北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

文冠果落果差异的营养激素调控机制与SSR遗传分析

刘阿曼 敖妍 汪力 宋文静 许叶 郑雅琪 颜如雪

Regulatory mechanisms of nutrition-hormone underlying fruit drop differences and SSR genetic analysis of *Xanthoceras sorbifolium*

Liu Aman, Ao Yan, Wang Li, Song Wenjing, Xu Ye, Zheng Yaqi, Yan Ruxue

引用本文:
刘阿曼, 敖妍, 汪力, 宋文静, 许叶, 郑雅琪, 颜如雪. 文冠果落果差异的营养激素调控机制与SSR遗传分析[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(10):124–136. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250509
Liu Aman, Ao Yan, Wang Li, Song Wenjing, Xu Ye, Zheng Yaqi, Yan Ruxue. Regulatory mechanisms of nutrition–hormone underlying fruit drop differences and SSR genetic analysis of *Xanthoceras sorbifolium*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(10):124–136. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250509

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250509

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

油料树种千年桐的SSR标记开发、遗传多样性与群体结构分析

SSR marker development, genetic diversity and population structure analysis in oil tree species *Vernicia montana*

北京林业大学学报, 2021, 43(11): 50–61. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210054

基于SSR分子标记的紫椴遗传多样性分析和指纹图谱构建

Genetic diversity analysis and fingerprint mapping construction of *Tilia amurensis* based on SSR molecular markers

北京林业大学学报, 2025, 47(3): 28–37. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240399

miR167–*XsARF6*–IAA模块在文冠果雌蕊败育中的调控机制

Mechanism of the miR167–*XsARF6*–IAA regulatory module in pistil abortion in *Xanthoceras sorbifolium*

北京林业大学学报, 2026, 48(6): 59–70. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260162

典型黑土区不同水土保持树种的非结构性碳水化合物特征及种间差异

Non–structural carbohydrate allocation and interspecific differences of different soil and water conservation tree species in typical black soil region

北京林业大学学报, 2021, 43(10): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210233

基于微卫星标记的广西松墨天牛遗传多样性与遗传结构研究

Research on genetic diversity and genetic structure of *Monochamus alternatus* based on microsatellite loci

北京林业大学学报, 2026, 48(5): 112–122. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250476

毛白杨耐寒种质资源遗传鉴定及评价

Genetic identification and evaluation of cold–resistant germplasm resources in *Populus tomentosa*

北京林业大学学报, 2023, 45(12): 59–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220363

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250509

文冠果落果差异的营养−激素调控机制与 SSR 遗传分析

刘阿曼[1] 敖 妍[1] 汪 力[2] 宋文静[1] 许 叶[1] 郑雅琪[1] 颜如雪[3]
（1. 北京林业大学林学院，林木资源高效生产全国重点实验室，国家能源非粮生物质原料研发中心，北京 100083；2. 清华大学生物医学工程学院，北京 100084；3. 辽宁文冠实业开发有限公司，辽宁 朝阳 122005）

摘要:【目的】为明确文冠果落果的生理调控机制与种质遗传特性，本研究探究无性系落果率与营养、内源激素的关联规律，筛选低落果率优良无性系，分析种质遗传多样性，以期为文冠果种质创新及高产育种提供依据。**【方法】**以 22 个文冠果无性系为试验材料，在第 1 次落果高峰开展落果率和新梢生长量观测、叶片与果实碳水化合物和内源激素测定，分析各指标与落果率的相关性及积累规律；为进一步解析 22 份无性系不同表型内在的遗传基础，采用 20 对 SSR 引物对不同种质开展遗传多样性分析。**【结果】**(1)22 个无性系落果率 39.54%～81.02%，可划分为低、中、高落果率 3 类，筛选出 121、171、102 等低落果率无性系，且落果率与新梢生长量呈极显著正相关，表明梢果养分竞争是诱发幼果脱落的重要原因。(2)在碳水化合物方面，可溶性糖在叶、果中呈现正常果 > 叶片 > 脱落果，淀粉则呈现叶片 > 正常果 > 脱落果的积累规律，低落果率无性系果实中可溶性糖、淀粉含量显著高于高落果率无性系，其光合产物向果实转运效率更高。(3)低落果率无性系正常果和脱落果中 IAA、GA_3、ZT 含量显著高于高落果率无性系，而 ABA、JA 含量显著低于高落果率无性系，表明不同无性系间激素平衡状态差异是造成落果差异的重要内在生理基础。(4)20 对 SSR 引物平均 PIC 为 0.60，种质遗传多样性丰富，为低落果优良无性系筛选提供了良好遗传基础；但落果率表型聚类与 SSR 分子聚类匹配度较低，原因可能在于落果属于数量性状，且易受环境调控。**【结论】**本研究筛选出 121、171、102 等低落果率无性系，养分分配与内源激素平衡是调控文冠果无性系落果水平的关键生理基础，且 22 份文冠果种质资源的遗传多样性丰富，育种潜力优良。本研究从生理特征与遗传背景两个维度初步解析了落果差异的调控机制，研究结果为文冠果良种筛选与栽培调控提供了理论支撑。

关键词：文冠果；落果；SSR 标记；碳水化合物；激素；遗传多样性；种质筛选
中图分类号：S722.5；S667.9 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)10−0124−13
引文格式：刘阿曼，敖妍，汪力，等. 文冠果落果差异的营养−激素调控机制与 SSR 遗传分析［J］. 北京林业大学学报，2026，48(10)：124−136. Liu Aman, Ao Yan, Wang Li, et al. Regulatory mechanisms of nutrition-hormone underlying fruit drop differences and SSR genetic analysis of *Xanthoceras sorbifolium*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(10): 124−136.

Regulatory mechanisms of nutrition-hormone underlying fruit drop differences and SSR genetic analysis of *Xanthoceras sorbifolium*

Liu Aman[1] Ao Yan[1] Wang Li[2] Song Wenjing[1] Xu Ye[1] Zheng Yaqi[1] Yan Ruxue[3]
(1. School of Forestry, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, National Energy R&D Center for Non-food Biomass, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. School of Biomedical Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China;
3. Liaoning Wenguan Industrial Development Company Limited, Chaoyang 122005, Liaoning, China)

Abstract: [**Objective**] To clarify the physiological regulation mechanism of fruit drop and germplasm genetic characteristics of *Xanthoceras sorbifolium*, this study explored the correlation between fruit drop rate

收稿日期: 2025−12−17 **修回日期:** 2026−07−17
基金项目: 国家重点研发计划(2024YFD2201101-6)，北京林业大学科技创新计划项目(2025XJ04)。
第一作者: 刘阿曼。主要研究方向：森林培育。Email：liuaman0203@163.com 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
责任作者: 敖妍，博士生导师，教授。主要研究方向：森林培育。Email：aoyan316@163.com 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

and nutrients as well as endogenous hormones, screened excellent clones with low fruit drop rate, and analyzed germplasm genetic diversity, so as to provide a basis for germplasm innovation and high-yield breeding of *X. sorbifolium*. [**Method**] A total of 22 *X. sorbifolium* clones were used as experimental materials. Observations on fruit drop rate and new shoot growth, and determinations of carbohydrate and endogenous hormone contents in leaves and fruits were conducted during the first fruit drop peak. The correlation and accumulation patterns between each index and fruit drop rate were analyzed. To resolve the intrinsic genetic basis of phenotypic differences among the 22 clones, 20 pairs of SSR primers were adopted to analyze the genetic diversity of tested germplasms. [**Result**] (1) The fruit drop rate of the 22 clones ranged from 39.54% to 81.02%, which could be classified into three groups: low, moderate and high fruit drop rate. Clones 121, 171 and 102 with low fruit drop rate were screened out. The fruit drop rate was extremely significantly positively correlated with new shoot growth, revealing that nutrient competition between shoots and fruits is an important cause of young fruit abscission. (2) For carbohydrates, soluble sugar content followed the order of normal fruit > leaf > abscised fruit, and starch content followed leaf > normal fruit > abscised fruit. The contents of soluble sugar and starch in fruits of low fruit-drop clones were significantly higher than those of high fruit-drop clones, demonstrating higher translocation efficiency of photosynthates to fruits. (3) The contents of IAA, GA_3 and ZT in normal and abscised fruits of low fruit-drop clones were significantly higher than those of high fruit-drop clones, while ABA and JA contents were significantly lower. This indicates that differences in hormone balance among clones constitute an important intrinsic physiological basis for fruit drop differentiation. (4) The average PIC value of the 20 pairs of SSR primers was 0.60, and the tested germplasms possessed abundant genetic diversity, which provides a favorable genetic foundation for screening low fruit-drop elite clones. Nevertheless, the matching degree between fruit drop phenotypic clustering and SSR molecular clustering was low, because fruit drop is a quantitative trait susceptible to environmental regulation. [**Conclusion**] Clones 121, 171 and 102 with low fruit drop rate were identified in this study. Nutrient allocation and endogenous hormone balance act as the key physiological basis regulating the fruit drop level of *X. sorbifolium* clones. The 22 tested germplasms have rich genetic diversity and excellent breeding potential. This study preliminarily elucidated the regulatory mechanisms underlying differences in fruit drop from the two dimensions of physiological traits and genetic background, providing theoretical support for the selection of superior varieties and cultivation management of *X. sorbifolium*.

