

桃越冬休眠期间花芽细胞内含物变化^{*}

刘国琴¹, 何嵩涛², 刘进平³, 张 睿³, 曾靖雯³

(1. 贵州大学 烟草学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳 550025;
3. 贵州大学 农学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要:【目的】为了研究桃树花芽越冬过程中细胞内含物变化与花芽休眠的关系。【方法】以‘中华寿桃’(*Prunus persica* L. var. *densa* Makino cv. *Zhonghuashoutao*)为试材, 分析比较越冬过程中8个时期花芽休眠状态和细胞内含物变化。【结果】‘中华寿桃’花芽在内休眠期间SOD活性呈现逐渐上升, 随着内休眠解除, 活性降低; POD活性在内休眠阶段出现先升高后降低的变化, 内休眠解除过程中先降低后升高的变化; 内休眠维持和解除过程中, CAT活性逐渐降低, 而Vc出现几次较大的波动; 内休眠阶段H₂O₂含量和O₂⁻产生速率出现先升高后降低的变化趋势, 内休眠解除过程中维持相对平稳的状态; 内休眠期间可溶性蛋白含量先降低后增加, 而总氨基酸含量呈现先增加后降低的变化, 内休眠解除过程中可溶性蛋白含量逐渐降低, 总氨基酸含量呈逐渐上升的变化趋势; 可溶性糖和脯氨酸含量越冬休眠期间总体呈现上升的趋势。【结论】‘中华寿桃’花芽可能在感受低温反应后, 抗氧化代谢物质、可溶性糖和脯氨酸等细胞内含物发生变化, 可能对其内休眠维持和解除产生一定作用。

关键词: 中华寿桃; 花芽; 越冬休眠; 细胞内含物

中图分类号: S 662.101 文献标识码: A 文章编号: 1004-390X (2018) 01-0090-09

The Changes of Cell Inclusions in Flower Buds of Peach Overwintering Dormancy Period

LIU Guoqin¹, HE Songtao², LIU Jinping³, ZHANG Rui³, ZENG Jingwen³

(1. College of Tobacco Science of Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. College of Forestry of Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. College of Agriculture of Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: [Purpose] Our aim was to study the relationship between the changes of cell inclusions and flower buds dormancy during the winter. [Method] Dormancy status and the changes of cell inclusions were analyzed and compared in flower buds of *Prunus persica* L. var. *densa* Makino cv. *Zhonghuashoutao* at eight different periods during the winter dormancy. [Results] The results indicated that SOD activity gradually increased during the period of endodormancy, and decreased with endodormancy release. POD activity increased at first and then decreased in the stage of endodormancy, and firstly descended and then increased in the progress of endodormancy release. CAT activity gradually decreased and Vc content appeared several large fluctuations in the process of endodormancy maintenance and release. The variation tendency of H₂O₂ content and O₂⁻ production rate were firstly up and then down in the stage of endodormancy, and kept at a relatively stable state dur-

收稿日期: 2016-10-10 修回日期: 2016-12-06 网络出版时间: 2018-01-05

*基金项目: 国家自然科学基金项目(31560537); 贵州省科学技术基金项目(黔科合J[2015]2040号)。

作者简介: 刘国琴(1975—), 女, 贵州遵义人, 博士, 副教授, 主要从事植物生理与分子生物学研究。

E-mail: liuguoqin75@126.com

网络出版地址: [http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201610010](http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201610010)

ing the endodormancy release. The content of soluble protein was firstly down and then up, and that of total amino acids was firstly up and then down during the period of endodormancy. However, soluble protein content gradually reduced and total amino acid content gradually rose in the process of endodormancy release. The contents of soluble sugar and proline showed an upward trend during the winter dormancy on the whole. [Conclusion] The results showed the contents of cell inclusions (antioxidant metabolism substances, soluble sugar, and proline, and other substances) in flower buds of 'Zhonghuashoutao' peach changed after low temperature reaction. It may have a certain effect on the maintenance and release of endodormancy.

Keywords: *Prunus persica* L. var. *densa* Makino cv. *Zhonghuashoutao*; flower bud; overwintering dormancy; cell inclusion

多年生落叶植物越冬一般包括感受低温和休眠两个过程, 两者没有严格的界限。多年生植物越冬大致经历3个过程: 抗寒锻炼——耐冷时期——脱除冷锻炼。经过一定时间的非冻低温(2~6℃)驯化后具有较强的抗寒性, 该过程称为冷适应或者抗寒锻炼。随着春天温度的回升, 需冷量满足后, 休眠芽开始再生长, 抗寒锻炼开始脱除^[1]。休眠是植物的整体或某一部分生长暂时停顿的现象, 是高等植物经过长期演化而获得的一种对环境条件及季节性变化的生物学适应性^[2-5]。可见, 落叶植物越冬冷适应过程与其休眠诱导——维持——解除存在一定的对应关系, 两者相互重叠, 相辅相成^[3]。现有研究多着重于自然越冬过程中植物生理代谢的变化与抗寒性的关系, 如蓝莓^[6]、越橘^[7]、山葡萄^[8]、梨^[9]、桃^[10]、刺柏^[11]、花椒^[12-13]、茶^[14]、核桃^[15]和葡萄^[16]等植物自然越冬过程中抗氧化代谢、水分代谢、碳水化合物、蛋白质代谢与抗寒性关系; 也有对植物休眠生理特性进行研究, 多集中在桃^[17-18]、梨^[19-20]、樱桃^[21]、葡萄^[22]、草莓^[23]等植物的呼吸代谢、碳水化合物、激素以及抗氧化代谢等方面。这些研究结果表明: 休眠期间落叶果树抗氧化代谢系统的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等细胞保护酶以及维生素C(Vc)等抗氧化物质、过氧化氢(H₂O₂)和超氧阴离子产生速率(O₂[·])等活性氧动态平衡会发生一定的变化, 且不同的落叶果树种类及同一种类不同的品种存在差异。邵浩等^[20]对梨的研究表明: O₂[·]和H₂O₂含量在休眠期间上升, 休眠后期下降; 抗氧化系统中SOD活性在自然休眠期呈下降趋势, 自然休眠结束活性上升; POD和CAT活性

