

南方砂梨返花过程中内源激素含量变化及其与秋季返花的关系

钟必凤¹, 张全军¹, 李文贵¹, 张微慧², 邓家林^{1*}

(1 四川省农业科学院园艺研究所/农业部西南地区园艺作物生物学及种质创制重点实验室, 成都 610066; 2 仁寿县农业局, 四川仁寿 620500)

摘 要: 为探讨花芽内源激素含量变化与返花的关系, 以砂梨品种‘丰水’、‘翠冠’为材料, 研究了砂梨采果后返花过程中花芽内源激素(IAA、GA₃、ABA)含量变化, 以及早期落叶和秋季返花特征。结果表明: (1) 在采果后至返花过程中, 两个品种梨花芽中内源激素 IAA 和 GA₃ 含量都呈逐渐缓慢下降趋势; 花芽 ABA 含量的动态变化成升降-升的“S”曲线。(2) 花芽返花受 3 种激素的动态平衡控制, 花芽 IAA/ABA、GA₃/ABA 和 (IAA+GA₃)/ABA 值变化趋势均呈相似的“S”形曲线, IAA/ABA、GA₃/ABA 和 (IAA+GA₃)/ABA 值增加, 花芽返花; 比值降低, 花芽逐渐步入休眠期。(3) 砂梨的落叶率与返花率呈极显著正相关关系, 花芽中 IAA/ABA 比值与砂梨落叶率和返花率相关系数分别为 0.805、0.774, 相关性均达到显著水平。研究认为, 梨返花与早期落叶密切相关, 受花芽内源激素 IAA、GA₃、ABA 动态平衡控制; 早期落叶降低了花芽中 ABA 的含量, 从而使花芽内生长促进型激素占主导地位, 阻止自然休眠的花芽进入休眠或促使进入浅休眠部分花芽解除休眠, 所以出现秋季返花现象。

关键词: 砂梨; 内源激素; 返花; 早期落叶

中图分类号: Q945.6

文献标志码: A

Variation of Endogenous Hormone of *Pyrus pyrifolia* Nakai in South China during Returning Bloom and Its Relationship with Returning Bloom

ZHONG Bifeng¹, ZHANG Quanjun¹, LI Wengui¹, ZHANG Weihui², DENG Jialin^{1*}

(1 Horticultural Research Institute of Sichuan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Horticultural Crops, Biology and Germplasm Enhancement in Southwest Regions, Ministry of Agriculture, Chengdu 610066, China; 2 Renshou Agricultural Bureau, Renshou, Sichuan 620500, China)

Abstract: Based on a comprehensive survey of endogenous hormone in floral bud and characteristics of early defoliation during returning bloom, we indicated that: (1) The IAA and GA₃ in floral bud decreased after fruit harvest, while ABA showed up-down-up “S” curve. (2) Returning bloom of floral bud was controlled by the dynamic balance of the hormone. The rates of IAA/ABA, GA₃/ABA and (IAA + GA₃)/ABA showed up-down-up “S” curve after fruit harvest. The floral bud returned bloom, when IAA/ABA, GA₃/ABA and (IAA + GA₃)/ABA rate increased, while floral bud went into dormancy when the rate decreased. (3) The analysis of coefficients showed that the related coefficients for IAA/ABA rate and early defoliation rate, returning bloom rate in cv. Hosui were 0.805 and 0.774, respectively at the 5% significant level. The decreased of ABA in floral bud due to the early defoliation of ‘Hosui’ made the rate of endogenous hormone changes, which prevented the onset of dormancy of deciduous fruit trees with dormant nature and promoted the next growth cycle to commence, so the floral bud returned flower.

