

需冷量和需热量差异对桃花叶物候进程的影响

严娟¹, 张明昊², 蔡志翔¹, 沈志军¹, 马瑞娟¹, 徐子媛¹, 宿子文¹, 俞明亮¹

(¹江苏省农业科学院果树研究所/江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 南京 210014;

²上海市农业科学院林木果树研究所, 上海 201403)

摘要: 为了明确桃开花展叶先后的花叶物候进程, 花芽与叶芽需冷量和需热量差异对花叶物候进程的影响规律, 本研究首先连续2年分别评价了99份和257份桃种质花芽叶芽的需冷量和需热量, 并调查了盛花期和展叶期, 将所试桃材料按花芽需冷量高低分为极低、低、中和高4种类型, 系统讨论不同年度不同类型桃花叶物候进程, 以及各进程的花芽与叶芽需冷量和需热量差异表现模式。结果发现, 极低和低需冷量桃呈现出先花后叶、花叶同放和先叶后花3种花叶物候进程, 同一种质的花叶物候进程会因年度不同而改变, 其需冷量和需热量差异表现模式种类复杂且年度间有变动; 中和高需冷量桃仅呈现出先花后叶1种花叶物候进程, 其需冷量和需热量差异表现模式种类简单且年度间保持不变。桃花叶物候进程与需冷量和需热量差异模式相关, 并主要取决于需热量的差异。表现为无论花芽需冷量是等于、小于还是大于叶芽, 只要花芽需热量小于叶芽, 则为先花后叶; 二者需热量相等, 则为花叶同放; 花芽需热量大于叶芽, 则为先叶后花。结果表明, 花芽与叶芽的需热量差异是形成桃多样易变的花叶物候进程的重要因素。

关键词: 桃; 花芽; 叶芽; 需冷量; 需热量; 花叶物候进程

Effects of Chilling and Heat Requirement Differences Between Peach Floral Bud and Leaf Bud on Their Phenological Process

YAN Juan¹, ZHANG Ming-hao², CAI Zhi-xiang¹, SHEN Zhi-jun¹,
MA Rui-juan¹, XU Zi-yuan¹, SU Zi-wen¹, YU Ming-liang¹

(¹Institute of Pomology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu Key Laboratory for Horticultural

Crop Genetic Improvement, Nanjing 210014; ²Forest and Fruit Tree Research Institute,

Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403)

Abstract: In order to clarify the phenological process of flowering and leaf expanding in peach, and the effects of chilling and heat requirement differences between floral and leaf buds on the phenological process, we first evaluated the chilling and heat requirements of floral and leaf buds of 99 and 257 peach germplasms for two consecutive years, and investigated the full bloom date and leaf expanding date, then according to the chilling requirement of floral buds, the materials were classified into 4 types of very low, low, medium and high chilling requirement, respectively, and finally the phenological process of different types of peach in different years, as well as chilling and heat requirement differences of each phenological process, were systematically discussed. The results showed that peach with very low chilling and low chilling requirements had 3 kinds of phenological

收稿日期: 2021-02-25 修回日期: 2021-03-24 网络出版日期: 2021-05-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210225001>

第一作者研究方向为桃种质资源, E-mail: yanjuanjaas@aliyun.com; 张明昊为共同第一作者

通信作者: 俞明亮, 研究方向为桃种质资源与新品种选育, E-mail: mly1008@aliyun.com

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金(CX(21)3014); 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-30); 农业农村部物种保护项目(19190156); 国家科技资源共享服务平台项目(NHGRC2020-NH16)

Foundation projects: Jiangsu Agriculture Science and Technology Innovation Fund(CX(21)3014), China Agriculture Research System(CARS-30), Species Conservation Project of Ministry of Agriculture and Rural Affairs(19190156), National Crop Germplasm Resources Infrastructure in China(NHGRC2020-NH16)

process, including flowering before leaf expanding, simultaneous flowering and leaf expanding, leaf expanding before flowering. The phenological process of the same germplasm varied in different years, and the patterns of chilling and heat requirement differences were complex and varied accordingly. Peach with medium chilling and high chilling requirements had only 1 kind of phenological process, which was flowering before leaf expanding, and the patterns of chilling and heat requirement differences were simple and unvaried. The phenological process of peach floral and leaf were related to patterns of chilling and heat requirement differences, and mainly depended on the difference of heat requirement. Regardless of the chilling requirement of the floral bud, when the heat requirement of floral bud was less than that of leaf bud, the phenological process was flowering before leaf expanding, when the heat requirement of floral and leaf buds was equal, the phenological process was simultaneous flowering and leaf expanding, when the heat requirement of floral bud was greater than that of leaf bud, the phenological process was leaf expanding before flowering. The results indicated that the heat requirement difference of the floral bud and leaf bud was chiefly responsible for the different and variable phenological process of peach.