Key words: *Xanthoceras sorbifolium*; fruit drop; SSR markers; carbohydrates; hormones; genetic diversity; germplasm screening

文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)为无患子科(Sapindaceae)文冠果属(*Xanthoceras*)植物，是中国北方地区特有的优良木本油料树种，兼具较强的耐旱与耐盐碱特性；其种子含油率高，可作为高级食用油和生物柴油的优质原料，木材可以制作高级家具和工艺品等，嫩叶可加工成茶叶，果壳可提取皂苷、活性炭等化工原料，具有较高的生态和经济价值[1−2]。然而，文冠果落果现象严重，已成为制约果实产量提升的主要因素，并由此限制了其种实资源规模化开发与产业化的进程。

树体营养是植物生长发育与生理代谢的核心物质基础。在果实发育时期，营养生长与生殖生长存在着激烈的养分竞争，易导致幼果脱落，此现象普遍见于油茶(*Camellia oleifera*)[3]、苹果(*Malus domestica*)[4]和柑橘(*Citrus reticulata*)[5]等重要经济林树种。碳水化合物作为影响果实发育的关键营养因子，其供应不足可直接引起生理落果[6]。已有研究表明，砂糖橘(*Citrus reticulata* ‘Shatangju’)中碳水化合物含量对于果实的发育具有显著的调控作用[7]；荔枝(*Litchi chinensis*)中碳水化合物缺乏则会导致代谢紊乱，进而加剧果实脱落[8]。在文冠果中，关于树体营养限制对其果实生长发育的影响也有相关研究报道。由于文冠果中幼果发育与抽梢放叶同步进行，养分竞争及碳水化合物匮乏均会导致落果[9−10]。植物内源激素是影响植物果实发育和落果的一种重要信号分子，在植物的开花与结果、成熟与衰老、休眠与萌发、细胞分裂及组织器官分化等方面发挥重要作用[11]。不同激素通过协同或拮抗作用调控植物生长

发育[12]。扁桃(*Prunus dulcis*)[13]、冬枣(*Ziziphus jujuba* 'Dongzao')[14]的幼果和果柄中高赤霉素(gibberellins, GA_3)和生长素(indole-3-acetic acid, IAA)浓度，低脱落酸(abscisic acid, ABA)浓度有利于坐果。张淑文等[15]发现，低落果率杨梅(*Morella rubra*)品种果实和果柄中 GA_3 和 IAA 含量显著高于高落果率品种，ABA 则相反。在对文冠果果实内源激素研究中，吴尚等[16]发现 ABA 与玉米素(zeatin, ZT)共同影响果实的膨大生长，幼果落果受 GA_3、IAA 和 ABA 协同调控。侯瑞丽[10]发现低落果率文冠果品种正常果和脱落果中 GA_3、IAA 和细胞分裂素(cytokinins, CTK)含量均高于高落果率的品种。但现有文冠果落果相关研究多单独从营养或单一内源激素维度开展分析，未系统比较不同落果表型无性系间养分与内源激素的分配差异，缺乏两者协同调控落果的一体化生理解析。

分子标记技术是研究植物遗传多样性的有效工具之一。简单重复序列标记(simple sequence repeats, SSR)因其分布广泛、高多态性、丰富的信息含量、良好的可重复性及共显性标记的特点，已成为植物遗传多样性分析与种质鉴别的常用技术。分子标记能够揭示种质资源在 DNA 水平上的遗传变异，弥补表型性状数据在遗传多样性评估中的不足。尹明宇等[17]调查分析了 517 份樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)种质的生长、形质性状变异，并运用 SSR 标记评价种质资源的遗传多样性。Wang 等[18]明确了 15 个文冠果品种的亲缘关系，并与表型性状结合分析，为文冠果遗传改良提供了依据。申展[19]收集了全国 14 个地区的 143 份文冠果种质资源，基于 32 个表型特征及 23 个 SSR 分子标记对文冠果群体及种质之间的遗传变异进行了系统研究。李思琪等[20]基于荧光毛细管电泳技术，运用 11 对 SSR 引物对 29 个文冠果品种进行了遗传多样性分析。文冠果分布面积广，环境条件复杂，适应性强，这些特点导致了其存在丰富的遗传变异，但截至目前，文冠果落果率的遗传变异特征尚未明确，基于 SSR 标记开展的落果相关遗传多样性研究也较为匮乏。

因此，本试验以具有不同落果率的 22 个文冠果无性系为材料，通过系统测定其果实发育过程中的落果率，枝、叶和果中的养分、内源激素含量，分析各类生理指标与落果率的关联规律，来阐明营养与内源激素协同调控落果差异的生理机理；同时，结合 SSR 分子标记解析 22 份种质资源的遗传多样性。本研究旨在揭示文冠果落果率与营养、内源激素的关联规律，筛选低落果率优良种质，并挖掘不同无性系间的遗传变异。研究结果将从生理调控与种质遗传两个层面系统解析文冠果落果的内在机制，以期为文冠果种质资源的保护、开发和高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地位于辽宁省朝阳市(41°25′N, 120°16′E)，属北温带大陆性季风气候，年平均气温 5.4 ~ 8.7 ℃，年降水量 450 ~ 580 mm，年日照 2 850 ~ 2 950 h，无霜期 120 ~ 155 d。土壤为褐土。试验材料是 2016 年嫁接的 22 个文冠果无性系，其接穗采自当地种植园自然授粉形成的实生树群体中筛选出的已进入盛果期的优良单株，砧木统一选用 1 年生的文冠果实生苗。所有无性系定植于同一试验地块，土肥水管理方式一致，均已进入盛果期，平均树高 3.5 m，平均冠幅 1.2 m × 2.2 m，株行距为 1.5 m × 1.5 m。

1.2 研究方法

1.2.1 落果与新梢生长指标观测

文冠果存在两次落果高峰，第 1 次是果实生长发育初期，大约在花后 10 d，特点是时间短，落果率高达 60%，第 2 次是花后 30 d 左右，持续时间较长，落果较少[21−22]。为明确不同无性系落果水平与营养生长强度的差异，本研究在第 1 次落果高峰开展落果率和新梢生长量观测。每个无性系选取 3 株长势良好、物候期一致的植株，采用定株定枝的方法进行观察记录，分别在样株外围东、南、西、北 4 个方向各选取 1 个当年生结果枝进行挂牌。在末花期即将结束时进行初始果数和新梢初始长度统计，从 5 月 31 日—6 月 8 日隔天观测结果枝上的坐果数和新梢长度，每个结果枝测量 2 个新梢的长度。落果率为初始坐果数与当日调查坐果数的差值与初始坐果数的百分比，新梢生长量为当日新梢长度与新梢初始长度的差值。基于 5 次连续观测的结果，确定第 1 次落果高峰为 6 月 4 日。采用欧氏距离对不同无性系的落果率进行系统聚类分析，以直观比较各无性系间落果率的差异程度并依据落果率特征对供试无性系进行落果类型划分。

1.2.2 碳水化合物与内源激素含量测定

为系统探明源库器官碳水化合物分配、果实内源激素平衡对文冠果落果的调控作用，本研究同步采集叶片(光合源器官)、正常果、脱落果(生殖库器官)3 类组织样品开展测定。于 6 月 4 日第 1 次落果高峰统一取样，每个无性系 3 个正常果、10 个脱落果、10 片嫩叶，3 次重复，经液氮冷冻后置于−80 ℃保存。采用蒽酮比色法[23]测定 3 个部位的可溶性糖和淀粉含量，利用高效液相色谱仪完成正常果和脱

落果中生长素（IAA）、赤霉素（GA_3）、玉米素（ZT）、脱落酸（ABA）、茉莉酸（jasmonic acid，JA）含量的测定[16]。其中 IAA、GA_3、ZT 为促进坐果、维持果实生长的正向调控激素，ABA 与 JA 则会诱导果柄离层形成、加剧幼果脱落，同步测定 5 类激素可完整表征果实内源激素的平衡状态。

1.2.3　相关性分析

为进一步解析文冠果落果差异的生理机制，对落果率、新梢生长量以及不同部位的碳水化合物及内源激素等指标进行 Pearson 相关性分析，并绘制相关性热图。

1.2.4　SSR 分子标记

1.2.4.1　DNA 提取

为解析 22 份无性系不同表型内在的遗传基础，基于叶片样品开展 SSR 分子检测，评价群体遗传变异水平。所用材料为前期采集的嫩叶，用新型植物基因组 DNA 快速提取试剂盒（北京艾德莱生物科技有限公司）提取基因组 DNA。利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量，核酸蛋白荧光定量仪检测 DNA 质量浓度，并稀释成 20 ng/μL 于−20 ℃ 保存备用。