在自然休眠期上升; 抗氧化物质Vc含量随休眠进行而下降。高东升^[3]认为果树芽内可溶性糖和可溶性蛋白质含量随着休眠的加深逐渐下降, 然而在内休眠及其解除过程中呈上升趋势。但目前对植物越冬冷适应过程生理生化指标的动态变化与休眠关系鲜有研究。

'中华寿桃'是从中国北方冬桃自然芽变中选育出的新品种, 属北方桃品种群。近年来, 贵州引进栽培, 出现萌芽不整齐、容易落花落果和坐果率低等现象, 其越冬休眠期间的生理代谢变化不清, 本试验以'中华寿桃'为试材, 通过分析其越冬冷适应和休眠期间生理代谢的变化, 旨在探索其越冬期间生理代谢变化与休眠的关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为'中华寿桃'。试验用树均为成年结果树, 砧木为毛桃, 种植于贵州大学教学试验场。试验期间未进行修剪和任何化学处理。试验用果园在试验期间实施相同的管理措施。试验于2013年10月—2014年2月进行, 每月15日和30日采集树冠外围生长发育良好、芽体饱满的1年生枝条60枝, 每个枝条约10个芽。采集后迅速用润湿的布包裹好, 防止枝条干燥脱水, 立即带回实验室。其中12枝用于室内进行培养, 立即把剩余枝条上发育良好的腋花芽取下来, 液氮速冻后-80℃冰箱保存待用。

1.2 萌芽率统计

将采集的'中华寿桃'12个枝条随机分成3组, 每组4个枝条, 重复3次。将枝条基部剪齐, 放在盛有清水的瓶中, 以淹没枝条基部2~3 cm,

立即放入智能人工气候箱（型号：RXZ-436D，宁波江南仪器厂）中进行培养。培养条件为：光照12 h，光照强度320 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ，温度为（25±1.0）℃/（18±1.0）℃，空气相对湿度为75%。每2 d换1次水，每次剪除基部少许（约2 mm），露出新芽。培养21 d时统计萌芽率。

1.3 指标测定

SOD活性、CAT活性、POD活性、可溶性蛋白、总氨基酸、 H_2O_2 含量、 O_2^- 和Vc含量按照南京建成生物工程研究所提供试剂盒测定。可溶性糖测定用蒽酮比色法，脯氨酸含量用茚三酮比色法^[24]。

1.4 休眠状态的确定

参照LIU等^[25]和刘国琴^[26]的方法，萌芽率为0时，芽完全处于内休眠阶段；萌芽率<50%时，芽处于内-生态休眠转换阶段；萌芽率≥50%时，即认定芽解除内休眠进入生态休眠阶段。参照YAMANE等^[27]和刘国琴^[26]的方法，第一芽在15 d内萌芽称为浅休眠，在15~30 d内萌芽称为中度休眠，超过30 d萌芽称为深休眠。

1.5 低温积累量的计算

低温积累量以小于7.2℃低温小时数(chilling hour, CH)^[28]表示。

1.6 温湿度的记载

用温湿度记录仪（型号：L92-1，杭州路格科技有限公司生产）记录采样桃园的温湿度，每间隔1 h自动采集1次数据。

1.7 数据处理

采用Excel软件进行数据整理和作图，用DPS 7.05软件进行LSD检验。

2 结果与分析

2.1 越冬期间温湿度与桃花芽休眠状态的变化

由图1可知：10月30日平均温度为16.91℃，此后温度逐渐降低，到12月30日温度有小幅回升，1月30日温度上升到13.75℃。试验期间湿度在54.45%~99.31%之间变化，幅度较大（表1）。10月30日—1月15日之间，桃花芽萌芽率为0，1月30日桃花芽萌芽率为38.67%，开始解除内休眠；2月15日萌芽率达到95.02%，内休眠解除完全，处于生态休眠。结果还显示：桃花芽在10月30日—1月15日期间处于深休眠，1月30日—2月15日期间处于浅休眠（表1）。由表1可知：11月15日之前，低温积累量（即小于7.2℃的低温小时数）为0，之后开始有一定的低温积累，到11月30日为27 CH，11月30日—12月15日期间为110 CH，12月15日—1月20日期间为330 CH，可见，每两次采样之间的低温积累量差异较大。随着低温积累量的增加，到1月30日低温积累量累计达到860 CH，此时萌芽率达到38.67%，说明前期经过一定的低温积累，到达一定时候，就能诱导内休眠解除，到2月15日低温积累量累计达1 086 CH，萌芽率达到95.02%，内休眠完全解除。