Key words: peach; floral bud; leaf bud; chilling requirement (CR); heat requirement (HR); phenological process of flower and leaf

休眠 (dormancy) 是落叶果树等植物有益的生物学适应机制, 保护芽免受冬季寒冷气候的影响, 保证存活和果实生产, 在农业经济中具有重要的意义。整个休眠过程主要分为内休眠 (自然休眠) 和生态休眠 (被迫休眠) 2 个阶段。芽从内休眠过渡到生态休眠, 再到正常萌发生长, 必须积累一定的冷量和热量, 即需冷量 (CR, chilling requirement) 和需热量 (HR, heat requirement)^[1-2]。需冷量是指植物解除内休眠所需的有效低温时数或单位数; 需热量是指芽从内休眠结束至盛花展叶过程中解除生态休眠所需的有效热量累积^[3]。花芽与叶芽的需冷量和需热量差异, 可能会导致开花展叶时间的先后顺序不同。

桃原产于我国, 是温带地区重要的经济水果。深秋落叶后桃芽进入内休眠, 叶芽和花芽均需要满足需冷量才能解除内休眠、获得理想的营养生长和最佳的果实承载能力^[4]; 内休眠解除后需要一定的需热量解除生态休眠, 才能正常开花展叶^[5]。近年, 全球气候变暖趋势明显, 暖冬、倒春寒、晚霜等异常气候也成为常态, 桃芽需冷量和需热量的满足受到威胁; 此外, 设施栽培因能产生良好的经济效益, 面积逐步扩大, 促早等一系列人工调控技术亟待完善。在此大环境下, 掌握桃冷、热量需求对打破休眠和开花展叶物候进程的作用规律, 对辅助种质创制和新品种选育, 调整优化品种种植结构以及完善设施栽培精准控温技术等均具有重要的现实意义。

桃芽破眠后表现为先开花后展叶的先花后叶物候进程^[6]。郭梁等^[7]首先发现山桃花芽与叶芽的

需冷量几乎相同, 而叶芽需热量却是花芽的 2 倍之多, 提出叶芽需热量高于花芽是导致山桃先花后叶的主要原因。本研究团队前期基于 100 余份桃研究发现, 大部分桃花芽与叶芽的需冷量基本一致, 花芽需热量不同程度低于叶芽, 因此呈现人们熟知的桃先花后叶的生物学现象^[8]。近几年, 随着设施栽培和亚热带桃的迅猛发展, 全球气候变暖可能导致桃栽培区域紧缩, 桃产业的发展对栽培地区提出南延的新要求, 国内外学者开始聚焦低需冷量种质的评价挖掘和种质创制^[8-11], 有效扩充了低需冷量种质, 对其生长物候特点也逐渐有了较清晰的认识。本研究团队近年发现低需冷量种质或品系会出现同时开花展叶的花叶同放以及展叶先于开花的先叶后花物候进程, 颠覆了桃先花后叶的传统认知。为了更好地理清现代产业形势下桃花物候进程, 本研究系统地讨论了不同需冷量桃花物候进程类型, 以及各物候进程下花芽与叶芽的需冷量和需热量差异表现模式, 探究需冷量和需热量差异对花叶物候进程的影响规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试的桃种质 (涉及普通桃、新疆桃、山桃、陕甘山桃、甘肃桃和光核桃 6 个变种; 2018-2019 年度共试验 99 份, 2019-2020 年度共试验 257 份, 其中连续试验 2 年的种质有 96 份)。取自江苏省农业科学院国家果树种质南京桃资源圃, 各年度种质名录见表 1。土壤表层肥沃, 排灌通畅, 树龄为 3~4 年生, 统一管理, 生长正常。