1.2.4.2　SSR 引物及 PCR 扩增

选择前人开发的 23 对文冠果 SSR 引物[24]对其进行筛选，发现其中 3 对引物没有扩增出清晰条带，其余 20 对引物的信息如表 1 所示，普通引物和荧光标记引物均由北京睿博兴科生物技术有限公司合成，在正向引物上加的荧光染料分别为 5′FAM（蓝色）、5′HEX（绿色）、5′TAMRA（黑色）和 5′ROX（红色）。PCR 扩增反应体系为 10 μL，包括 20 ng/μLDNA 模板 1 μL，10 μmol/L 正向引物 0.2 μL，10 μmol/L 反向引物 0.2 μL，RR901Amix 5 μL（TaKaRa，Bio），其余用 ddH_2O 补齐。PCR 扩增反应程序为 94 ℃ 预变性 3 min；94 ℃ 变性 30 s，55 ℃ 退火 30 s，72 ℃ 延伸 1 min，循环 35 次；72 ℃ 延伸 10 min，4 ℃ 保存。PCR 产物先进行琼脂糖电泳，对检测合格的产物进行毛细管电泳检测，由北京睿博兴科生物技术有限公司进行，获取各引物扩增片段的原始峰图数据。

1.2.4.3　遗传多样性分析

针对 SSR 毛细管电泳原始峰图数据，先利用 GenemarkerV2.2.0 对其进行统计和校正，读出片段大小。根据每个引物对每个样品扩增后在目标条带处有无峰转化成 0/1 格式的二元矩阵。使用 DataFormater 软件对数据进行转换，利用 Popgen32 软件计算等位基因数（Na）、有效等位基因数（Ne）、Shannon's 遗传信息指数（*I*）；用 Powermaker V3.25 软件计算多态性信息指数（PIC），借助 Ntsys2.10e 软件计算遗传相似系数，绘制遗传相似系数热图，并开展聚类分析，绘制聚类图。

表 1　20 对引物信息

Tab. 1　Information about 20 pairs of SSR primers

序号	引物名称	5′ 标记荧光
1	QXH002	5′FAM
2	QBLB51	5′HEX
3	QBRS192	5′TAMRA
4	QXH323	5′ROX
5	QXH049	5′FAM
6	QXHS371	5′HEX
7	QXR343	5′TAMRA
8	QBRB203	5′ROX
9	QXH177	5′FAM
10	QXH262	5′HEX
11	QXH083	5′TAMRA
12	QBLB62	5′ROX
13	QXH197	5′FAM
14	QBLB58	5′HEX
15	QXH643	5′TAMRA
16	QXR634	5′ROX
17	QXH365	5′FAM
18	QXH282	5′HEX
19	QXH120	5′TAMRA
20	QBLB65	5′ROX

1.3　统计分析

采用 Microsoft Excel 完成生长与生理指标基础数据整理，借助 SPSS 27 开展单因素方差分析（one-way ANOVA）与 Duncan 多重比较，利用 Origin 2022 进行图片绘制与处理。

2　结果与分析

2.1　不同无性系落果率和新梢生长量差异

22 个文冠果无性系第 1 次落果高峰落果率（表 2）表明，落果率变化在 39.54% ~ 81.02%，其中无性系 119、10、8、155 的落果率显著高于无性系 121、171、102。聚类分析（图 1）显示：当欧式距离为 4 时，可将全部 22 个无性系分为低、中、高落果率 3 类，低落果率无性系有 3 个（无性系 121、171、102），中等落果率有 12 个，高落果率有 7 个。

22 个文冠果无性系在第 1 次落果高峰的新梢生长能力差异明显，生长量变化范围达 1.97 ~ 12.63 cm，整体变化程度较高，其中 10、119、8 号的新梢生长量显著大于 121、171、102 号（表 3）。新梢生长旺盛的无性系多表现为高落果特征，反映梢果营养竞争

表 2 不同无性系第 1 次落果高峰的落果率

Tab. 2 Fruit drop rate of different clones at the first fruit drop peak

无性系编号	落果率/%
121	39.54 ± 10.24d
171	39.88 ± 12.08d
102	44.99 ± 2.96cd
192	55.97 ± 16.75bcd
14	59.80 ± 14.03abcd
16	61.07 ± 21.63abcd
15	61.54 ± 15.98abcd
11	61.81 ± 7.71abcd
58	64.37 ± 28.62abc
32	65.65 ± 7.48abc
28	66.53 ± 14.48abc
20	68.47 ± 3.05ab
66	69.32 ± 3.71ab
15B	69.79 ± 4.13ab
183	71.30 ± 3.16ab
163	72.68 ± 11.15ab
119	73.89 ± 10.18ab
13	74.08 ± 4.86ab
10	76.50 ± 5.97ab
14B	76.64 ± 8.82ab
8	78.33 ± 2.21ab
155	81.02 ± 3.04a

注：不同小写字母表示差异显著（$p < 0.05$）。下同。

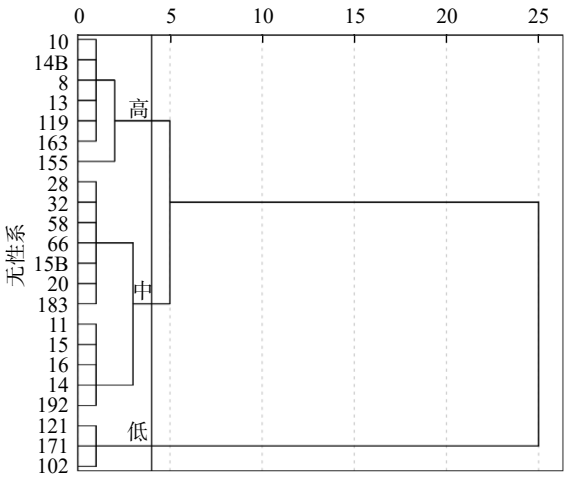


图 1 不同无性系落果率聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of fruit drop rate among different clones

与文冠果幼果脱落密切相关。

2.2 不同无性系叶、果的碳水化合物含量差异

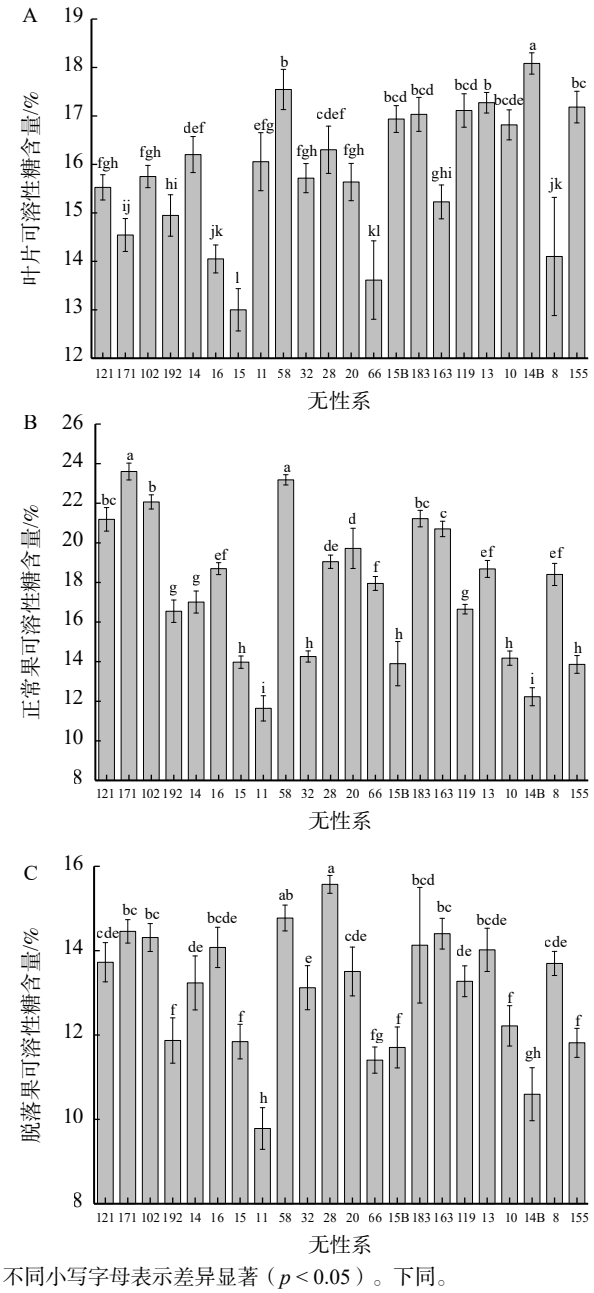
第 1 次落果高峰的各无性系叶片、正常果和脱落果的可溶性糖含量存在一定差异，整体表现为“正常果 > 叶片 > 脱落果”的积累规律（图 2）。叶片可溶性糖含量变化在 13.00% ~ 18.08%，其中低落果率的 102、121、171 号无性系叶片可溶性糖含量都是显著低于 10、155 等高落果率无性系（图 2A）。正常果、脱落果可溶性糖含量变化范围分别为 11.64% ~ 23.60%、9.78% ~ 15.57%，其中低落果率的 102、121、171 号无性系的正常果、脱落果可溶性糖含量都是显著高于 10、155 等高落果率无性系（图 2B，2C）。该结果体现出不同无性系源库间碳水化合物转运效率存在明显分化：高落果类型叶片可溶性糖积累多，但向果实库器官输送不足。