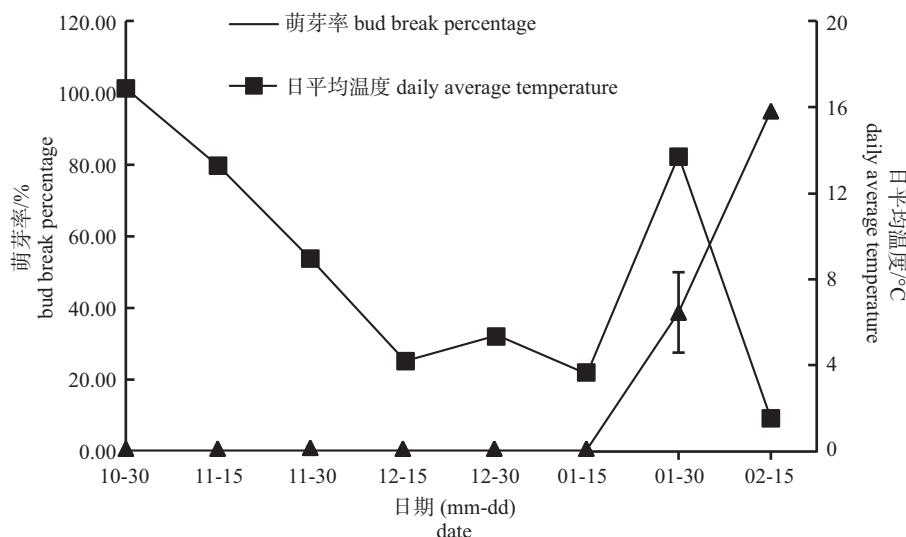


图1 越冬期间桃花芽萌芽率和日平均温度的变化

Fig. 1 Changes of bud break percentage of flower buds and daily average temperature during the winter

表 1 越冬期间桃花芽休眠状态、低温积累量和空气相对湿度的变化

Tab. 1 Changes of dormancy status of flower buds, chilling accumulation, and relative air humidity during the winter

日期 (mm-dd) date	第一芽萌芽天数 days of first bud break	低温积累量/CH* chilling accumulation	空气相对湿度/% relative air humidity
10-30	—	0	86.61
11-15	—	0 (0)	68.19
11-30	—	27 (27)	73.97
12-15	—	110 (137)	99.31
12-30	—	330 (467)	54.45
01-15	—	275 (742)	74.30
01-30	++	118 (860)	78.82
02-15	++	226 (1 086)	79.54

注: ++. ≤ 10 d 内第一芽萌芽; +. $> 10 \sim 21$ d 内第一芽萌芽; -. ≤ 21 d 内没有萌芽。*. 不带括号的数字表示两次日期间的低温积累量; 括号内的数字表示从第 1 次开始一直累积到该时期的低温积累量。

Note: ++. first bud break was observed within 10 days; +. first bud break was observed from 10 days to 21 days; -. not observed within 21 days. * the number without the bracket represented chilling accumulation between the two dates. The number in brackets indicated chilling accumulation from the first time to the period.

2.2 越冬期间桃花芽细胞保护酶活性和 Vc 含量的变化

2.2.1 SOD 和 POD 活性的变化

越冬期间, 桃花芽 SOD 活性呈现逐渐上升的变化趋势, 到 1 月 30 日, SOD 活性上升到最高, 为 35.55 U/mg, 2 月 15 日 SOD 活性下降到 25.17 U/mg。POD 活性在整个越冬期间呈现“升—降—升—降—升”的变化规律, 总共有 3 次高

峰, 最高峰出现在 12 月 15 日 (图 2)。可见, 在内休眠期间桃花芽 SOD 活性呈现逐渐上升, 随着内休眠解除, 其活性降低。而 POD 活性在内休眠阶段出现先升高后降低的变化, 内休眠解除过程中先降低后升高的变化。

2.2.2 CAT 活性和 Vc 含量的变化

越冬期间桃 CAT 活性变化如图 3 所示。10 月 30 日时桃 CAT 活性为 19.72 U/mg, 随着温度的降低, CAT 活性急剧上升, 11 月 15 日时达到 149.98 U/mg, 随着温度的继续降低, 其活性呈逐渐降低的变化, 到 2 月 15 日 CAT 活性又有所上升。

由图 3 还可知: 桃花芽内 Vc 含量在 30.56~47.16 $\mu\text{g}/\text{mg}$ 变化, 11 月 15 日达最大值为 47.16 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 此后呈降低变化趋势, 到 12 月 15 日降到最低值 33.71 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 此后又呈增加的趋势, 1 月 15 日增加到 46.97 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 形成 1 个次高峰, 1 月 30 日 Vc 含量降低到 38.22 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 2 月 15 日又有所上升。

可见, 越冬期间随着温度和桃休眠进程的变化, 内休眠维持和解除过程中, CAT 活性逐渐降低, 而抗氧化物质 Vc 出现几次较大的波动, 内休眠开始时增加, 随着内休眠进行逐渐降低, 内休眠开始解除前迅速上升, 内休眠解除过程中含量降低。