表 1 各年度桃种质名录

Table 1 List of peach germplasm in two years

年度 Year	序号 Number	名称 Name	序号 Number	名称 Name	序号 Number	名称 Name	序号 Number	名称 Name	序号 Number	名称 Name
2018-2019	1	下岭背毛桃 1 号	21	白花山桃	41	银河	61	喀什李光	81	深州红蜜
	2	泰国花桃	22	红花山桃	42	新疆蟠桃	62	黄金美丽	82	霜红蜜
	3	福建毛桃	23	超五月火	43	青叶冬桃	63	琿春桃 3	83	柳叶佛桃
	4	巴 6	24	Flordaking	44	新疆大甜仁	64	红叶冬桃	84	迟园蜜
	5	南山甜桃	25	TX4E169	45	陕甘山桃	65	筑波 5 号	85	寒露蜜
	6	南山甜桃 1 号	26	TX4D170	46	拉维尔双	66	早花露	86	迎庆
	7	南山甜桃 2 号	27	TX4C188LWN	47	金陵黄露	67	安农水蜜	87	汤山桃
	8	南山甜桃 3 号	28	Crimsonbaby	48	金霞蟠桃	68	霞晖 6 号	88	深州白蜜
	9	Tropic Prince	29	Sunsplash	49	锦香	69	白芒蟠桃	89	肥城 17 号
	10	云台山人桃	30	金霞早油蟠	50	撒花红蟠桃	70	BYDOP7029	90	满城雪城
	11	帚形山桃	31	金霞油蟠	51	雪白桃	71	白花水蜜	91	晚硕蜜
	12	探春	32	TX4F244C	52	银花露	72	雨花露	92	中华寿桃
	13	迎春	33	春蜜	53	玉露蟠桃	73	湖景蜜露	93	新疆黄肉
	14	阿里山毛桃	34	白花碧桃	54	半斤桃	74	红粉佳人	94	肥城 5311
	15	Flordaglo	35	白花山碧桃	55	金山早红	75	五宝桃	95	双白
	16	Flordacrest	36	甘肃桃	56	华玉	76	嘉兴柱形桃	96	肥城 39 号
	17	Sunblaze	37	陕西桃巴旦	57	朝霞	77	花玉露	97	菊花桃
	18	Sunraycer	38	甘肃桃 2 号	58	早上海水蜜	78	仓方早生	98	肥城 51-28
	19	TX2C104N	39	玉霞蟠桃	59	早魁蜜	79	奉化蟠桃	99	香桃
	2019-2020	20	TX2B7N	40	早黄蟠桃	60	TX4C189LN	80	五月鲜扁干	
1		帚形山桃	27	Sunblaze	53	玉霞蟠桃	79	绯桃	105	金霞蟠桃
2		下岭背毛桃 1 号	28	Sunraycer	54	沛县冬桃	80	丰黄	106	单瓣白花
3		探春	29	TX2C104N	55	曲靖甜桃	81	弗雷德里克	107	吊枝白
4		白花山桃	30	Crimsonbaby	56	瑞光美玉	82	金丰	108	贵州青桃
5		迎春	31	TX2B7N	57	锡蜜	83	金花露	109	黑油桃
6		南山甜桃	32	Sunsplash	58	霞晖 5 号	84	丽水桃 13 号	110	红垂枝
7		红花山桃	33	南山甜桃 1 号	59	霞晖 8 号	85	丽水桃 15 号	111	红肉桃 1 号
8		大暑桃	34	南山甜桃 2 号	60	早硕蜜	86	毛紫桃 318	112	红叶桃
9		合欢二色	35	南山甜桃 3 号	61	红桃	87	启东油桃	113	接桃
10		红花桃	36	Tropic Prince	62	奉化玉露(早)	88	日本 89	114	连黄
11		金莹	37	云台山人桃	63	霞光	89	桃花 1 号	115	芒种露
12		秋白桃	38	甘肃桃 2 号	64	陕甘山桃	90	天津水蜜东	116	南京白沙
13		乌黑鸡肉桃	39	金霞早油蟠	65	金晖	91	天津水蜜西	117	神农红肉
14		夏至桃	40	金霞油蟠	66	新疆蟠桃	92	透心红	118	双喜红
15		云南桃 49 号	41	低油 RS	67	新疆大甜仁	93	图八德	119	霞晖 1 号
16		泰国花桃	42	甘肃桃 1 号	68	拉维尔双	94	晚湖景	120	夏季桃
17		福建毛桃	43	白花碧桃	69	金陵黄露	95	新白花	121	小红袍
18		阿里山毛桃	44	白花山碧桃	70	撒花红蟠桃	96	血桃	122	早露蟠桃
19		Flordaglo	45	甘肃桃	71	雪白桃	97	扬州早甜桃	123	大红袍
20		Flordacrest	46	早黄蟠桃	72	CrimsonGold	98	一线红	124	大红袍 - 新
21		Flordaking	47	超五月火	73	GF677	99	印度红肉	125	大湖景
22		TX4D170	48	TX4E169	74	GYT026	100	云南桃 51 号	126	花 8
23		TX4C188LWN	49	常绿毛桃 1 号	75	红肉 138	101	中湖景	127	日川白凤
24		TX4F244C	50	银河	76	大团蜜露	102	紫金红 1 号	128	瑞光 18
25		春蜜	51	早凤王	77	点花白凤	103	紫金红 2 号	129	酥红
26	巴 6	52	青叶冬桃	78	二早桃	104	紫金红 3 号	130	酸肉大红袍	

表 1(续)

年度 Year	序号 Number	名称 Name								
2019-2020	131	新疆 3 号	157	珲春桃 2	183	红粉佳人	209	粉肉色碧桃	235	肥城 47 号
	132	正姬	158	野鸡红	184	珲春桃 3	210	云南桃 42 号	236	晚不丰
	133	紫毛桃 480	159	黄金美丽	185	仓方早生	211	奉化玉露(晚)	237	肥城 17 号
	134	紫油桃 4 号	160	红叶冬桃	186	早上海水蜜	212	新疆 2 号	238	柳叶肥桃
	135	宣城甜桃	161	银花露	187	喀什李光	213	霞脆	239	汤山桃
	136	金童 9 号	162	安农水蜜	188	大久保	214	美香	240	深州白蜜
	137	新疆 1 号	163	锦香	189	汉南迟 2	215	新疆 5 号	241	霜红蜜
	138	红肉咸	164	玉露蟠桃	190	红花碧桃	216	霞晖 6 号	242	奉化蟠桃
	139	金山早露	165	早魁蜜	191	金童 5 号	217	金山早红	243	五月鲜扁干
	140	六月团	166	白芒蟠桃	192	浏阳四斤桃	218	白花水蜜	244	深州红蜜
	141	砂子早生	167	BYDOP7029	193	泸水-6	219	雨花露	245	柳叶佛桃
	142	云南桃 41 号	168	半斤桃	194	秋半斤	220	Armking	246	中华寿桃
	143	紫油桃 1 号	169	湖景蜜露	195	人面桃	221	春蕾	247	五宝桃
	144	紫油桃 5 号	170	华玉	196	铁井 1 号	222	二色碧桃	248	花玉露
	145	紫油桃 7 号	171	金陵锦桃	197	象牙白	223	F2 垂枝	249	肥城 5311
	146	紫油桃 9 号	172	金旭	198	孝感 LZ	224	哈露红	250	肥城 5182
	147	大甜桃	173	平碑子	199	宣城甜桃 2 号	225	日本白凤	251	肥城白里
	148	罐桃 5 号	174	早白花	200	硬肉 5	226	日月桃	252	香桃
	149	火珠	175	早美	201	紫油桃 2 号	227	五月鲜	253	双白
	150	绛桃	176	筑波 5 号	202	紫油桃 6 号	228	紫肉桃	254	新疆黄肉
	151	陆林	177	嘉兴柱形桃	203	扬桃 40 号	229	迟园蜜	255	肥城 39 号
	152	曙光	178	白碧桃	204	鸳鸯垂枝	230	寒露蜜	256	肥城 51-28
	153	四月半	179	朝霞	205	朱粉垂枝	231	迎庆	257	菊花桃
	154	胭脂桃	180	TX4C189LN	206	珲春桃 1	232	满城雪城		
	155	紫碧桃 489	181	晖雨露	207	早花露	233	晚硕蜜		
	156	紫油桃 3 号	182	锦绣	208	北京一线红	234	肥城 1-72		