收稿日期: 2014-06-19; **修改稿收到日期:** 2014-09-15

基金项目: 国家梨产业技术体系建设项目(NYCYTX29-37); 四川省财政育种工程 2012 年度青年基金项目(2012QNJJ-011)

作者简介: 钟必凤(1984—), 男, 助理研究员, 主要从事果树栽培生理与育种工作。E-mail: 274002232@qq.com

* 通信作者: 邓家林, 副研究员, 主要从事果树栽培生理研究。E-mail: dengjialin1812@126.com。

Key words: *Pyrus pyrifolia* Nakai; endogenous hormone; returning bloom; early defoliation

梨正常开花期是 3~5 月份,由于全球变暖导致的中国南方地区秋季高温干旱等因素,致使大量早熟梨园(主要品种为砂梨)出现早期大量落叶,当年形成的花芽在 8~10 月异常开花的现象称之为‘返花’,‘返花’形成的少量果实随着气温的下降而逐渐停止生长,最后脱落。目前中国南方地区(四川、福建、重庆、广西、湖南、浙江等地)几乎所有低海拔砂梨产区都存在着返花返青现象,轻者 15%~30%,重者达 70%以上,严重影响翌年果实的产量和品质^[1],国外也有相关砂梨返花的研究报道^[2-4]。Erez 等^[5]研究表明落叶果树在春夏季节形成的花芽于合适的环境条件下可避开休眠或者休眠解除,诱导其树体连续生长。植物激素在植物休眠萌芽开花过程中具有重要的调控作用^[6-7]。Imanishi^[8]认为,休眠是由内源激素 GA、ABA、IAA 中的促进生长物质与抑制生长物质之间的平衡状态决定的。植物体内某些抑制物质的积累是引起休眠的原因,而休眠体内某些生长促进物质的增长是解除休眠的原因。不同激素对果树芽休眠的诱导和解除作用不同,激素间的平衡关系变化比单一激素的绝对水平对休眠解除和芽的萌发具有更重要的作用^[9]。

影响砂梨花芽秋季萌发、返花的因素(如早期落叶、秋季高温、营养胁迫等)较多并且具有不可控性;相关研究也仅停留在简单的现象陈述及相关的理论推理层面^[10-11],关于激素是如何调控南方砂梨秋季返花的研究鲜有报道。本研究以‘丰水’和‘翠冠’两个梨品种为材料,研究南方砂梨返花过程中内源激素的变化及其与砂梨早期落叶、返花的关系,对南方砂梨返花的调控有重要的理论和实践意义。

1 材料和方法

1.1 材料与采样地

采样地位于四川省内江市东兴区中山乡,地处 104°16′~105°26′E、29°11′~30°2′N,属中亚热带湿润气候,一般年最高温度 37.2℃,最低温度 0.6℃,年平均气温 17.2℃。试验园面积约 3 hm²,树龄 8 年生;供试材料为‘丰水梨’/川梨和‘翠冠梨’/川梨。

1.2 观测指标及方法

1.2.1 花芽内源激素含量 选择树势中等、树体大小基本一致的植株。果实采摘完毕后开始取样,在树冠中上部选取枝势中等、含 6 片成熟叶片以上的枝条,以确保形成花芽,自顶芽开始取第 2、3 花芽,5

d 后第二次取样,以后每 14 d 取样 1 次。将采集好的样品封入聚乙烯塑料薄膜袋中,放入冰瓶内带回实验室,称重,投入液氮中速冻,置低温冰箱(-40℃)中保存待测。

激素提取方法参考陈远平^[12]方法,略有改进。将 1.00 g 样品放到预冷的研钵中,加入 7 mL 预冷的 80% 色谱甲醇,冰浴研磨,转入 10 mL 离心管置于 4℃ 条件下浸提 12 h 后,10 000 r/min 冷冻离心 15 min,取上清液,收集保存于 4℃ 冰箱中,残渣再加入预冷的 80% 色谱甲醇 5 mL,提取、离心、收集上清液反复 3 次,每次间隔 12 h;将提取液按 0.2 g·g⁻¹ 加入 PVPP,在 4℃ 条件下振荡 60 min,摇匀,同上离心;将上清液过 C₁₈ SPE 固相萃取小柱,流出液倒入直径 12 cm 培养皿中,放入光照培养箱中 4℃ 避光干燥;取出加入 5 mL 色谱甲醇溶解、定容,过 45 μm 有机系超微滤膜。液相色谱仪为 Waters 1525 系统。色谱条件:色谱柱:Zorbax SB-Aq 柱(4.6 mm×250 mm,5 μm);流动相:甲醇和含 0.6% 乙酸超纯水;洗脱方式:梯度洗脱;流速:1 mL/min;柱温:35℃;检测器类型:Waters 2487 紫外检测器,波长 254 nm;进样量:5 μL。外标准曲线计算其含量。IAA、GA₃ 和 ABA 标样购自 Sigma 公司,色谱甲醇为 Fisher Chemical 公司产品。

