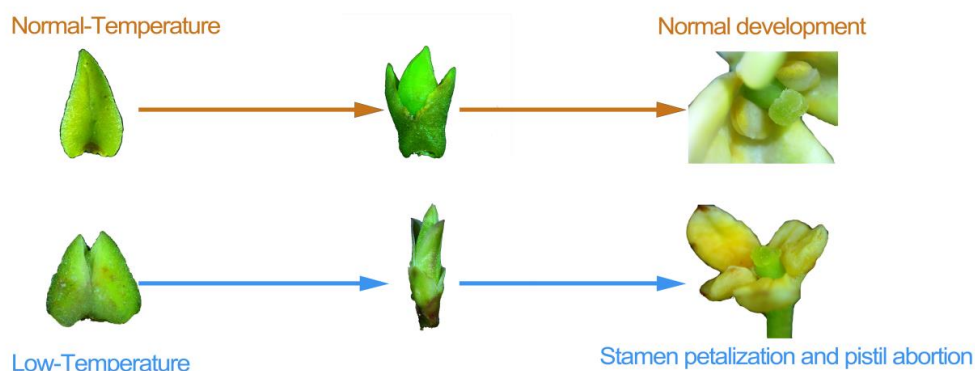
School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China

**INTRODUCTION:** *Osmanthus fragrans* ‘Gui Zi’, a hermaphroditic cultivar of the Asiatic sweet olive group, exhibits a multi-season flowering habit. However, the regulatory mechanisms underlying flower development across different seasons remain unclear. Flower bud differentiation and floral organ development are crucial for ornamental traits and reproductive success, yet seasonal variations in these processes in hermaphroditic genotypes are poorly understood.

**RATIONALE:** This study aimed to systematically compare the flower bud differentiation, flowering dynamics, and morphological development of pistils and stamens in ‘Gui Zi’ across autumn, winter, and spring seasons. The research seeks to elucidate the seasonal plasticity of floral development and explore the environmental adaptation strategies of flower organs in a multi-season flowering woody plant.

**RESULTS:** The floral development of ‘Gui Zi’ showed significant seasonal variation. In autumn, flower bud differentiation lasted approximately 79 days, with normal development of both pistils and stamens, resulting in fertile flowers. In contrast, winter and spring flower bud differentiation was markedly shorter (34–47 days), accompanied by extended flowering periods. During these cooler seasons, stamen petaloid transformation occurred frequently (31.25% in winter and 92.59% in spring), along with varying degrees of pistil degeneration. Pistil abortion and abnormal ovule development were initiated during the carpel differentiation stage of flower bud differentiation. These findings suggest that low temperature is a key environmental factor driving floral organ malformation and reproductive organ abortion.

**CONCLUSION:** This study reveals that the hermaphroditic cultivar ‘Gui Zi’ employs distinct flowering strategies across seasons: autumn flowering follows a complete and fertile developmental pathway, whereas winter and spring flowering is characterized by accelerated but often incomplete organ development under low-temperature conditions. The results provide important insights into the seasonal regulation of multi-season flowering and enhance our understanding of floral plasticity as an adaptive response to environmental cues in woody ornamentals.



Putative schematic diagram of stamen and pistil abortion in *Osmanthus fragrans*.

**Key words** *Osmanthus fragrans*, flower bud differentiation, seasonal variation, gender presentation, flowering mechanism

**Yang F, Lan YG, Liu XN, Wang YG, Zhao HB (2026).** Floral development comparison across seasons in the hermaphroditic *Osmanthus fragrans* cultivar 'Gui Zi'. *Chin Bull Bot* **61**, 1–12.

\* Author for correspondence. E-mail: zhaohb@zafu.edu.cn

(责任编辑：白羽红)

**附图 1** 2024-2025 年桂籽花期气候统计

(A) 秋季花期气温趋势图; (B) 冬季花期气温趋势图; (C) 春季花期气温趋势图; (D) 2024 年临安区月降水量。

**Appendix Figure 1** Statistical report on the climate during the flowering period of 'Gui Zi' in 2024-2025. (A) Temperature trend chart for the autumn flowering period; (B) Temperature trend chart for the winter flowering period; (C) Temperature trend chart for the spring flowering period; (D) Monthly precipitation in Lin'an District for 2024.

**附表 1** 桂籽不同季节雌蕊形态统计

**Appendix table 1** Pistil morphology statistics of Guizi in different seasons

**附表 2** 桂籽不同季节雄蕊形态统计

**Appendix table 2** Stamen morphology statistics of Guizi in different seasons

**通讯作者简介**

**赵宏波**，浙江农林大学风景园林与建筑学院院长，博士研究生导师，主要从事园林植物种质资源与遗传育种、植物生殖基础、种群遗传学、繁殖生态学以及园林植物应用、生态评估和产业化研究。目前所在的研究团队为浙江农林大学风景园林与建筑学院的遗传育种创新团队，以桂花、梅花及杜鹃为主要研究对象，建立了浙江农林大学桂花、梅花及杜鹃种质资源圃，主持国家自然科学基金、国家重点研发计划、浙江省重大科技专项等科研项目 10 余项，致力于桂花等重要观赏植物的开发利用和新品种选育等研究。