1.2 试验方法

1.2.1 枝条培养确定内休眠结束日期 2018-2019 年度和 2019-2020 年度整个试验过程,由自计温度计记录每小时的温度。种质枝条室内培养确定内休眠结束日期参照王力荣等^[12]的方法进行,略有改动。从落叶期开始,每隔 5 d 或冷量积累大于 50 h,从田间生长健壮的树体上随机选取一年生枝条 5 枝,长度 30~40 cm,枝条基部留 5 cm 左右无芽部分。枝条采回后,剪平枝条基部,插入约 3 cm 深的 5% 蔗糖溶液中,立即移入到玻璃温室。温室控制培养条件:温度(昼/夜)25 °C/25 °C,光/暗时数 12 h/12 h,光照强度 2000 lx,空气相对湿度为 60%~70%。每隔 3 d 换 1 次蔗糖溶液,并将枝条基部剪去 2~3 mm,露出新茬。培养 12 d 后进行分级统计和计算。叶芽分级标准:1 级,未萌动;2 级,萌动;3 级,顶尖露绿;4 级,叶伸出;5 级,叶开放。花芽分级标准:1 级,未萌动;2 级,顶端露绿;3 级,顶端露红;4 级,花蕾期;5 级,花朵开放。当各级的加

权平均值等于或大于 2.5 时,则采样日为内休眠结束日期。计算公式:加权平均值 = $\sum_{i=1}^5 iXi / \sum_{i=1}^5 Xi$,式

中:i 为叶芽或花芽萌发级别;Xi 为各级别芽数。

1.2.2 盛花期和展叶期调查 对所试桃盛花期和展叶期进行田间调查。方法参见《桃种质资源描述规范和数据标准》^[13],具体为全树 25% 花完全开放的时间为盛花期,全树 5% 叶芽的第 1 枚叶片铺平展开的时间为展叶期。

1.2.3 需冷量和需热量估算 采用 0~7.2 °C 模型^[14]对桃芽打破内休眠过渡到生态休眠所需的需冷量进行估算。根据 0~7.2 °C 模型确定 2 年的低温累积起点分别为 12 月 6 日和 11 月 27 日;计算低温累积起点至内休眠结束日期时的需冷量 = \sum (日气温在 0~7.2 °C 之间的小时数),单位为 h。采用有效积温模型^[15]对桃芽打破生态休眠实现正常开花展叶的需热量进行估算。计算打破内休眠日期始,盛花期或展叶期止的需热量(有效积温) = \sum (日平均气温 -

生物学零度),单位为 D·℃,桃的生物学零度为 4℃^[16]。

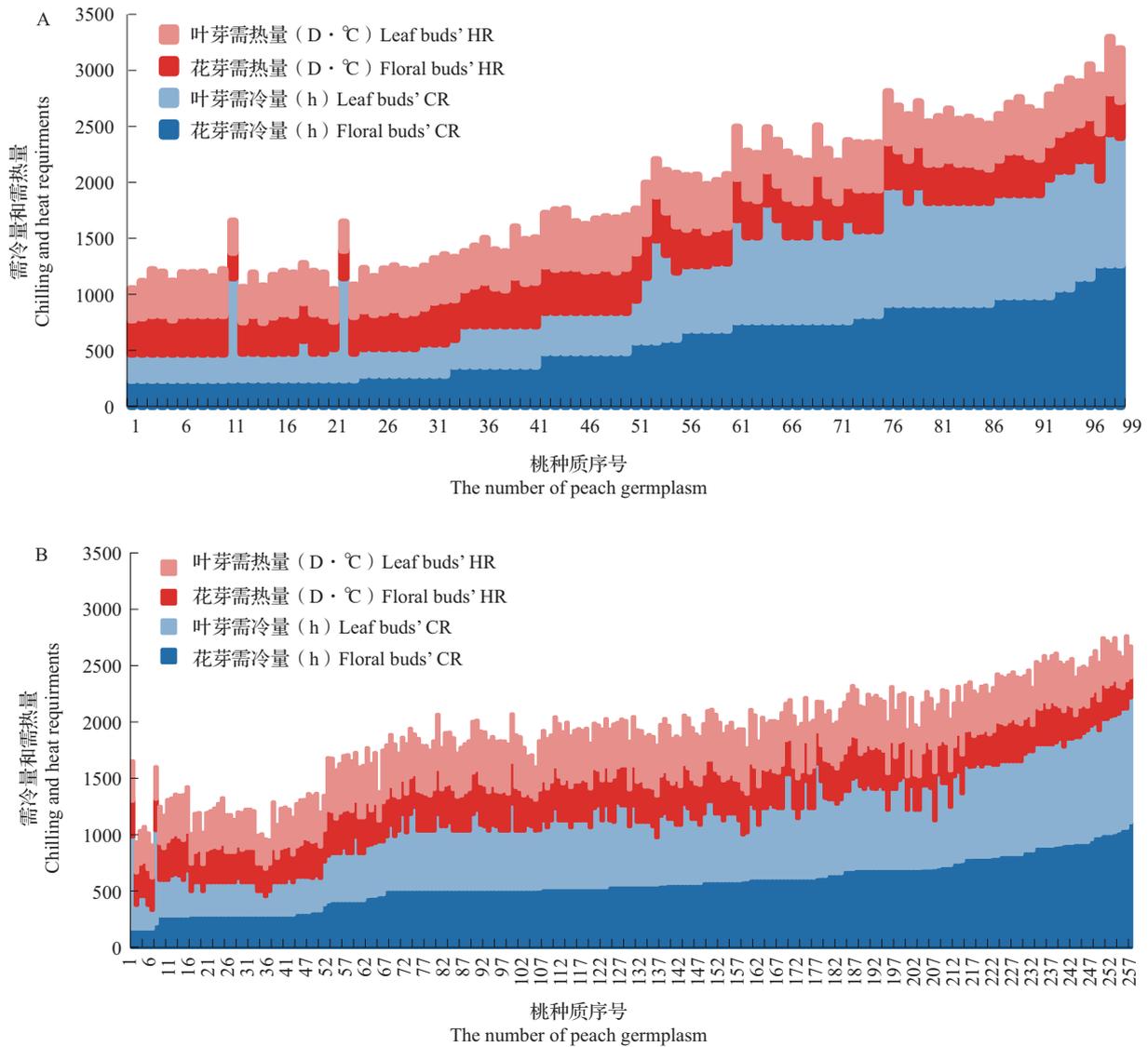
1.2.4 需冷量和需热量比较 对所试每份桃种质的花芽需冷量(CR_花)和叶芽需冷量(CR_叶)、花芽需热量(HR_花)和叶芽需热量(HR_叶)进行比较,根据每份桃种质花芽与叶芽需冷量和需热量的比较结果,综合判断其需冷量和需热量差异表现模式。预期可能会表现出的差异模式有 9 种,具体为:
 CR_花 = CR_叶, HR_花 = HR_叶; CR_花 = CR_叶, HR_花 > HR_叶;
 CR_花 = CR_叶, HR_花 < HR_叶; CR_花 < CR_叶, HR_花 = HR_叶;
 CR_花 < CR_叶, HR_花 > HR_叶; CR_花 < CR_叶, HR_花 < HR_叶;
 CR_花 > CR_叶, HR_花 = HR_叶; CR_花 > CR_叶, HR_花 > HR_叶; CR_花 > CR_叶, HR_花 < HR_叶。