1.2.2 早期落叶规律动态过程观测 2009~2011 年连续 3 年进行早期落叶规律动态观测。参考张全军^[13]的方法,选取‘丰水’和‘翠冠’有代表性的植株,双株小区,重复 4 次,采果后采用防鸟网把 2 株树龄生长势一致植株围圈起来,下垂至地面,以防落叶飘离树盘,用计数器统计落叶量,然后清理出树盘。果实采摘后与激素取样同期调查落叶率,3 个月后结束调查。

早期落叶率 = 落叶数 / 全株总叶数 × 100%

1.2.3 砂梨返花动态过程观测 与落叶率同步调查、返花分别标记,统计标记枝条的返花数,每 2 周统计 1 次返花率。

返花率 = 返花数(含苞待放计算在内) / 花芽总数 × 100%

1.2.4 田间温度记录 同步用杭州泽大仪器有限公司生产的 ZDR-20 智能数据记录仪每隔 30 min 自动采集 1 次田间大气温度(距地面 1.5 m),从中找出每天最高温和最低温,并以每天 2:00、8:00、14:00 和 20:00 四个时段温度的平均值为当天平均温度。

1.3 数据处理

采用 Excel 软件进行数据整理和作图,用 DPS 7.05 软件进行统计分析,统计方法采用最小显著差数法(LSD)($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 砂梨早期落叶与返花动态规律

在采果后返花期间试验点(内江)气温一直保持在 25 ℃ 以上,超过 50% 的时间是 30 ℃ 以上的高温(图 1)。^{‘丰水’}梨和^{‘翠冠’}梨早期落叶率从采果后第 5 天开始呈递增趋势(图 2)。其中,^{‘丰水梨’}在采果后第 19 至 47 天日递增迅猛,直至第 75 天一直趋于缓和增长状态,落叶率最高达 85%;而^{‘翠冠’}梨果实采摘后继续保持较强的生长状态,早期落叶率从采果后第 33 天至第 89 天一直处于缓慢增长状态。采果后至返花高峰期气温平均值为 32.3 ℃,分析认为夏秋高温对砂梨早期落叶有诱导促进作用,这与王进^[14]的研究报道相一致。

图 3 显示,在试验点内江^{‘丰水’}梨从采果后第 19 天开始出现返花现象,并在随后 2 周内返花率保持平缓;从第 33 天起秋花增多,返花率至第 47 天迅速升至 15%,随后一直保持在 15%~24%,至第 89 天又略有回升至 26%;随着以后的降温,秋花少有发生。相对来讲,^{‘翠冠’}梨开始出现秋花晚 2 周左右,其返花率动态变化与^{‘丰水’}梨保持相似趋势,但返花率一直保持在相对较低的水平。这可能与^{‘翠冠’}梨的营养生长相对较强,抑制了生殖生长有关。