表 3 不同无性系第 1 次落果高峰的新梢生长量

Tab. 3 Shoot growth of different clones at the first fruit drop peak

无性系编号	新梢生长量/cm
121	1.97 ± 0.95d
171	3.67 ± 2.03cd
102	4.20 ± 1.22cd
183	4.67 ± 1.72cd
20	5.03 ± 0.65cd
14	5.50 ± 3.67cd
16	5.50 ± 2.05cd
58	5.77 ± 3.14bcd
28	6.47 ± 2.07bcd
32	6.50 ± 1.82bcd
15B	6.53 ± 3.32bcd
14B	7.40 ± 3.97bc
163	7.43 ± 1.12bc
192	7.47 ± 0.38bc
11	7.63 ± 3.48bc
15	7.67 ± 1.54bc
155	7.77 ± 2.39bc
13	8.23 ± 2.57bc
66	8.33 ± 2.37bc
8	10.23 ± 3.20ab
10	12.60 ± 0.61a
119	12.63 ± 2.65a

22 个文冠果无性系间叶片、正常果和脱落果的淀粉含量存在一定差异，整体表现为“叶片 > 正常果 > 脱落果”的积累规律（图 3）。叶片淀粉含量变化在 11.43% ~ 15.70%，其中 102、121、171 号低落果率无性系叶片的淀粉含量都显著低于 10、155 等高落果率无性系（图 3A）。正常果、脱落果淀粉含量变化分别在 10.01% ~ 14.57%、9.08% ~ 12.30%，其中低落果率 102、121、171 号无性系的正常果、脱落果



不同小写字母表示差异显著（$p < 0.05$）。下同。

图 2　不同无性系第 1 次落果高峰叶(A)、正常果(B)、脱落果(C)的可溶性糖含量

Fig. 2　Soluble sugar content in leaves (A), normal fruits (B), and abscised fruits (C) of different clones at the first fruit drop peak

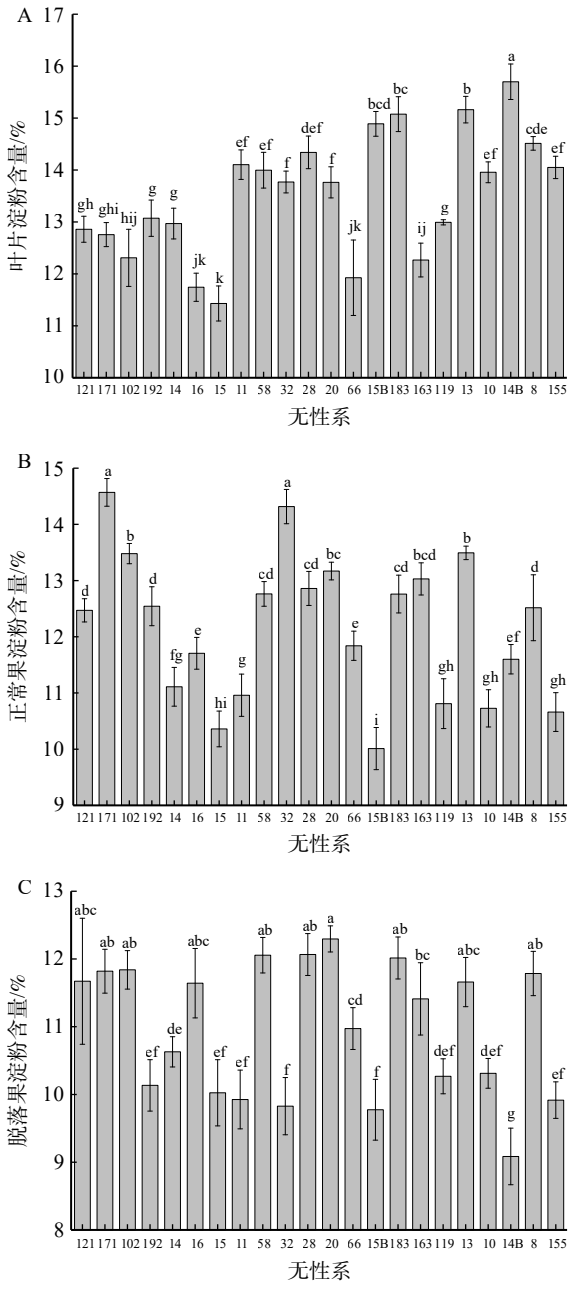


图 3　不同无性系第 1 次落果高峰叶(A)、正常果(B)、脱落果(C)的淀粉含量

Fig. 3　Starch content in leaves (A), normal fruits (B), and abscised fruits (C) of different clones at the first fruit drop peak

淀粉含量都是显著高于 10、155 等高落果率无性系（图 3B，3C）。表明高落果率无性系叶片淀粉大量积累，向果实库器官转运储备碳水的能力偏弱。

2.3　不同无性系果实的内源激素含量差异

第 1 次落果高峰时不同文冠果无性系的正常果和脱落果中 IAA、GA_3、ZT、ABA 及 JA 含量如图 4 ~ 8 所示。不同无性系的 IAA、GA_3、ZT 含量整体呈现正常果 > 脱落果的趋势，且 102、121、171 等低落果率无性系的含量均显著大于 10、155 等高落果率无性系。不同无性系的 ABA、JA 含量整体呈现正常果 < 脱落果的趋势，且低落果率的 102、121、171 等无性系的含量均显著小于高落果率的 10、155 等无性系。结果表明，IAA、GA_3、ZT 这 3 种促进坐果类激素与 ABA、JA 这 2 种脱落诱导激素在果实内的积累水平存在明显分化，2 类激素的平衡状态与文冠果幼果脱落特征密切相关。

2.4　不同生理指标的相关性分析

相关性分析（图 9）显示：不同无性系的落果率与新梢生长量呈极显著正相关，说明新梢营养生长过旺会加剧幼果脱落，本质是新梢与果实存在激烈的养分竞争；在碳水化合物层面，落果率与叶片可溶性糖、淀粉含量呈显著正相关，与正常果的可溶性糖、

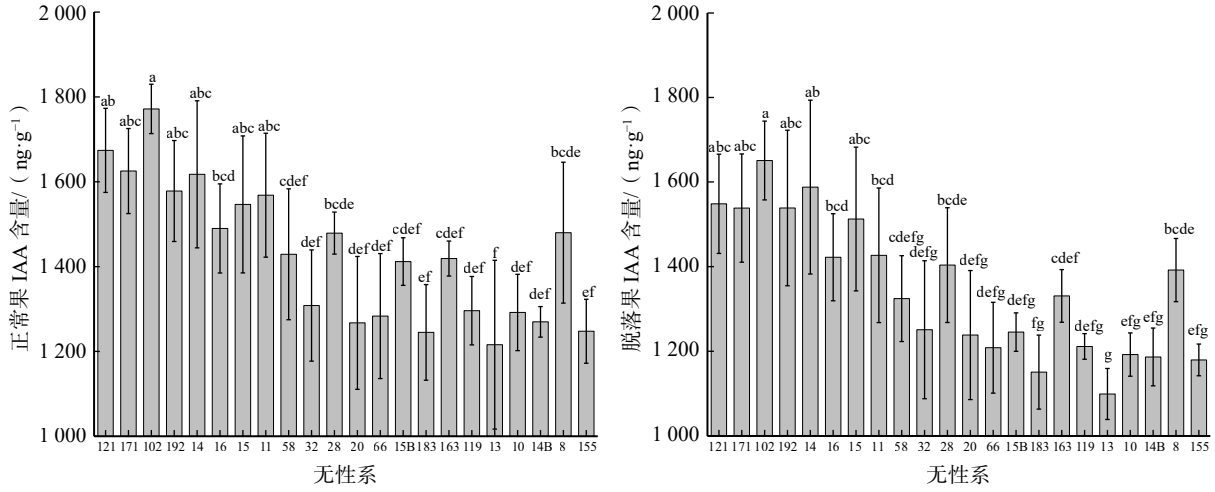


图 4 不同无性系第 1 次落果高峰正常果和脱落果的 IAA 含量

Fig. 4 IAA content in normal fruits and abscised fruits of different clones at the first fruit drop peak

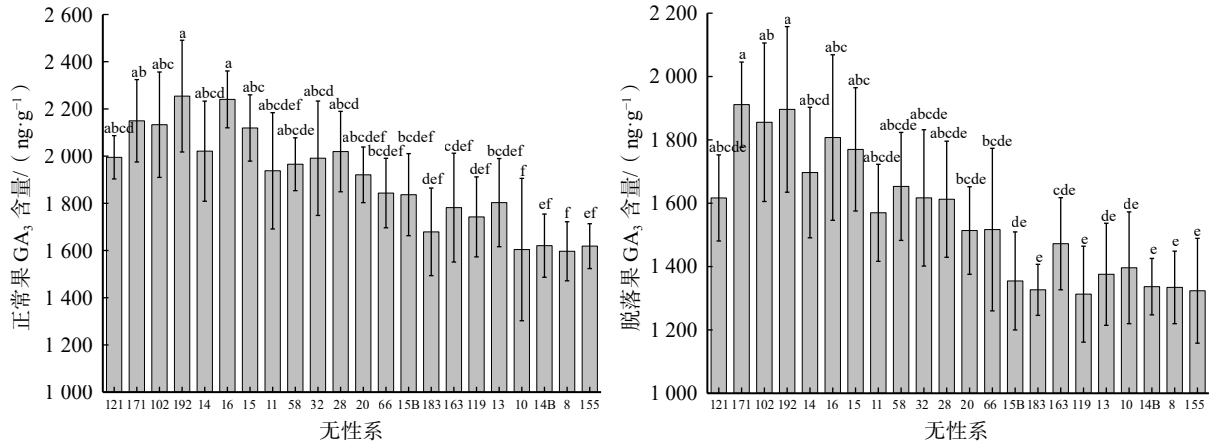


图 5 不同无性系第 1 次落果高峰正常果和脱落果的 GA_3 含量

Fig. 5 GA_3 content in normal fruits and abscised fruits of different clones at the first fruit drop peak