1.2.5 数据统计 试验数据采用 Excel(Office 2016)软件进行数据分析和作图。

2 结果与分析

2.1 桃花芽和叶芽的需冷量和需热量

根据模型估算结果可知,2018-2019 年度,花芽需冷量为 234~1264 h,叶芽需冷量为 234~1138 h,花芽需热量为 245~434 D·℃,叶芽需热量为 276~528 D·℃; 2019-2020 年度,花芽需冷量为 165~1264 h,叶芽需冷量为 165~1108 h,花芽需热量为 178~427 D·℃,叶芽需热量为 255~535 D·℃。将所有种质按花芽需冷量从小到大排序,绘制出各年度花芽和叶芽的需冷量和需热量堆积柱形图(图 1)。总体而言,各



A: 2018-2019 年度; B: 2019-2020 年度; 下同
A: 2018-2019 year, B: 2019-2020 year, the same as below

图 1 桃各年度花芽和叶芽的需冷量和需热量

Fig.1 Chilling and heat requirements of floral and leaf buds in peach in two years

种质间花芽与叶芽的需冷量和需热量差异不统一,呈现出相等、大于或小于的复杂多样性。大趋势表现为花芽与叶芽的需冷量相差不大,仅帚形山桃和红花山桃等极少数种质花芽需冷量明显低于叶芽;而花芽的需热量总体比叶芽偏低。

表2 各年度花芽不同需冷量类型桃份数

Table 2 Number of peach germplasms with different chilling requirements of floral bud in two years

种质类型 Germplasm type	分类标准(h) Classification standard	年度 Year	份数 Number of germplasms	2年重复份数 Number of duplicate germplasms in two years
极低需冷量 Very low chilling requirement	$CR_{花} \leq 300$	2018-2019	33	30
		2019-2020	43	
低需冷量 Low chilling requirement	$300 < CR_{花} \leq 600$	2018-2019	23	14
		2019-2020	114	
中需冷量 Medium chilling requirement	$600 < CR_{花} \leq 900$	2018-2019	19	18
		2019-2020	79	
高需冷量 High chilling requirement	$CR_{花} > 900$	2018-2019	24	17
		2019-2020	21	

2.2 不同需冷量类型桃的花叶物候进程

根据对所试桃物候调查可知,2018-2019年度盛花期为3月8日至4月3日,展叶期为3月13日至4月7日;2019-2020年度盛花期为2月24日至3月27日;展叶期为3月8日至4月6日。2019-2020年度的盛花期和展叶期明显早于2018-2019年度,这可能与2019-2020年度气温偏高,热量积累迅速有关(据自计温度仪统计温度,2019-2020年11月1日至次年4月16日平均温度(12.06℃)比2018-2019年度的(8.79℃)总体偏高,平均高3.27℃。将所试种质按花芽需冷量从小到大排序,绘制出各年度盛花期和展叶期的散点图(图2)。总体表现为极低需冷量桃先开花展叶,然后依次为低、中、高需冷量类型桃,但趋势线较平缓,说明需冷量高低与开花展叶时间有一定的相关关系,但并不是唯一的决定因素。基于花芽需冷量高低分类的不同类型桃花叶物候进程有差异(图3)。极低和低需冷量桃均存在先花后叶、花叶同放和先叶后花3种花叶物候进程。具体为极低需冷量桃2年均出现了5份展叶期早于盛花期,即先叶后花的种质,以及分别出现了7份和6份盛花期和展叶期相同,即花叶同放的种质;低需冷量桃2年均出现了2份先叶后花,以及分别出现了5份和3份花叶同放的种质;而中和高需冷量桃只存在先花后叶1种花叶物候进程,表明极低和低需冷量桃其需冷量和需热量差异表现模式种类复杂且年度间有变动,中和高需冷量桃其需冷量