2.2 砂梨返花过程中花芽内 3 种主要激素含量变化规律

在采果后至返花过程中,^{‘丰水’}和^{‘翠冠’}梨花芽中内源 IAA 含量呈缓慢下降趋势,且^{‘翠冠’}梨含量更高,下降幅度更大,至采果后 89 d 两者达到相近水平(图 4, A)。其中,在整个过程中,^{‘丰水’}和^{‘翠冠’}梨花芽 IAA 含量分别下降了 37.92% 和 58.84%;^{‘翠冠’}梨花芽 IAA 的含量始终高于同期的^{‘丰水’}花芽,这可能与^{‘翠冠’}生长势强,秋季停止生长延迟有关。以上结果表明,花芽内源 IAA 含量与秋季新梢的生长缓慢或停止生长存在着一定的相关性。同时,在果实采摘完毕,随着新梢停止生长,两个梨品种枝梢花芽中 GA₃ 的含量表现出与 IAA 类似的逐渐降低变化趋势,且^{‘翠冠’}梨花芽始终高于同期的^{‘丰水’}花芽,但两者始终比较接近;至采果后 89 d 时,^{‘丰水’}和^{‘翠冠’}梨花芽 GA₃ 含量比果实采摘完毕时分别下降了 54.72% 和 51.62%(图

4, B)。

另外,在整个返花过程中,两品种梨枝条花芽内 ABA 含量的动态变化均呈相似的升-降-升的“S”曲线(图 4, C)。其中,^{‘丰水’}梨花芽 ABA 含量在果实采摘完毕时处于一个相对较低的水平(26.1 ng/g),而随着枝条的生长渐缓又呈上升趋势,并于采果后第 5 天时升至峰值(32.8 ng/g),但至采果后第 19 天因开始大量落叶而突然呈递减态势,一直持续到采果后第 61 天(此时大量落叶结束)降至最低水平(15.8 ng/g),之后又缓慢上升直至进入花芽休眠状态;^{‘翠冠’}梨花芽中 ABA 含量变化与^{‘丰水’}梨相似,并高于同期^{‘丰水’}梨。这说明老熟枝芽和生长

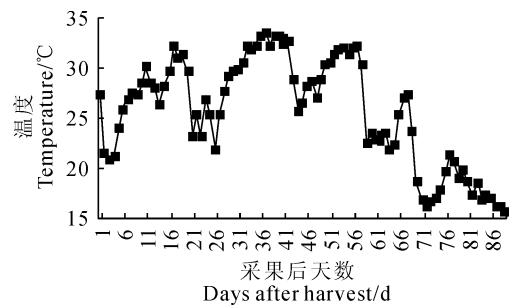


图 1 试验地(内江)日均气温变化情况

Fig. 1 The dynamic changes of temperature in test site (Neijiang)