2.3 越冬期间桃花芽 H_2O_2 含量和超氧阴离子自由基产生速率的变化

如图 4 所示: 越冬期间桃花芽内 H_2O_2 含量

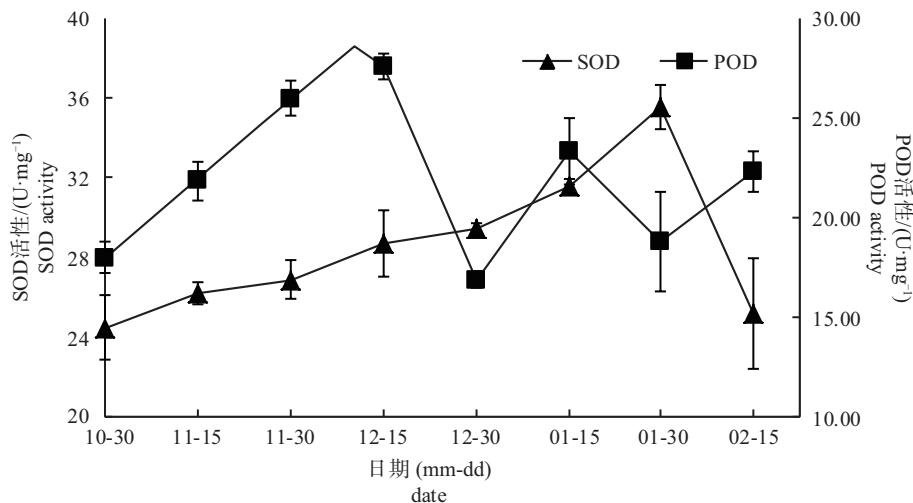


图 2 越冬期间桃花芽 SOD 和 POD 活性的变化

Fig. 2 Changes of SOD and POD activity of flower buds during the winter

在290.31~448.00 mmol/mg变化,10月30日时为290.31 mmol/mg,11月15日增加到最大值448.00 mmol/mg,12月15日小幅降低出现低谷,此后呈上升的变化,12月30日后维持一个相对平稳的状态。

在整个越冬期间 O_2^- 产生速率呈现“升-降-升-降”的变化规律,随着温度降低,11月15日上升到最大值,此后逐渐降低,12月30日降到最低值,随着内休眠开始解除, O_2^- 产生速率有所上升(图4)。