参照《桃种质资源描述规范和数据标准》描述的需冷量高低种质分类标准^[13],略微调整,将所试种质按花芽的需冷量高低分为极低、低、中和高4种类型,各类型种质份数见表2。

和需热量差异表现模式种类简单且年度间保持不变。桃表现出的3种花叶物候进程示例见图4。由图5可知,在不同类型桃中,表现为先花后叶的种质盛花期早于展叶期的天数有明显差异。极低和低需冷量桃盛花期和展叶期差异天数小的种质占比大,如2018-2019年度,79%的极低需冷量种质盛花期和展叶期接近,仅差1~3d;中和高需冷量桃盛花期和展叶期差异天数大的种质占比大,如2019-2020年度,分别高达76%和90%的中和高需冷量种质盛花期早于展叶期7d以上,说明极低和低需冷量桃表现出开花展叶时间非常接近的先花后叶物候进程,而中和高需冷量桃则表现出明显的先花后叶物候进程。

2.3 桃花叶物候进程的花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式

比较不同类型桃各花叶物候进程下的花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式(表3)。极低和低需冷量种质2年表现出的先花后叶、先叶后花、花叶同放3种花叶物候进程,其对应的花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式种类多样、种类数和各类占比年度间变化明显。花芽需冷量和需热量分别存在等于、小于或大于叶芽的情况,但花叶物候进程与需热量差异表现一致,即无论花芽需冷量是等于、小于还是大于叶芽,只要二者需热量相等,则表现为花叶同放;花芽需热量小于叶芽,则表现为先花后叶,反之则先叶后花。同一品种花叶