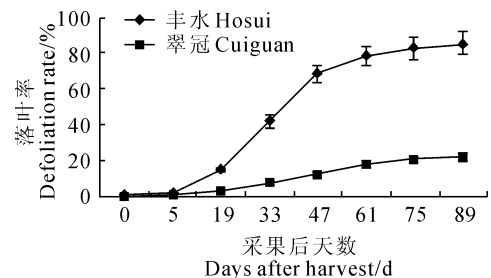


图 2 丰水梨、翠冠梨早期落叶率动态变化

Fig. 2 Dynamic changes in the early defoliation rate of Hosui and Cuiguan

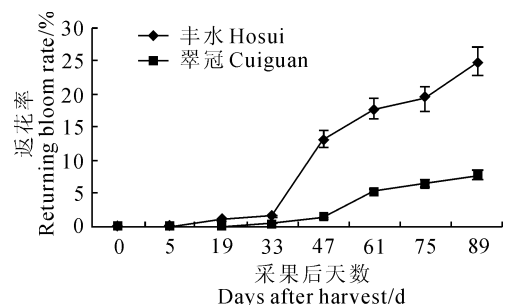


图 3 丰水梨、翠冠梨返花动态变化

Fig. 3 Dynamic changes in the returning bloom of Hosui and Cuiguan

缓慢或停止的枝芽 ABA 含量高于生长势较强的枝芽,即 ABA 具有促进芽休眠、抑制芽萌发的作用。

2.3 砂梨返花过程中花芽内相关内源激素比值的变化

在采果后至返花过程中,花芽 IAA/ABA、 GA_3 /ABA 和 (IAA+ GA_3)/ABA 值变化趋势均呈相似的“S”形曲线,两个品种‘丰水’和‘翠冠’梨的变化趋势表现也类似(图 5)。其中,果实采摘后梨树枝条生长缓慢,三比值同时逐渐缓慢下降,IAA/ABA 值在采果后第 5 天, GA_3 /ABA、(IAA+ GA_3)/ABA 值在第 19 天先后达到了第一个谷值;此后,枝条停止生长,并在采果后第 19 天开始大量落叶,第 33 天出现返花现象,同期三激素比值逐渐升高,并至采果后第 61 天出现峰值,之后缓慢下降,但在随后的 2 周内仍然维持在较高水平,说明此期生长促进型激素仍然占主导地位,导致了花芽大量返花。

分析认为,这与采果后的第 19 天至第 61 天出现的大量落叶有关,叶片是合成 ABA 的主要器官,大量落叶导致了 ABA 的降低,从而促成了三比值

的增高。采果后的第 75 天至第 89 天,落叶结束,ABA 含量逐渐趋于稳定,致使激素比值下降且维持在较低水平状态,表明此时生长抑制型激素处于主导地位,花芽从而缓慢进入休眠状态。以上分析表明梨花芽返花受 3 种激素的动态平衡所控制,IAA/ABA、 GA_3 /ABA 和 (IAA+ GA_3)/ABA 值增加,新梢生长加快,花芽返花;三者比值降低,新梢生长减缓或停止,花芽逐渐步入休眠期。

2.4 花芽内源激素的比值与砂梨返花和早期落叶的关系

对‘丰水’和‘翠冠’梨花芽内源激素比值与其早期落叶率和返花率进行相关性分析结果(表 1)表明,砂梨梨返花率与早期落叶率之间呈显著的正相关关系(r 分别为 0.937^{**},0.928^{**}),说明早期落叶可能是导致砂梨返花返青发生的诱因,黄新忠^[8]在福建早熟梨调查中已有证实。同时,砂梨花芽 IAA/ABA、 GA_3 /ABA 和 (IAA+ GA_3)/ABA 三比值之间的相关系数均在 0.902 以上,且达极显著水平;而三比值均与砂梨落叶率和返花率有较大的正相关关系,但仅 IAA/ABA 与落叶率、返花率的相关系数均达到显著水平。结果说明砂梨花芽内 IAA 与 ABA 含量的平衡是导致返花和落叶的重要因素。