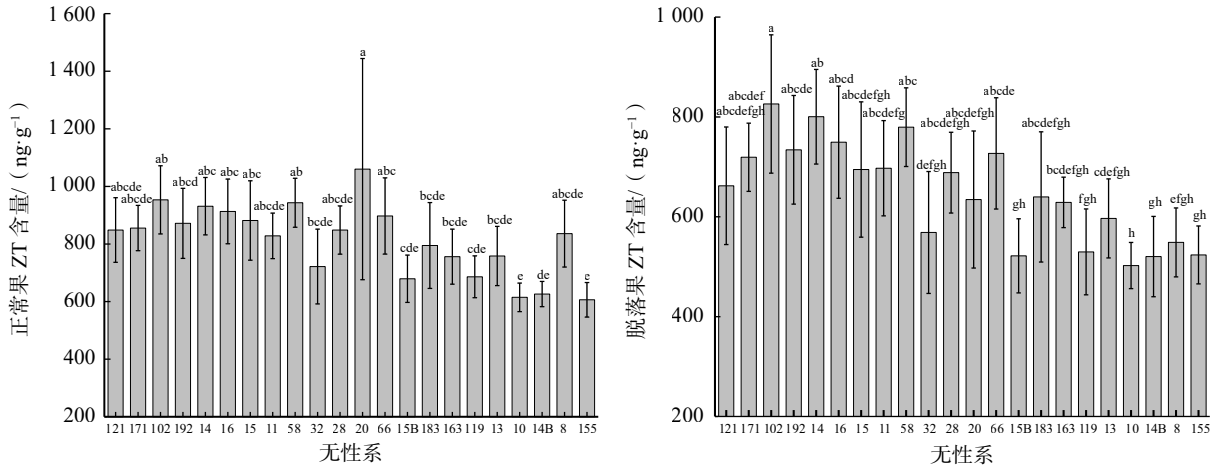


图 6 不同无性系第 1 次落果高峰正常果和脱落果的 ZT 含量

Fig. 6 ZT content in normal fruits and abscised fruits of different clones at the first fruit drop peak

淀粉含量呈显著负相关，反映出碳水化合物在源器官（叶片）与库器官（果实）之间的分配差异与落果密切相关；内源激素层面，落果率与正常果和脱落果的 ZT、GA_3、IAA 含量均呈显著负相关，与两类果实的 ABA、JA 含量呈显著正相关，体现了内源激素之间的平衡关系对调控文冠果落果有重要作用。综合相关性结果，推测养分分配与内源激素比例失衡是引起 22 个无性系落果差异的关键生理因素。

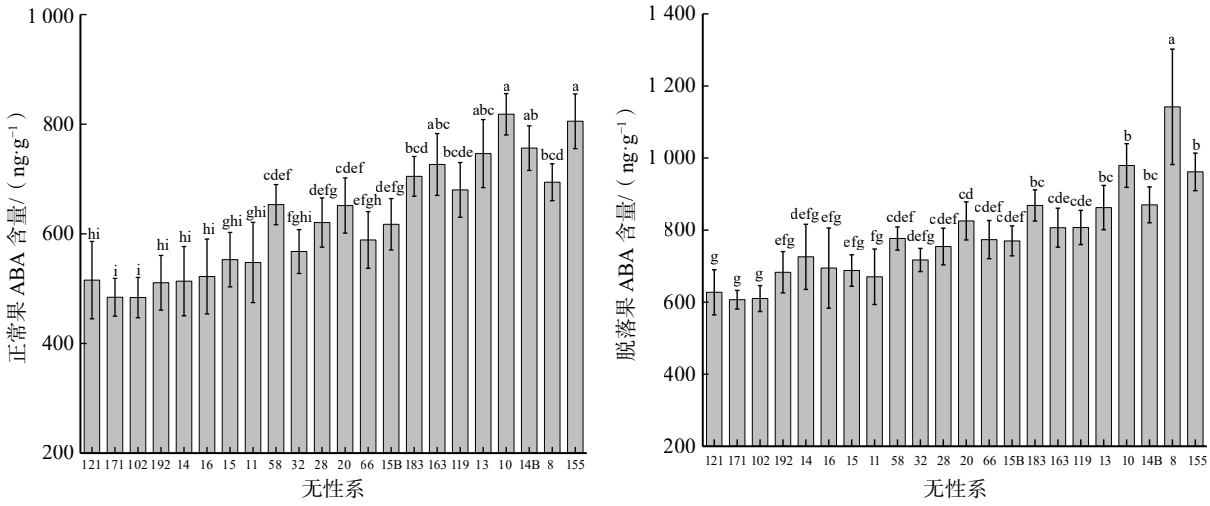


图 7　不同无性系第 1 次落果高峰正常果和脱落果的 ABA 含量

Fig. 7　ABA content in normal fruits and abscised fruits of different clones at the first fruit drop peak

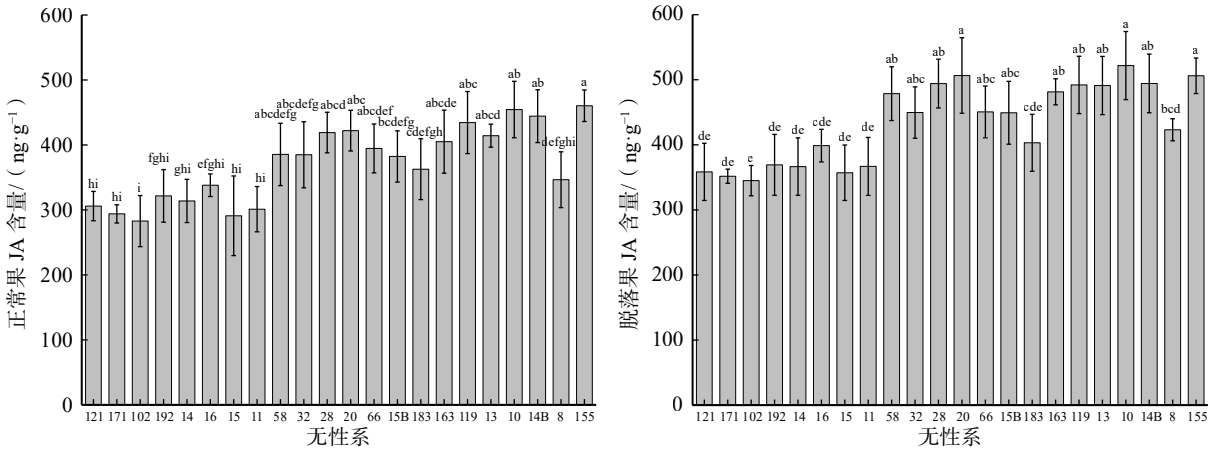


图 8　不同无性系第 1 次落果高峰正常果和脱落果的 JA 含量

Fig. 8　JA content in normal fruits and abscised fruits of different clones at the first fruit drop peak