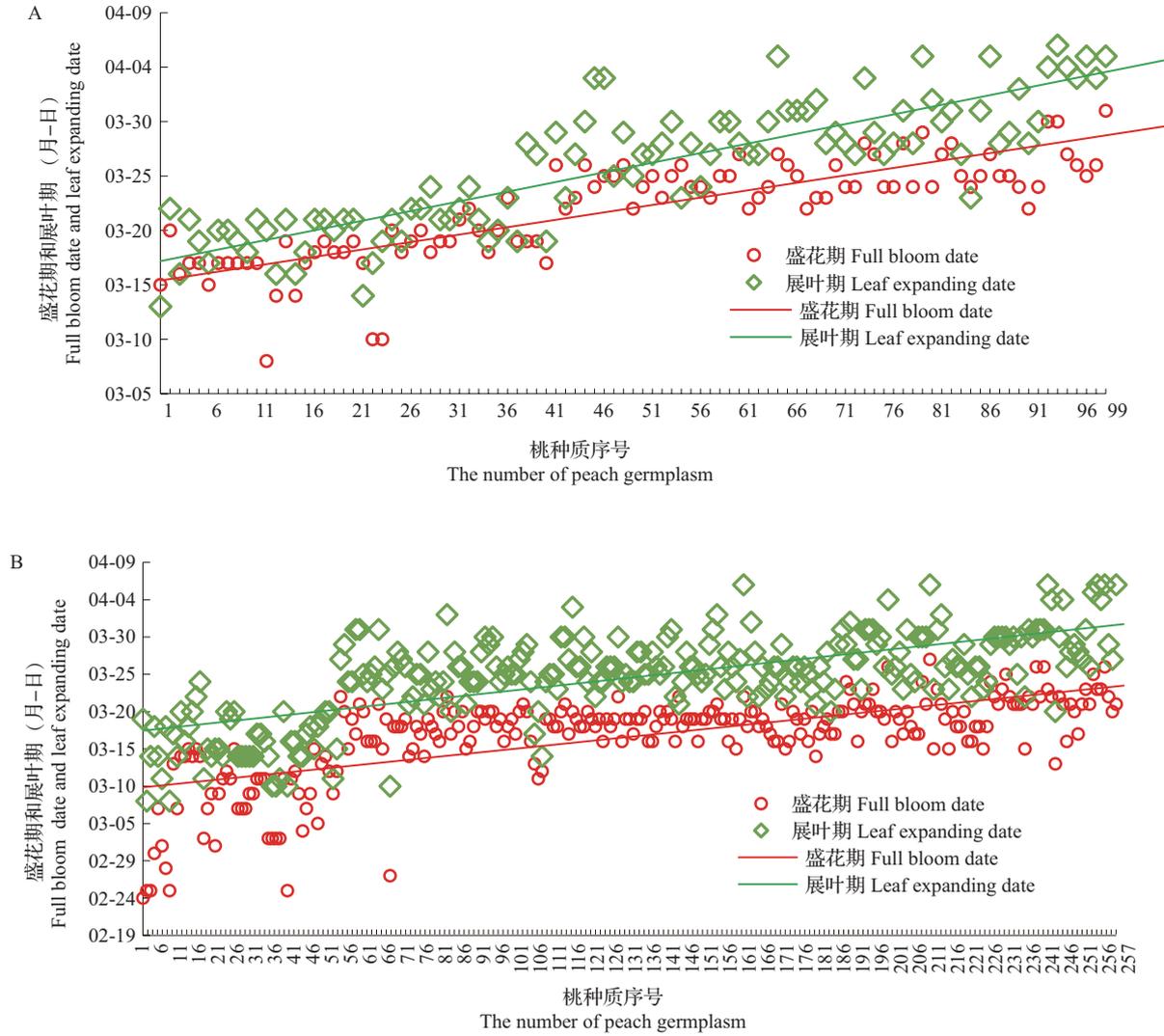


图 2 桃各年度 (A: 2018-2019 年度; B: 2019-2020 年度) 盛花期和展叶期统计
 Fig.2 Full bloom date and leaf expanding date of peach in two years (A: 2018-2019, B: 2019-2020)

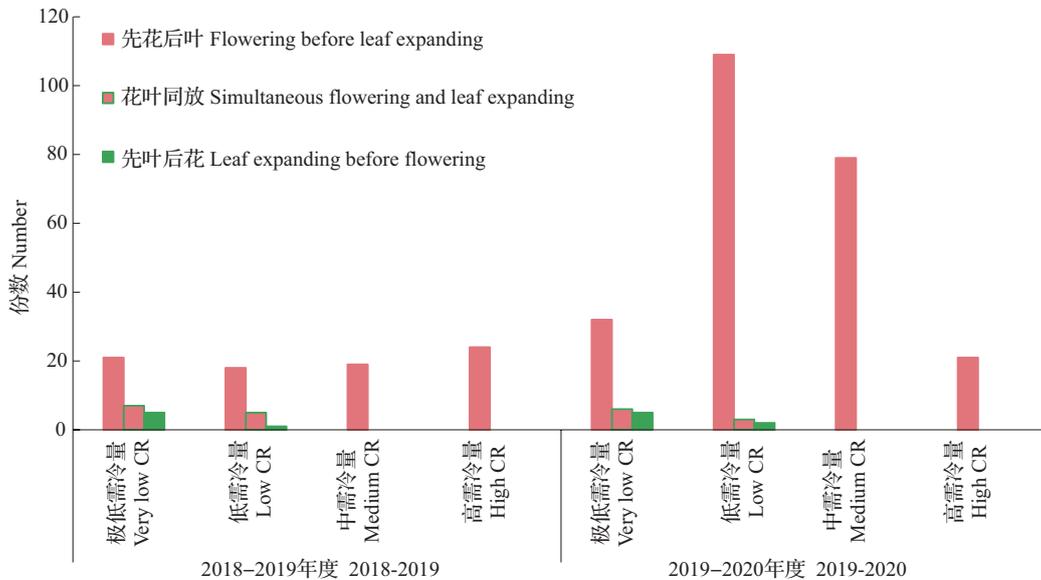
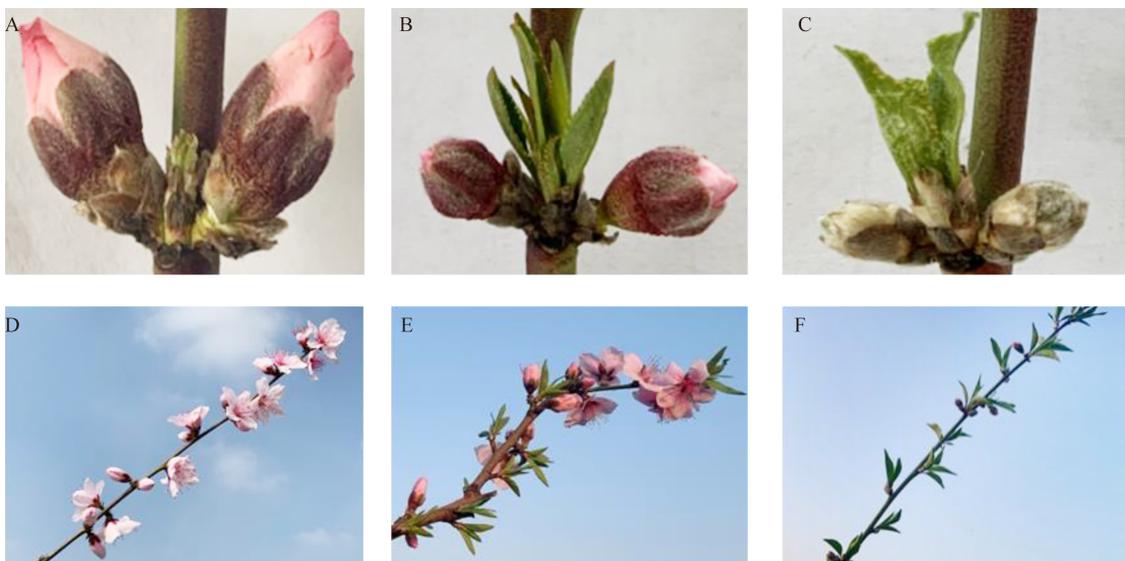


图 3 不同类型桃各年度花叶物候进程
 Fig.3 Phenological process of different types of peach in two years



A、D: 先花后叶 (霞脆); B、E: 花叶同放 (南山甜桃); C、F: 先叶后花 (常绿毛桃 1 号)
 A, D: Flowering before leaf expanding (Xiacui), B, E: Simultaneous flowering and leaf expanding (Nanshantiantao),
 C, F: Leaf expanding before flowering (Changlümaotao 1)

图 4 3 种花叶物候进程桃的枝条、花芽和叶芽展示 (2020 年度)