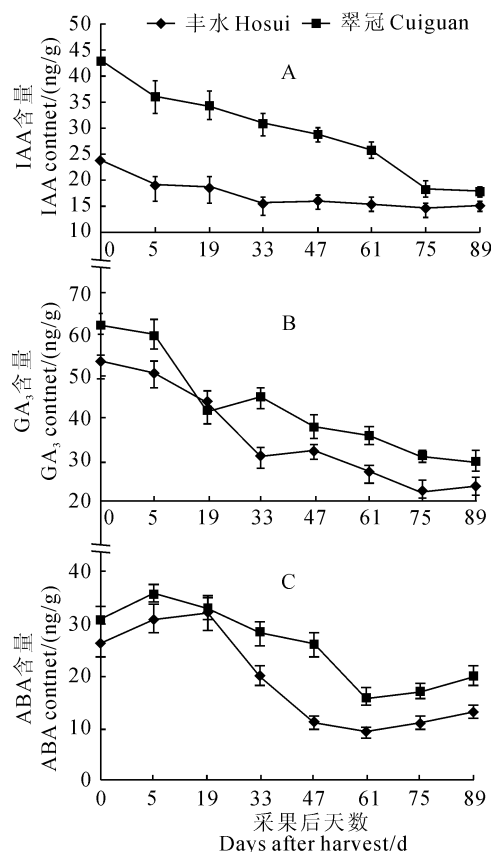


图 4 返花过程中花芽内 IAA、 GA_3 和 ABA 内源激素含量的变化

Fig. 4 The endogenous hormone content in floral buds during returning bloom

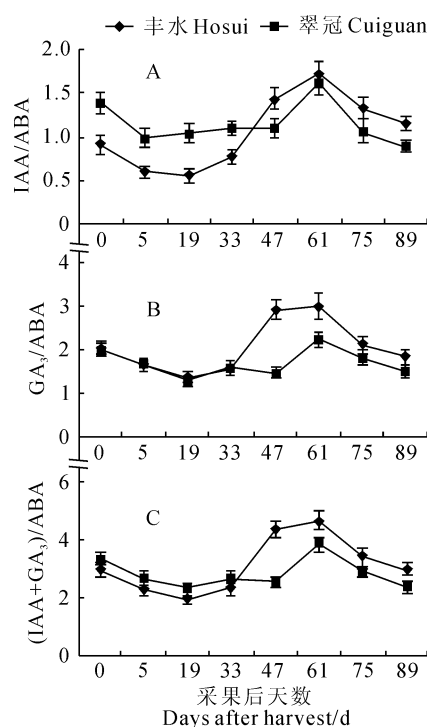


图 5 返花过程中花芽内 IAA/ABA、 GA_3 /ABA 和 (IAA+ GA_3)/ABA 比值变化

Fig. 5 Dynamic changes in the rate of IAA/ABA, GA_3 /ABA and IAA+ GA_3 /ABA in floral buds

表 1 ‘丰水’和‘翠冠’梨花芽内源激素的比值与早期落叶和返花的相关性分析
Table 1 The correlation analysis of endogenous hormone rate and early defoliation rate,
returning bloom rate in cv. Hosui and Cuiguan

品种 Cultivar	指标 Index	落叶率 Defoliation rate	返花率 Returning bloom rate	IAA	GA ₃	ABA	IAA/ABA	GA ₃ /ABA
丰水梨 Hosui	落叶率 Defoliation rate	1						
	返花率 Returning bloom rate	0.937 * *	1					
	IAA	0.404	0.445	1				
	GA ₃	0.389	0.423	0.432	1			
	ABA	0.412	0.545	0.538	0.601	1		
	IAA/ABA	0.805 *	0.774 *	0.789 *	0.512	0.812 *	1	
	GA ₃ /ABA	0.547	0.512	0.624	0.854 *	0.882 *	0.915 * *	1
	(IAA+GA ₃)/ABA	0.665	0.631	0.764	0.745	0.802 *	0.969 * *	0.986 * *
翠冠梨 Cuiguan	落叶率 Defoliation rate	1						
	返花率 Returning bloom rate	0.928 * *	1					
	IAA	0.387	0.421	1				
	GA ₃	0.482	0.419	0.392	1			
	ABA	0.502	0.425	0.581	0.538	1		
	IAA/ABA	0.834 *	0.791 *	0.741 *	0.489	0.783 *	1	
	GA ₃ /ABA	0.637	0.626	0.611	0.784 *	0.812 *	0.902 * *	1
	(IAA+GA ₃)/ABA	0.649	0.701	0.694	0.724	0.821 *	0.949 * *	0.953 * *

注: * 和 * * 分别表示相关性在 0.05 和 0.01 水平达到显著水平。
Note: * and * * stand the correlation is significant correlated at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论与结论

3.1 梨花芽内源激素含量对砂梨返花的影响

通常认为,芽的休眠由内源激素控制,休眠的起始、终止和调控以及休眠阶段的改变均受激素调节^[15],环境因素也通过影响激素的合成与运输来影响休眠进程。GA 和 ABA 被认为是芽休眠解除与萌发中最重要的两种激素^[16]。本试验中,在果实采摘后的 3 个月内,随着枝条停长,花芽中 IAA、GA₃ 含量一直保持递减趋势,ABA 的含量呈增长趋势,但在采后第 19 天,由于高温^[14]或病虫危害^[11]导致梨早期落叶,因叶片是 ABA 的主要合成器官,从而促使花芽中的 ABA 含量显著降低;直到采后第 61 天落叶高峰过去,随着气温降低,花芽内 ABA 含量缓慢上升,花芽逐渐进入休眠状态。葛会波等^[17]认为 GA 可以促进草莓芽的萌发,其含量与休眠程度相关,浅休眠品种 GA 含量高,深休眠品种低;而 ABA 的含量与草莓品种休眠状态有关,深休眠草莓品种中的 ABA 含量较浅休眠品种开始积累较早,开始下降较晚。本试验的结果与其结果一致。