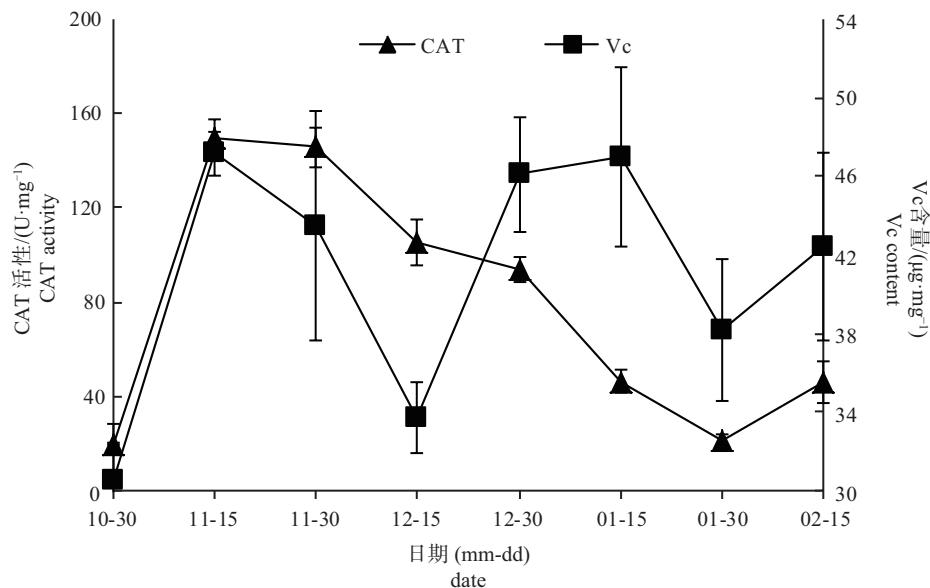


图3 越冬期间桃花芽CAT活性和Vc含量的变化

Fig. 3 Changes of CAT activity and Vc content of flower buds during the winter

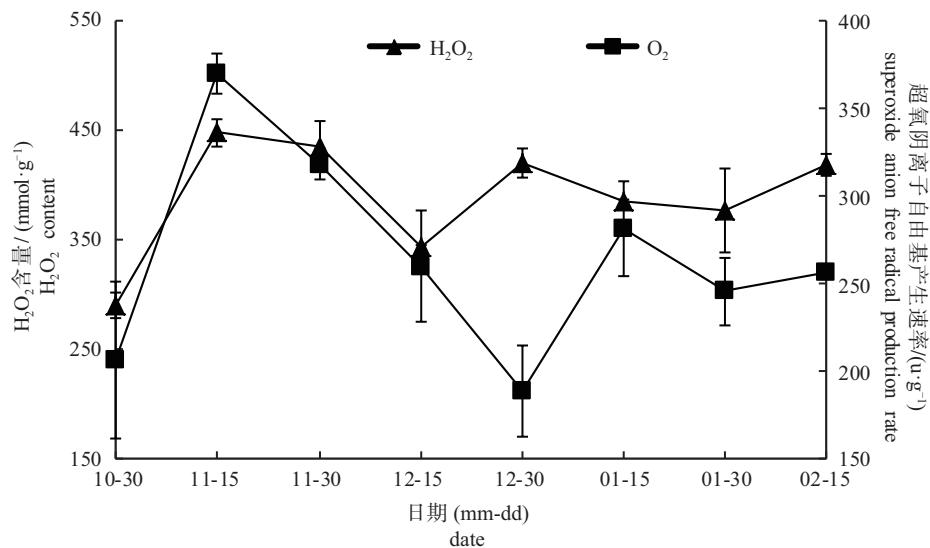


图4 越冬期间桃花芽 H_2O_2 含量和超氧阴离子自由基产生速率的变化

Fig. 4 Changes H_2O_2 content and superoxide anion free radical production rate of flower buds during the winter

由此可知:内休眠阶段桃花芽内 H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率出现先升高后降低的变化趋势,在内休眠解除前,变化相对较大,内休眠解除过程中维持相对平稳的状态。

2.4 越冬期间桃花芽可溶性蛋白和氨基酸含量的变化

越冬进程中,桃花芽可溶性蛋白含量在10月30日—11月15日间,可溶性蛋白含量下

降, 而在 11 月 15 日—12 月 15 日之间其含量变化不大, 12 月 30 日时可溶性蛋白含量上升达 2.74 mg/g, 此后其含量呈持续降低的变化趋势 (图 5)。10 月 30 日—11 月 30 日间桃花芽总氨基酸含量呈现增加的趋势, 此后到 12 月 30 日间其含量逐渐降低, 此后含量一直呈上升的变化趋势。越冬桃花芽内休眠期间可溶性蛋白含量先降低后增加, 而总氨基酸含量呈现先增加后降低的

变化, 内休眠解除过程中可溶性蛋白含量逐渐降低, 总氨基酸含量呈逐渐上升的变化趋势。

2.5 越冬期间桃花芽细胞渗透调节物质含量的变化

可溶性糖和脯氨酸是细胞内两种重要的渗透调节物质。越冬期间桃花芽这两种细胞渗透调节物质含量的变化如图 6 所示。随着越冬的进行, 温度的降低, 可溶性糖含量在 11 月 30 日和 1 月 15 日有所降低外, 整个过程中呈增加的变化趋

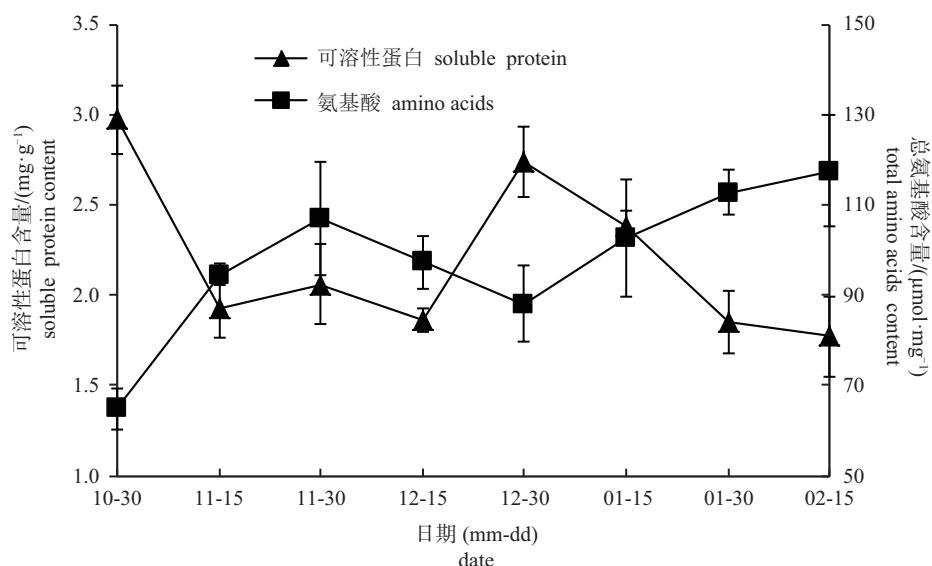


图 5 越冬期间桃花芽可溶性蛋白含量和总氨基酸含量的变化

Fig. 5 Changes of soluble protein content and total amino acids content of flower buds during the winter