2.5　遗传多样性分析

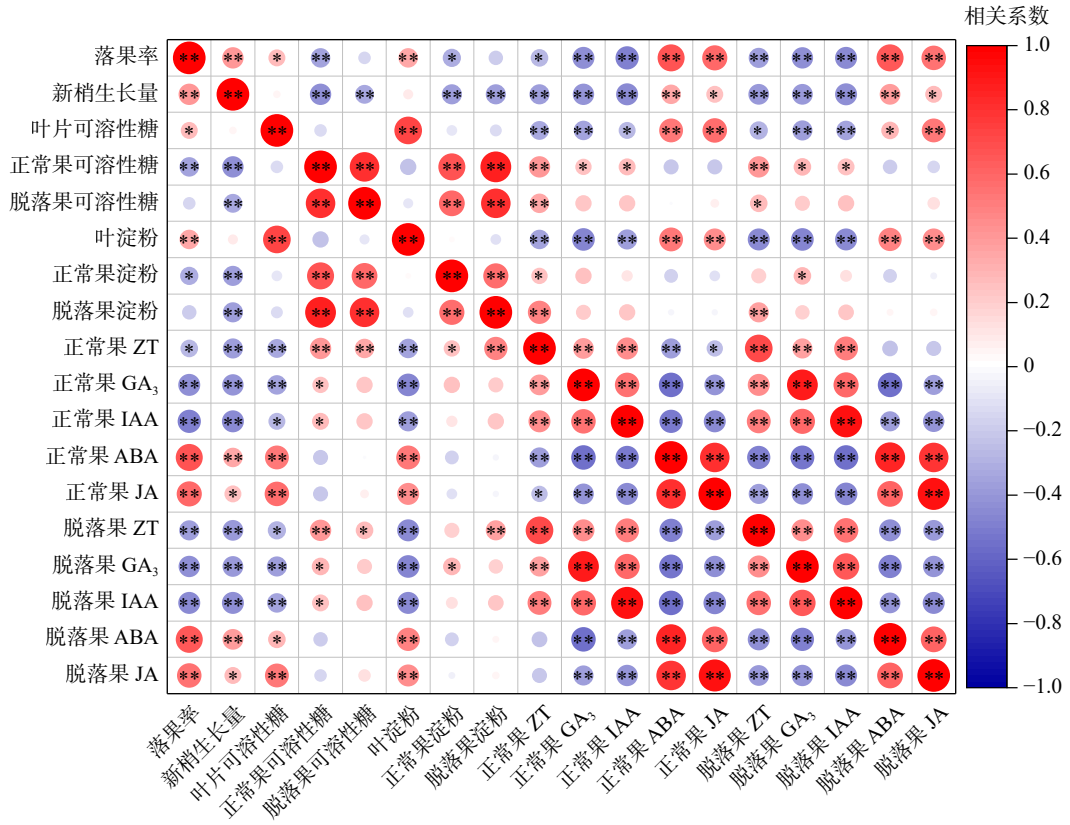
2.5.1　SSR 引物多态性分析

前文已经明确不同无性系存在显著的落果表型与生理差异，为进一步解析供试群体的遗传背景，利用筛选获得的 20 对 SSR 引物对 22 个文冠果无性系进行多态性分析（表 4）。不同位点共检测到 96 个等位基因，每个位点 Na 范围为 2（QBLB62）～ 9（QXH323），均值为 4.80; Ne 范围为 1.98（QBLB62）～ 5.20（QXH323），均值为 3.14；*I* 范围为 1.72（QXH083）～ 0.49（QXH049），均值为 1.15; Nei 范围为 0.34（QBRS192）～ 0.81（QXH323），均值为 0.65。较高的 Na、Ne、*I* 和 Nei 指数共同说明，试验所用 22 份文冠果无性系遗传变异丰富，种质间遗传差异较大。

PIC 直接反映了分子标记的多态信息量，当 PIC 大于 0.5 代表所测到的基因座包含高度多态性信息，当介于 0.25 ～ 0.50 之间时，表示包含中度多态性信息。在本研究中，不同位点 PIC 范围为 0.37（QBLB62）～ 0.79（QXH323），平均为 0.60。可以看出，QXH323 为群体多态性最高的位点，拥有高水平的遗传变异，可作为后续文冠果种质鉴定、遗传多样性分析的核心标记位点。整体来看，供试种质具备丰富的遗传多样性，这为不同无性系落果差异提供了潜在的遗传背景。

2.5.2　遗传相似性分析

利用 Nei 的方法计算 22 个文冠果无性系的遗传相似系数，共获得 231 个遗传相似系数，平均为 0.65（图 10）。其中，有 219 个遗传相似系数在 0.2 ～ 0.6 之间，占全部数据的 94.81%，遗传相似系数在 0.6 以上有 12 个，仅占全部数据的 5.19%，多数无性系间遗传相似系数偏低，说明供试群体整体遗传分化程度较高，种质间遗传背景差异较大；少量材料相似系数偏高，反映出少部分无性系亲缘关系较近。其中 14B 与 14 号无性系之间遗传相似系数较大（0.983），说明彼此间遗传距离较小，亲缘关系较近。15B 与 10 号无性系之间的遗传相似系数为 1，没有



*、** 分别表示在 0.05、0.01 水平上显著相关。

图 9 不同生理指标的相关性分析

Fig. 9 Correlation analysis of different physiological indicators

表 4 20 对 SSR 引物在 22 个文冠果无性系的遗传多样性信息

Tab. 4 Genetic diversity information of 22 *X. sorbifolium* clones based on 20 pairs of SSR primers

位点	等位基因数(Na)	有效等位基因数(Ne)	Shannon's信息指数(*I*)	遗传多样性指数(Nei)	多态性信息含量(PIC)
QXH002	3	2.85	1.07	0.65	0.57
QBLB51	5	3.15	1.27	0.69	0.62
QBRS192	3	1.51	0.62	0.34	0.30
QXH323	9	5.20	0.93	0.81	0.79
QXH049	5	4.10	0.49	0.76	0.72
QXHS371	4	2.30	1.02	0.57	0.51
QXR343	4	2.80	1.19	0.67	0.63
QBRB203	4	2.98	1.24	0.67	0.62
QXH177	6	2.17	1.17	0.54	0.52
QXH262	4	3.41	1.29	0.73	0.68
QXH083	7	4.77	1.72	0.79	0.76
QBLB62	2	1.98	0.69	0.50	0.37
QXH197	3	2.11	0.88	0.57	0.51
QBLB58	6	2.01	1.03	0.51	0.48
QXH643	5	3.05	1.31	0.67	0.63
QXR634	5	4.4	1.53	0.77	0.73
QXH365	5	3.03	1.31	0.67	0.63
QXH282	5	4.02	1.49	0.75	0.71
QXH120	5	2.73	1.23	0.63	0.59
QBLB65	6	4.12	1.56	0.76	0.72
均值	4.80	3.14	1.15	0.65	0.60

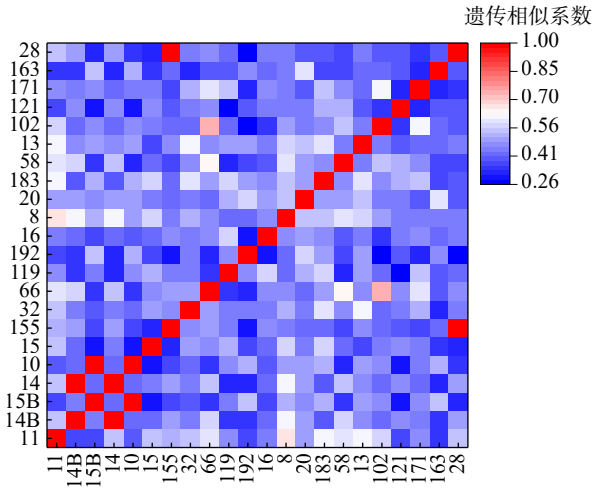


图 10　22 个文冠果无性系遗传相似系数热图

Fig. 10　Heatmap of genetic similarity coefficients among 22 *X. sorbifolium* clones

被完全区分，可能是因为其遗传背景相似，20 个 SSR 标记并未检测到品种间的差异位点。以上遗传分化特征为进一步结合无性系落果表型解析落果差异的遗传基础提供了依据。

2.5.3　聚类分析

基于遗传相似系数，利用非加权数据分析法(UPGMA)对 22 个文冠果无性系构建聚类图(图 11)。在相似系数为 0.44 处，可将 22 个无性系分为 3 类，其中第 I 类包含 13 个无性系，第 II 类包含 4 个无性系，第III类包含 5 个无性系。对比前文按照落果率划分的低、中、高落果表型分组结果，基于 SSR 分子标记的遗传聚类与表型聚类一致性不高，说明无性系落果差异不能单纯依靠亲缘关系解释，文冠果落果性状是遗传背景与生理代谢共同调控的结果。

3　讨　　论

文冠果是我国北方特色木本油料树种，兼具突出经济与生态价值，但幼果大量脱落是制约其规模化丰产的核心瓶颈。现有相关研究多单独从营养或单一激素维度解析落果现象，缺乏从营养生长到源库分配再到多内源激素的一体化生理解析；同时现有文冠果种质评价多单独开展分子检测，缺少落果表型背后的遗传背景分析。针对上述研究空白，本研究以 22 个文冠果无性系为材料，在第 1 次养分竞争最激烈的落果高峰同步开展落果率和新梢生长观测、多器官营养与多内源激素定量检测、SSR 遗传多样性分析，从生理调控、种质遗传两个层面系统解析无性系落果成因。

3.1　梢果养分竞争是诱导文冠果落果的首要表型诱因

本研究中将 22 个无性系分为低、中、高落果率 3 类，筛选出 121、171、102 等低落果率优良无性系，发现低落果率的无性系新梢生长量少，高落果率无性系新梢生长量多，两者呈极显著正相关，表明新梢生长与果实竞争养分，影响文冠果果实发育。果实作为异养器官，其营养依赖叶片、新梢等光合器官供应[25−26]。果实获取营养的能力主要取决于其库强，但新梢是一个强大的代谢库，在与果实的营养竞争中处于优势地位[27−28]。油茶[29]、极早熟杏(*Prunus armeniaca*)[30]、油棕(*Elaeis guineensis*)[31]和荔枝[32]等研究表明，在前期新梢快速生长与果实生长期间营养竞争激烈造成大量落果，与本研究结果一致。因此，文冠果栽培生产中可通过疏枝修剪改善树体营养状况，提高坐果率。