3.2 梨花芽内源激素间比值对砂梨返花的影响

由于每种器官都存在着多种激素,因而决定生理效应的往往不是某种激素的绝对量,而是各激素

间的相对含量。作物种子的萌发和休眠研究表明 GA₃ 和 ABA 的量比是控制种子休眠的关键因素,较低的赤霉素和脱落酸的量比是造成种子休眠的重要原因^[18-19]。毕磊关于‘七月酥’的休眠试验表明^[20],在北方随着秋季气温的降低,梨花芽 ABA 含量升高,IAA/ABA、GA₃/ABA 和 (IAA + GA₃)/ABA 比值逐渐减小,花芽逐渐进入休眠状态。而在本试验中,‘丰水’梨、‘翠冠’梨等南方砂梨品种成熟早,即在 7 月底已经采摘完毕,采后轻管理现象严重,由于夏秋高温及病虫害严重等原因导致了梨早期大量落叶,而叶片又是合成 ABA 的主要器官,花芽中 ABA 含量在采后第 19~47 天大大降低,从而使 IAA/ABA、GA₃/ABA 和 (IAA + GA₃)/ABA 比值增高,即此期生长促进型激素占主导地位,从而阻止自然休眠的花芽进入休眠或促使进入浅休眠部分花芽解除休眠,出现秋季返花现象。随着气温的降低和早期落叶的结束,在采后第 61~89 天,花芽中 ABA 含量渐缓增高,三激素比值下降,表明此时生长抑制型激素处于主导地位,花芽缓慢进入休眠状态。甜樱桃芽内 ABA/GA₃、ABA/ZT 的比值随着休眠的加深而升高,随着休眠的解除而不断下降^[21]。随着自然休眠的解除,苹果芽内 GA₃、IAA 和 ZR 逐步升高,ABA 逐步下降,GA₃/ABA 随着自

然休眠的解除而上升^[22]。本研究结果进一步验证前人的结论。

进一步的相关性分析表明,‘丰水’梨返花率与早期落叶率达极显著水平正相关($r=0.937^{**}$),而‘丰水’梨早期落叶先于返花,说明早期落叶可能是导致砂梨返花返青发生的诱因^[11]。本试验中‘丰水’梨花芽中 IAA/ABA 与其落叶率和返花率相关

系数分别达 0.805 和 0.774,且均达到显著水平。由此认为,早期落叶降低了花芽中 ABA 的含量从而使激素比值发生改变,使生长促进型激素占主导地位,阻止自然休眠的花芽进入休眠或促使进入浅休眠部分花芽解除休眠而出现秋季返花现象。但影响砂梨秋季返花的因素复杂,仍需进一步分析验证。

参考文献:

- [1] ZHAO ZH G(赵志国),HUANG N ZH(黄宁珍),TANG F L(唐凤鸾),*et al.* Research on the cause of physiologic abnormality of south-early-ripening-pear in Northern Guangxi[J]. *Guangxi Sciences*(广西科学),2011,**18**(3):298—303(in Chinese).
- [2] ROBSON R Y,AKEMI K H,MITSURU Y,*et al.* “Floral Primordia Necrosis” incidence in mixed buds of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* (Burm.) Nakai var. *culta*) ‘Housui’ Grown under mild winter conditions and the possible relation with water dynamics[J]. *J. Japan. Society Hort. Sci.*,2010,**79**(3):246—257.
- [3] 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**:700.
- [4] TAN Y,LI L,LENG C Y,*et al.* Respiratory response of dormant nectarine vegetative buds to high temperature stress[J]. *J. Integrative Agr.*,2013,**12**(1):80—86.
- [5] FAUST M,EREZ A,ROWLAND L J,*et al.* Bud dormancy in perennial fruit trees:Physiological basis for dormancy induction,maintenance,and release[J]. *Hort Science*,1997,**32**(4):623—629.
- [6] COOKE J E K,ERIKSSON M E,JUNTILA O. The dynamic nature of bud dormancy in trees;environmental control and molecular mechanisms[J]. *Plant Cell Environment*,2012,**35**(10):1 707—1 728.
- [7] TOM R,MATTHIAS A,KRIS M,*et al.* A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in poplar[J]. *The Plant Cell*,2007,**19**(8):2 370—2 390.
- [8] IMANISHI H. Sleeper occurrence after chilling in relation to depth of dormancy and bulb storage in ester lily bulbs[J]. *Japan. Soc. Hort. Sci.*,1997,**66**(1):157—162.
- [9] GAO D SH(高东升),SHU H R(束怀瑞),LI X L(李宪利). The relationship of H_2O_2 content changes in buds with the endodormancy of fruit trees[J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报),2002,**29**(3):209—213(in Chinese).
- [10] Л И ХУЕ EGYF(尔盖耶夫),Second flowering of plant[J]. *Bulletin of Biology*(生物学通报),1955,(7):9.
- [11] HUANG X ZH(黄新忠),CHEN Y T(陈义挺),LEI Y(雷 龔),*et al.* Causes and control strategies of a large number of early falling leaves of pear in Fujian[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报),2010,**26**(2):91—95(in Chinese).
- [12] CHEN Y P(陈远平),YANG W Y(杨文钰). Determination of GA_3 , IAA, ABA and ZT in dormant buds of *Allium ovalifortium* by HPLC[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*(四川农业大学学报),2005,**23**(4):498—500(in Chinese).
- [13] ZHANG Q J(张全军),LI W G(李文贵),ZHONG B F(钟必凤),*et al.* Reflorescence and reformation characteristics of *Pyrus pyrifolia* Nakai in South China and its relationship with early defoliation[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Science*(西南农业学报),2013,**26**(3):1 160—1 163(in Chinese).
- [14] WANG J(王 进),OU Y(欧 毅),WU ZH(武 峥),*et al.* Effects of high temperature stress on physiological indicators,early defoliation of early-maturing pear[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Science*(西南农业学报),2011,**24**(2):546—551(in Chinese).
- [15] SEELY S D,DAMAVAND Y H,ANDERSON J L. Growth regulators influence leaf retention,budhardiness,bud and flower size,and endodormancy in peach and cherry[J]. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*,1992,**117**(2):203—208.
- [16] WANG H B(王海波),GAO D SH(高东升),WANG X T(王孝梯),*et al.* Role of gibberellin and abscisic acid in peach bud endodormancy induction[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报),2006,**23**(4):599—601(in Chinese).
- [17] GE H B(葛会波),LI Q Y(李青云),CHEN G L(陈贵林),*et al.* Changes in endogenous plant hormones during dormancy of strawberry [J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报),1998,**25**(1):89—90(in Chinese).
- [18] BRENNER M L. Hormonal control of assimilate partitioning;regulation in the sink[J]. *Acta Hort.*,1989,239:141—146.
- [19] QIN W(覃 伟),WU C W(吴才文),YAO L(姚 丽),*et al.* Relationship between the ratoonnability and the change of endogenous hormone in sugarcane at sprouting stage[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2014,**34**(1):143—149(in Chinese).
- [20] 毕 磊. 七月酥梨休眠期内含物变化及生理代谢研究[D]. 河北保定:河北农业大学,2009.
- [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]. 山东泰安:山东农业大学,2004.
- [22] 秦 栋. 酸王自然休眠解除后生理生化变化研究[D]. 山东泰安:山东农业大学,2009.