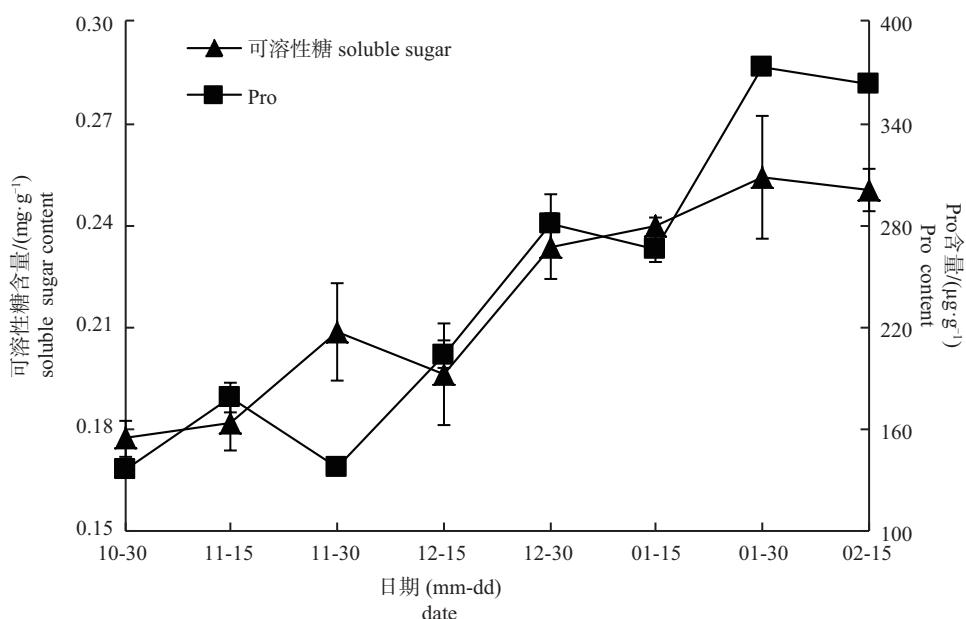


图 6 越冬期间桃花芽可溶性糖含量和 Pro 含量的变化

Fig. 6 Changes of soluble sugar content and Pro content of flower buds during the winter

势。脯氨酸含量在 12 月 15 日稍有降低外，总体呈现上升的趋势。

3 讨论

植物越冬期间休眠过程和状态受诸多因素的影响，植物种类、品种、芽的性质不同，以及在不同生态条件下，越冬期间其休眠特性、感受低温及低温积累量也不同^[26-29]。植物越冬冷适应过程与其休眠诱导、维持、解除存在一定的对应关系^[3]。本研究表明：越冬期间随着温度降低，冷适应过程中桃花芽休眠进程和状态也在发生变化。10 月 30 日—1 月 15 日期间，桃花芽处于内休眠阶段和深休眠状态；当满足一定的低温后，1 月 30 日内休眠开始解除，2 月 15 日内休眠完全解除，并处于浅休眠状态。试验中发现：尽管 1 月 30 日的温度上升到 13.75 ℃，但低温积累量累计为 860 CH，此时萌芽率达到 38.67%，说明前期经过一定的低温积累，到达一定时候，就能诱导内休眠解除；到 2 月 15 日低温积累量累计达 1 086 CH，萌芽率达到 95.02%，内休眠完全解除。YAMANE 等^[27,29]研究结果表明：2 个不同桃品种内休眠状态不同，品种‘Shimizu Hakuto’花芽经过 1 053 CH 低温积累，萌芽率为 16.7%，低温积累达 1 831 CH 时萌芽率达 85%，而品种‘Tsukuba Ichigo’花芽在 12 月（414 CH）萌芽率达到 33.3%，1 月为 73.3%，2 月 100%，都比‘Shimizu Hakuto’高，且花芽和叶芽的休眠状态也不同。刘国琴^[26]研究也发现：同一品种梨的花芽和叶芽在不同的生态条件下休眠状态也是有差异的。此外，试验期间空气相对湿度变化也较大，可能也会对‘中华寿桃’越冬休眠产生一定的影响。

多年生植物越冬期间发生着复杂的生理代谢变化，涉及呼吸作用、激素代谢、水分生理和抗氧化代谢等，这些生理代谢与植物抗寒性存在一定的关系，在多种植物如桃^[17-18]、葡萄^[22]、甜樱桃^[21]、梨^[19-20]和草莓^[23]上都有报道，并且已有研究对越冬期间与冷调节抗寒性相关的基因也进行了鉴定^[1]。本研究以‘中华寿桃’为试材，研究了越冬期间花芽部分生理代谢与休眠的关系。‘中华寿桃’花芽在内休眠期间 SOD 活性呈现逐渐上升，随着内休眠解除，活性降低，这与‘七月酥梨’

SOD 活性变化^[19]相似，但与‘砀山酥梨’研究结果^[20]正好相反。‘中华寿桃’花芽 POD 活性在内休眠阶段出现先升高后降低的变化，内休眠解除过程中先降低后升高的变化；‘七月酥梨’和‘砀山酥梨’花芽休眠期 POD 的活性都一直升高^[19-20]；‘华光油桃’的 POD 活性在内休眠状态阶段不断上升并于内休眠解除前达到最高^[30]；蓝莓的花芽在整个内休眠期间 POD 活性一直呈上升趋势，内休眠解除前升至最高，在内休眠完全解除后下降，且高的 POD 活性对解除蓝莓花芽休眠有利^[31]。‘中华寿桃’花芽内休眠维持和解除过程中，CAT 活性逐渐降低；葡萄冬芽休眠前期 CAT 活性较低，休眠解除过程中呈上升趋势^[32]。‘中华寿桃’花芽休眠过程中 Vc 出现了“升—降—升—降”几次波动，内休眠-生态休眠转换阶段变化幅度较大，这与珙桐种子休眠解除过程中 Vc 含量的变化^[33]相类似。‘中华寿桃’花芽内休眠阶段 H₂O₂ 含量和 O₂[·]产生速率出现先升高后降低的变化趋势，内休眠解除过程中维持相对平稳的状态；但在桃^[17]、葡萄^[22]和梨^[19-20]等多种植物中都发现 H₂O₂ 含量和 O₂[·]产生速率随着休眠深入增加，休眠解除后下降。可见，植物越冬休眠期间抗氧化物质种类、活性大小和活性氧种类及含量高低与其休眠状态存在差异。