3.2　源库碳水失衡、内源激素紊乱驱动无性系落果差异

碳水化合物是植物生命活动包括果实生长发育

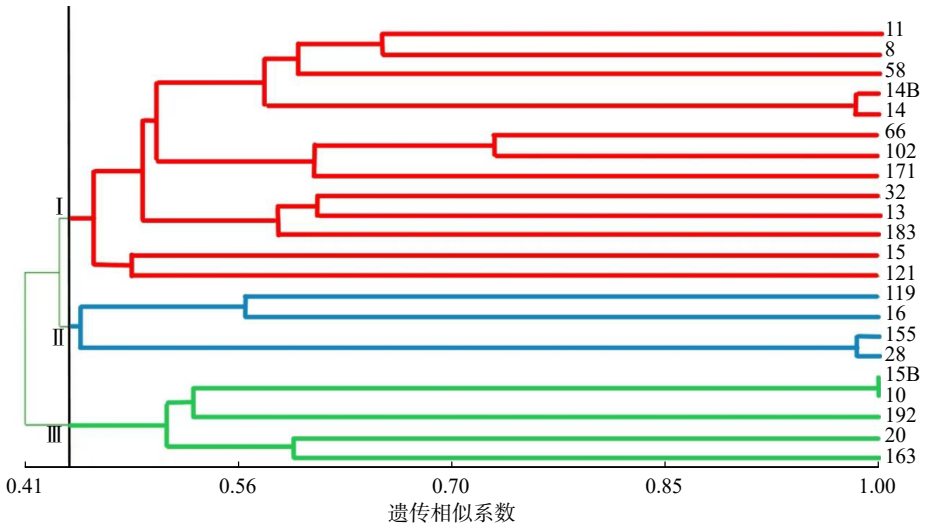


图 11　22 个文冠果无性系聚类

Fig. 11　Cluster analysis of 22 *X. sorbifolium* clones

的基础，营养不良是生理落果的重要原因。本研究发现，可溶性糖表现为正常果 > 叶片 > 脱落果，淀粉表现为叶片 > 正常果 > 脱落果的规律，且低落果率文冠果无性系的正常果和脱落果的可溶性糖和淀粉含量都显著高于高落果率无性系，但其叶片中二者含量低于高落果率无性系。这一差异表明，低落果率果实获得的碳水化合物多，库力强；同时，叶片作为光合产物合成的源，其光合作用产生的养分能通过结果枝及时、高效地供应给果实。反观高落果率无性系，其源叶中碳水化合物输出受阻，导致果实养分供应不足诱发脱落，说明低落果率无性系同化产物的利用和运输的效率可能是高于高落果率的。与高落果率无性系相比，低落果率无性系果实内可溶性糖含量相对较高，这一结果也印证了潘瑞炽等[33]的研究结果，糖类含量高的叶片和果实不易脱落，含量低则易脱落。

内源激素是植物器官脱落的关键调节因子，ABA、JA、ETH 在植物器官脱落过程中起着促进作用，而 IAA、GA_3 以及 ZT 抑制器官脱落[34−35]。本研究中，低落果率文冠果无性系的正常果和脱落果中 IAA、GA_3、ZT 含量显著大于高落果率无性系，而低落果率文冠果无性系的正常果和脱落果中 ABA、JA 显著小于高落果率无性系，说明生长促进物质 IAA、GA_3、ZT 的增多和生长抑制物质 ABA、JA 的减少，有利于果实的正常发育和坐果，反之，IAA、GA_3、ZT 含量下降而 ABA、JA 含量升高，则容易导致果实脱落。这一差异揭示了文冠果低落果率无性系通过维持果实中脱落抑制类激素高积累、脱落促进类激素低积累的稳态，可有效调控文冠果落果进程。

3.3 遗传多样性分析

研究物种的遗传多样性、了解种质间亲缘关系，可为育种和种质资源管理提供支撑。文冠果由于广泛的分布范围、较强的适应能力，长期的异花授粉，具有丰富的变异和多样性[36]。本研究利用 20 对 SSR 引物开展群体遗传多样性解析，22 个文冠果无性系 Na、Ne 均值分别为 4.75、3.14，Na 与 Ne 存在明显差值，反映等位基因在试验群体内分布不均衡；*I* 平均值为 1.25，低于德永军等[37]测得的 1.96，推测差异来源于 SSR 标记数量选择以及供试种质遗传背景的区别。PIC 是评价标记多态水平的核心指标，PIC > 0.5 代表高度多态位点，本研究位点平均 PIC 为 0.60，同时群体遗传相似系数均值为 0.65，94.81% 的相似系数低于 0.6，综合证明 22 份无性系具备较高的遗传多样性，这为文冠果低落果优良无性系筛选提供良好遗传基础。

本研究分别基于落果表型与 SSR 分子数据开展聚类分析，发现表型聚类分组和 SSR 聚类结果一致性并不高。类似现象在多种作物中已有报道，吴丽艳等[38]对茄子（*Solanum melongena*）种质资源分别进行了 SSR 和农艺性状的聚类，但 SSR 聚类结果与农艺性状的聚类结果一致性不高；刘洪等[39]认为目前分子标记与形态学性状之间尚不具备足够的相关性，这些结论与本研究结果基本一致。这可能是因为落果率是典型的数量性状，易受环境等外界因素的影响而存在差异；而且，文冠果无性系在长期的进化过程中，表型性状发生了较大的差异，但这些差异很可能只是 DNA 上小部分序列的改变，分子标记不能完全捕获到[37]。

3.4 研究展望

本研究从 22 个无性系中筛选出 121、171、102 这 3 份低落果优良无性系，发现碳水化合物、内源激素相关生理指标可用于文冠果优良种质的初步筛选，同时结合 SSR 标记解析群体遗传特征，进一步明确了落果表型与分子聚类的匹配规律。研究结果为文冠果低落果无性系筛选以及保果栽培措施优化提供了种质资源与遗传背景层面的参考依据。但是，本研究样品仅来源于同一地理区域的实生群体，缺乏不同种源的广泛代表性，且仅使用中性 SSR 标记，可能在一定程度上限制了遗传多样性分析的全面性与结论普适性。未来可收集不同地理种源种质，扩大试验群体，并结合全基因组关联分析（GWAS）和多组学技术挖掘落果关键调控基因，深入解析其分子遗传调控机理；同时开展多年多点表型鉴定、生理指标测定及栽培试验，以进一步完善文冠果稳产配套栽培技术体系。

4 结　　论

本研究针对文冠果生理落果严重制约产业发展的核心问题，以 22 个文冠果无性系为材料，在第 1 次落果高峰开展了落果率和新梢生长量观测、叶片与果实碳水化合物及内源激素定量测定，并采用 20 对 SSR 标记解析群体遗传多样性，从生理调控与种质遗传双层维度系统解析无性系落果内在规律。主要结论如下。

（1）22 个文冠果无性系落果率差异明显，可划分为低、中、高落果 3 类，筛选出 121、171、102 这 3 份低落果无性系；落果率与新梢生长量呈极显著正相关，新梢与幼果间激烈的养分竞争是诱发文冠果早期大量落果的重要表型诱因。

（2）可溶性糖表现为正常果 > 叶片 > 脱落果，淀粉表现为叶片 > 正常果 > 脱落果的规律，低落果无

性系果实碳水积累量更高，叶片碳水滞留更少，光合产物向果实转运效率更强。

（3）果实内源激素含量直接影响文冠果落果水平，低落果无性系正常果、脱落果中 IAA、GA_3、ZT 含量显著更高，ABA、JA 含量显著更低；落果率与促生长激素显著负相关、与促脱落激素显著正相关，说明不同无性系间激素平衡状态的差异是造成落果差异的重要内在生理基础。

（4）22 个文冠果无性系具有丰富的遗传多样性，20 对 SSR 引物平均 PIC 为 0.60；基于落果率的表型聚类与 SSR 分子聚类匹配度较低，根源在于落果为受环境调控的多基因数量性状，SSR 标记难以完全捕获控制落果的功能遗传变异。

参 考 文 献

[1] Yuan C J, Yan R, Wang B X, et al. The importance of yellowhorn (*Xanthoceras sorbifolia*) for restoration of arid habitats and production of bioactive seed oils [J]. Ecological Engineering, 2017, 99: 504−512.

[2] Zang E, Qiu B, Chen N, et al. *Xanthoceras sorbifolium* Bunge: a review on botany, phytochemistry, pharmacology, and applications [J]. Frontiers in Pharmacology, 2021, 12: 708549.

[3] 廖志鹏, 邹中华, 胡冬南, 等. 环割时间和弧度对盛果期油茶树体营养分配及结实的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(5): 1244−1255.
Liao Z P, Zou Z H, Hu D N, et al. Effects of ring-cutting time and arc on nutrient allocation and fruiting of *Camellia oleifera* trees in full-fruiting season [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(5): 1244−1255.

[4] Eccher G, Botton A, Dimauro M, et al. Early induction of apple fruitlet abscission is characterized by an increase of both isoprene emission and abscisic acid content [J]. Plant Physiology, 2013, 161(4): 1952−1969.

[5] Iglesias D J, Tadeo F R, Primo-Millo E, et al. Carbohydrate and ethylene levels related to fruitlet drop through abscission zone A in citrus [J]. Trees, 2006, 20(3): 348−355.

[6] 许培磊, 韩先焱, 李昌禹, 等. 果树落花落果机制研究进展 [J]. 特产研究, 2018, 40(4): 82−91.
Xu P L, Han X Y, Li C Y, et al. Overview of flower and fruit drop mechanism of fruit trees [J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 2018, 40(4): 82−91.

[7] 黄永敬, 马培恰, 吴文, 等. 砂糖橘夏梢生长对果实糖代谢及脱落的影响 [J]. 园艺学报, 2013, 40(10): 1869−1876.
Huang Y J, Ma P Q, Wu W, et al. Effects of summer shoot growth on sugar metabolism and abscission of fruitlet in ‘Shatangju’ mandarin [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(10): 1869−1876.