低温可使植物可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸等物质大量积累，可以调节细胞质的渗透势，有效地阻止水分的外渗，提高其抗寒性^[34]。本研究发现：随着环境温度的降低，越冬内休眠期间‘中华寿桃’花芽可溶性蛋白含量先降低后增加，总氨基酸含量呈现先增加后降低的变化，内休眠解除过程中可溶性蛋白含量逐渐降低，总氨基酸和脯氨酸含量呈逐渐上升的变化趋势，这与杨艳等^[33]对珙桐种子休眠解除和萌发过程中可溶性蛋白和氨基酸含量的变化相一致；但‘七月酥’休眠期间梨芽蛋白质含量急剧增加，游离氨基酸的含量迅速降低，休眠期间可溶性蛋白和氨基酸含量的变化正好相反^[19]。越冬休眠期间桃花芽可溶性糖含量呈不同程度的增加；但‘翠冠’梨越冬休眠前期可溶性糖含量逐渐下降，内休眠及其解除过程中可溶性糖含量呈上升趋势^[35]；‘七月酥’可溶性糖含量则在自然休眠期逐渐增加，休眠解除后糖含量下降^[19]。可溶性糖含量的变化可能与

淀粉有关^[19, 35]。可见, 随着环境温度的降低, 越冬内休眠期间‘中华寿桃’花芽可溶性蛋白含量、总氨基酸含量、可溶性糖和脯氨酸含量不同程度的动态变化, 可能共同参与作为渗透调节物质, 增加细胞液浓度, 降低渗透势从而细胞进行保护, 增加其抗寒性, 但同时也对花芽的内休眠维持和解除产生影响。

综上所述: ‘中华寿桃’在越冬过程中, 感受低温和冷适应引起抗氧化代谢物质、可溶性糖、可溶性蛋白质、总氨基酸及脯氨酸等细胞内含物的变化, 一方面可能是对冷适应过程的自我保护反应, 在一定程度上增加其抗寒性; 另一方面, 越冬期间‘中华寿桃’同时伴随着休眠进行, 达到某一低温积累量, 就能诱导内休眠解除。可见, 越冬冷适应过程与其休眠维持与解除存在一定的关系, 这期间发生的代谢变化对休眠维持和解除产生一定的作用。此外, 本研究发现: 低温积累量累计为 860 CH, ‘中华寿桃’萌芽率达到 38.67%, 而当低温积累量累计达 1 086 CH, 萌芽率达到 95.02%, 内休眠完全解除。落叶果树只有满足了一定的需冷量, 才能保证顺利通过自然休眠, 进行正常的一系列的生长发育, 否则萌芽、开花、花芽分化和果实的发育及产量都会受到不良的影响^[2, 5, 36]。CAMPOY 等^[36]把这一现象称之为“休眠的残留效应 (residual effect of dormancy)”。在贵州引种栽培‘中华寿桃’, 出现萌芽不整齐、容易落花落果和坐果率低等现象, 是否是因为休眠所需的低温量不够而引起, 还需今后进一步研究。

[参考文献]