[8] Li C, Wang Y, Huang X, et al. An improved fruit transcriptome and the identification of the candidate genes involved in fruit abscission induced by carbohydrate stress in litchi [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 439.

[9] 盛德策, 丰庆荣, 李凤兰, 等. 文冠果授粉习性和果实发育规律的研究 [J]. 辽宁林业科技, 2010(4): 1−4 + 58.
Sheng D C, Feng Q R, Li F L, et al. Pollination characteristics and fruit development law of *Xanthoceras sorbifolia* [J]. Journal of Liaoning Forestry Science & Technology, 2010(4): 1−4 + 58.

[10] 侯瑞丽. 文冠果落果影响因素和成因机理研究 [D]. 太谷：山西农业大学, 2021.
Hou R L. Study on influencing factors and formation mechanism of the *Xanthoceras sorbifolium* Bunge fruit abscission[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2021.

[11] Weyers J D B, Paterson N W. Plant hormones and the control of physiological processes [J]. New Phytologist, 2001, 152(3): 375−407.

[12] Cheng X, Ruyter-Spira C, Bouwmeester H. The interaction between strigolactones and other plant hormones in the regulation of plant development [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 199.

[13] 杨波, 车玉红, 郭春苗, 等. 扁桃生理落果期不同组织激素浓度的动态变化及其对落果的影响 [J]. 西北植物学报, 2015, 35(1): 118−124.
Yang B, Che Y H, Guo C M, et al. Dynamic change of hormone in the different tissue of almond during physiological fruit drop and its effect on fruit drop [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(1): 118−124.

[14] 贾晓梅, 张保石, 温陟良. 冬枣果实内源激素水平对其坐果的影响 [J]. 中国果树, 2010(4): 16−18.
Jia X M, Zhang B S, Wen Z L. Effects of endogenous hormones levels in winter jujube (*Ziziphus jujuba* Mill. cv. Dongzao) fruits on fruit set [J]. China Fruits, 2010(4): 16−18.

[15] 张淑文, 梁森苗, 郑锡良, 等. 杨梅果实发育过程中内源激素的变化与采前落果的关系 [J]. 植物生理学报, 2019, 55(8): 1267−1275.
Zhang S W, Liang S M, Zheng X L, et al. The relationship between changes of endogenous hormones and pre-harvest fruit dropping of Chinese bayberry during fruit development [J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(8): 1267−1275.

[16] 吴尚, 马履一, 段劼, 等. 文冠果花期和果期内源激素的动态变化规律 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2017, 45(4): 111−118.
Wu S, Ma L Y, Duan J, et al. Changes of endogenous hormones in *Xanthoceras sorbifolium* Bunge at florescence and fruit periods [J]. Journal of Northwest A& F University (Natural Science Edition), 2017, 45(4): 111−118.

[17] 尹明宇, 吴波, 乌云塔娜, 等. 基于表型性状和 SSR 标记的樟子松核心种质构建 [J]. 中南林业科技大学学报, 2025, 45(6): 182−190.
Yin M Y, Wu B, Wuyuntana, et al. Construction of a core collection of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* based on phenotypic traits and SSR markers [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2025, 45(6): 182−190.

[18] Wang Y L, Zhu L Z, Li Y. Genetic relationships among 15 *Xanthoceras sorbifolium* cultivars using SSR markers and phenotypic traits [J]. Journal of Animal & Plant Sciences, 2023, 33(2): 357−366.

[19] 申展. 基于形态学特性和 SSR 分子标记的文冠果种质资源评价与选优研究 [D]. 北京林业大学, 2017.

Shen Z. Valuation and selection of *Xanthoceras sorbifolium* Bunge germplasm by morphology characteristics and SSR markers[D]. Beijing Forestry University, 2017.

[20] 李思琪, 张文臣, 杨柳, 等. 基于 SSR 标记的文冠果遗传多样性分析及指纹图谱构建 [J]. 生物技术通报, 2024, 40(5): 74−83.
Li S Q, Zhang W C, Yang L, et al. Genetic diversity analysis and DNA fingerprint construction based on SSR markers for *Xanthoceras sorbifolia* [J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(5): 74−83.

[21] 柴春山, 芦娟, 蔡国军, 等. 文冠果人工种群的果实发育与落花落果特性研究 [J]. 植物研究, 2012, 32(1): 110−114.
Chai C S, Lu J, Cai G J, et al. Characteristics of fruit development and flower and fruit drops of artificial population of *Xanthoceras sorbifolia* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2012, 32(1): 110−114.

[22] 张燕, 郭晋平, 张芸香. 文冠果落花落果成因及保花保果技术研究进展 [J]. 经济林研究, 2012, 30(4): 180−184.
Zhang Y, Guo J P, Zhang Y X. Advances in research on drop causes and retention techniques in *Xanthoceras sorbifolia* [J]. Nonwood Forest Research, 2012, 30(4): 180−184.

[23] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
Li X F, Zhang Z L. Experimental Guide to Plant Physiology[M]. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2016.

[24] Bi Q X, Guan W B. Isolation and characterisation of polymorphic genomic SSRs markers for the endangered tree *Xanthoceras sorbifolium* Bunge [J]. Conservation Genetics Resources, 2014, 6(4): 895−898.

[25] Lebon G, Brun O, Magné C, et al. Photosynthesis of the grapevine (*Vitis vinifera*) inflorescence [J]. Tree Physiology, 2005, 25(5): 633−639.

[26] Hieke S, Menzel C M, Doogan V J, et al. Shoot development, chlorophyll, gas exchange and carbohydrates in lychee seedlings (*Litchi chinensis*) [J]. Tree Physiology, 2002, 22(13): 947−953.

[27] Marcelis L F M. Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits [J]. Physiologia Plantarum, 1993, 87(3): 313−320.

[28] Trueman S J, Turnbull C G N. Fruit set, abscission and dry matter accumulation on girdled branches of macadamia [J]. Annals of Botany, 1994, 74(6): 667−674.

[29] 陈隆升, 陈永忠, 许彦明, 等. 油茶花、果及春梢生长相关性研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(1): 1−5,54.
Chen L S, Chen Y Z, Xu Y M, et al. Research on correlation of flower bud, fruit and spring shoot growth of *Camellia oleifera* Abel [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2018, 38(1): 1−5,54.

[30] 武晓红, 赵习平, 李立颖, 等. 极早熟杏果实与新梢的生长发育动态及其相关性研究 [J]. 河北农业科学, 2016, 20(3): 20−23.
Wu X H, Zhao X P, Li L Y, et al. Studies on growth dynamic and the correlation of very early maturing apricot fruits and twigs [J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2016, 20(3): 20−23.

[31] Legros S, Mialet S I, Caliman J, et al. Phenology, growth and physiological adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to sink limitation induced by fruit pruning [J]. Annals of Botany, 2009, 104(6): 1183−1194.

[32] Hieke S, Menzel C M, Doogan V J, et al. The relationship between fruit and leaf growth in lychee (*Litchi chinensis* Sonn.) [J]. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2002, 77(3): 320−325.

[33] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学 (第三版)[M]. 高等教育出版社, 1995.
Pan R C, Dong Y D. Plant Physiology (3rd ed.)[M]. Beijing: Higher Education Press, 1995.

[34] 马崇坚, 柳俊, 谢从华. 茉莉酸类物质的功能与胁迫防御 [J]. 华中农业大学学报, 2001, 20(6): 603−608.
Ma C J, Liu J, Xie C H. Functions of jasmonates and defense of stress [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2001, 20(6): 603−608.

[35] Sawicki M, Aït Barka E, Clément C, et al. Crosstalk between environmental stresses and plant metabolism during reproductive organ abscission [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(7): 1707−1719.

[36] 王娅丽. 文冠果种质资源遗传多样性评价、重要表型性状全基因组关联分析及新品种选育研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022.
Wang Y L. Genetic diversity evaluation, genome-wide association study for important phenotypic traits and new cultivar selection of *Xanthoceras sorbifolium* germplasm[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2022.

[37] 德永军, 姬媛媛, 张佳敏, 等. 内蒙古东部地区文冠果遗传多样性与亲缘关系分析 [J]. 内蒙古农业大学学报 (自然科学版), 2020, 41(1): 25−31.
De Y J, Ji Y Y, Zhang J M, et al. Analysis of genetic diversity and phylogenetic relationship of *Xanthoceras* in eastern Inner Mongolia [J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2020, 41(1): 25−31.

[38] 吴丽艳, 杜光辉, 鲍锐, 等. 茄子种质资源的农艺性状与 SSR 标记的遗传多样性研究 [J]. 云南大学学报 (自然科学版), 2018, 40(4): 820−828.
Wu L Y, Du G H, Bao R, et al. Analysis of genetic diversity of eggplant germplasms by agronomic characters and SSR markers [J]. Journal of Yunnan University (Natural Science Edition), 2018, 40(4): 820−828.

[39] 刘洪, 徐振江, 饶得花, 等. 基于形态学性状和 SSR 标记的花生品种遗传多样性分析和特异性鉴定 [J]. 作物学报, 2019, 45(1): 26−36.
Liu H, Xu Z J, Rao D H, et al. Genetic diversity analysis and distinctness identification of peanut cultivars based on morphological traits and SSR markers [J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(1): 26−36.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 卢孟柱）