- [1] 陈新. 榛子花芽转录组文库的 Solexa 测序及冷调节基因的表达谱分析[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011.
- [2] VEGIS A. Dormancy in higher plants[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1964, 15: 185. DOI: [10.1146/annurev.pp.15.060164.001153](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.15.060164.001153).
- [3] 高东升. 果树芽休眠//李天忠, 张志宏主编. 现代果树生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 39.
- [4] LANG G A, EARLY J D, MARTIN G C, et al. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research[J]. Hortscience, 1987, 22(3): 371.
- [5] SAMISH R M. Dormancy in woody plants[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1954, 5(1): 183. DOI: [10.1146/annurev.pp.05.060154.001151](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.05.060154.001151).
- [6] 高庆玉, 魏媛媛, 赵树亮, 等. 冬季自然降温对三种蓝莓抗寒生理指标的影响[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(9): 2142. DOI: [10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2015.09.025](https://doi.org/10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2015.09.025).
- [7] 赵树亮. 越橘越冬期枝条生理特性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [8] 李鹏程, 郭绍杰, 李铭, 等. 自然越冬过程中山葡萄抗寒生理指标的变化[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(1): 69.
- [9] 撒俊逸, 白茹, 孙志红, 等. 自然越冬过程中库尔勒香梨抗寒性生理指标的变化[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2016, 34(2): 170. DOI: [10.13880/j.cnki.65-1174/n.2016.02.007](https://doi.org/10.13880/j.cnki.65-1174/n.2016.02.007).
- [10] 姚胜蕊, 曾骥, 简令成. 桃花芽越冬过程中多糖积累和质壁分离动态与品种抗寒性的关系[J]. 果树科学, 1991, 8(1): 13. DOI: [10.13925/j.cnki.gsxb.1991.01.003](https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.1991.01.003).
- [11] 孙敬爽, 贾桂霞, 陶霞娟, 等. 越冬过程中刺柏属 4 树种叶片生理指标变化及适应性综合评价[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(2): 59.
- [12] 何西凤, 杨途熙, 魏安智, 等. 自然越冬过程中花椒抗寒性生理指标的变化[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(5): 67. DOI: [10.13759/j.cnki.dlx.2009.05.014](https://doi.org/10.13759/j.cnki.dlx.2009.05.014).
- [13] 杨途熙, 魏安智, 李晓, 等. 越冬过程中花椒抗寒性与组织水和渗透调节物质的变化[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(6): 579. DOI: [10.13592/j.cnki.ppp.2010.06.008](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppp.2010.06.008).
- [14] 李叶云, 舒锡婷, 周月琴, 等. 自然越冬过程中 3 个茶树品种的生理特性变化及抗寒性评价[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(3): 52.
- [15] 田景花, 王红霞, 高仪, 等. 核桃属植物休眠期的抗寒性鉴定[J]. 园艺学报, 2013, 40(6): 2051. DOI: [10.16420/j.issn.0513-353x.2013.06.005](https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2013.06.005).
- [16] JIANG H Y, LI W, HE B J, et al. Sucrose metabolism in grape (*Vitis vinifera* L.) branches under low temperature during overwintering covered with soil[J]. Plant Growth Regulation, 2014, 72(3): 229. DOI: [10.1007/s10725-013-9854-z](https://doi.org/10.1007/s10725-013-9854-z).
- [17] 高东升, 束怀瑞, 李宪利. 几种落叶果树 H₂O₂ 含量变化与自然休眠关系的研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(3): 209.
- [18] 李政红, 高东升, 李宪利. 桃芽自然休眠与两条主要电子传递途径变化的关系[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(2): 156.
- [19] 毕磊. 七月酥梨休眠期内含物变化及生理代谢研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2009.
- [20] 邵浩, 马锋旺. 梨树花芽休眠解除与活性氧代谢的关系[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(6): 660.
- [21] 段成国. 甜樱桃花芽自然休眠期内源激素发生及调控研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2004.
- [22] 王海波, 王孝娣, 史祥宾, 等. 葡萄休眠的自然诱导因子及其对休眠诱导期冬芽呼吸代谢的调控[J]. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3707. DOI: [10.13287/j.1001-9332.20151016.020](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.20151016.020).
- [23] 葛会波, 李青云, 陈贵林, 等. 草莓休眠过程中内源激素含量的变化[J]. 园艺学报, 1998, 25(1): 89.
- [24] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2009: 103.
- [25] LIU G Q, LI W S, ZHENG P H, et al. Transcriptomic analysis of ‘Suli’ pear (*Pyrus pyrifolia* white pear group)

- buds during the dormancy by RNA-Seq[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 700. DOI: [10.1186/1471-2164-13-700](https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-700).
- [26] 刘国琴. 梨休眠分子生理机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- [27] YAMANE H, OOKA T, JOTATSU H, et al. Expressional regulation of *PpDAM5* and *PpDAM6*, peach (*Prunus persica*) dormancy-associated MADS-box genes, by low temperature and dormancy-breaking reagent treatment[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3481. DOI: [10.1093/jxb/err028](https://doi.org/10.1093/jxb/err028).
- [28] WEINBERGER J H. Chilling requirements of peach varieties[J]. *Proceedings American Society for Horticultural Science*, 1950, 56: 122.
- [29] YAMANE H, OOKA T, JOTATSU H, et al. Expression analysis of *PpDAM5* and *PpDAM6* during flower bud development in peach (*Prunus persica*)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(4): 844. DOI: [10.1016/j.scienta.2011.05.013](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.05.013).
- [30] 田莉莉, 方金豹, 王力荣, 等. 华光油桃解除休眠过程中几项生理指标的变化[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 121. DOI: [10.13925/j.cnki.gsxb.2006.01.029](https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.2006.01.029).
- [31] 李波, 夏秀英, 刘思. 蓝莓花芽休眠与解除过程中生理生化变化及DNA甲基化差异分析[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(7): 1133. DOI: [10.13592/j.cnki.ppj.2015.0217](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2015.0217).
- [32] 张昂, 郑瑜琬, 陈腾, 等. 葡萄休眠解除过程中冬芽组织活性氧与抗氧化系统的变化特征[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(10): 2075.
- [33] 杨艳, 黎云祥, 胥晓. 珙桐种子休眠解除和萌发过程中主要抗氧化酶活性和代谢产物含量的变化[J]. *植物分类与资源学报*, 2015, 37(6): 779.
- [34] 王利军, 高玉江. 果树对温度的反应与适应//李天忠, 张志宏主编. 现代果树生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 240.
- [35] 郑鹏华, 刘国琴, SAYED H, 等. ‘翠冠’梨花芽休眠期碳水化合物变化及其相关基因表达研究[J]. *园艺学报*, 2013, 40(2): 325. DOI: [10.16420/j.issn.0513-353x.2013.02.027](https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2013.02.027).
- [36] CAMPOY J A, RUIZ D, EGEA J. Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context: a review[J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 130(2): 357. DOI: [10.1016/j.scienta.2011.07.011](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.07.011).