Fig.4 Shoots, floral buds and leaf buds of peach cultivars with three types of phenological process (In 2020)

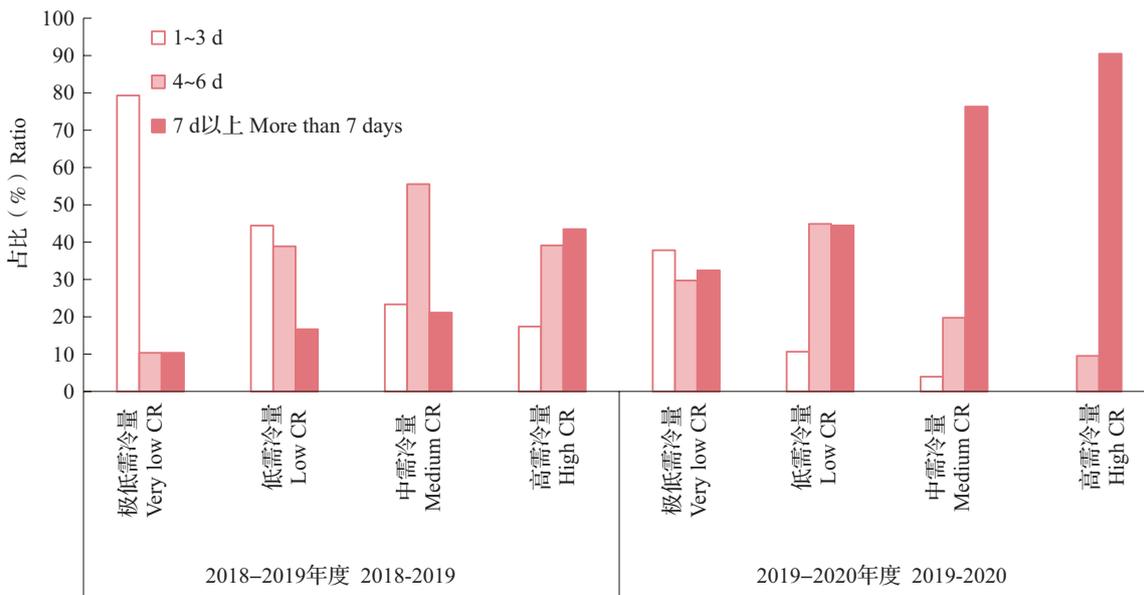


图 5 先花后叶桃盛花期早于展叶期天数的份数占比

Fig.5 Ratio of days with full bloom earlier than leaf expanding in flowering before leaf expanding peach

物候进程在不同年度间会发生变化,其需冷量和需热量差异模式也相应改变。如 2018-2019 年度花叶同放的 Tropic Prince, 在 2019-2020 年度为先叶后花; 2018-2019 年度盛花早于展叶 3 d 的南山甜桃, 在 2019-2020 年度为花叶同放; 2018-2019 年度展叶早于盛花 2 d, 即先叶后花的银花露, 在 2019-2020 年度展叶晚于盛花 3 d; 2018-2019 年度花叶同放的白花碧桃, 在 2019-2020 年度盛花期早于展叶

期 5 d。

中和高需冷量桃仅表现出先花后叶 1 种花叶物候进程, 其对应的花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式种类相较简单且年度间相同, 并且各种类占比年度间相差较小。虽然花芽的需冷量存在等于、小于或大于叶芽的情况, 但同极低和低需冷量桃一样, 花叶物候进程与需热量差异表现一致, 即花芽需热量一致小于叶芽, 全部表现为先花后叶。

表 3 桃花叶物候进程及其花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式

Table 3 Phenological process and chilling and heat requirement differences between floral bud and leaf bud in peach

种质类型 Germplasm type	年度 Year	花叶物候进程 Phenological process of flower and leaf	需冷量和需热量差异表现 Chilling and heat requirement differences	份数 Number of germplasms	占比 (%) Ratio	代表种质 Representative germplasm
极低需冷量 Very low chilling requirement	2018-2019	花叶同放	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} = HR_{叶}$	7	21.2	Tropic Prince
		先叶后花	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} > HR_{叶}$	5	15.1	常绿毛桃 1 号
		先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	10	30.4	TX4C188LWN
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	3	9.1	帚形山桃
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	8	24.2	Flordaglo
	2019-2020	花叶同放	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} = HR_{叶}$	6	13.9	南山甜桃
		先叶后花	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} > HR_{叶}$	5	11.6	高坡壁毛桃 1 号
		先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	14	32.6	TX4C188LWN
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	13	30.3	帚形山桃
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	5	11.6	Flordaglo
低需冷量 Low chilling requirement	2018-2019	花叶同放	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} = HR_{叶}$	5	21.9	白花碧桃
		先叶后花	$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} > HR_{叶}$	2	8.6	银花露
		先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	9	39.1	银河
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	7	30.4	雪白桃
	2019-2020	花叶同放	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} = HR_{叶}$	3	2.7	甘肃桃
		先叶后花	$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} > HR_{叶}$	2	1.8	六月团
		先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	60	52.6	银河
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	42	36.8	紫金红 2 号
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	7	6.1	雪白桃
中需冷量 Medium chilling requirement	2018-2019	先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	10	52.6	安农水蜜
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	6	31.6	早花露
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	3	15.8	霞脆
	2019-2020	先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	41	51.9	安农水蜜
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	28	35.4	早花露
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	10	12.7	霞脆
高需冷量 High chilling requirement	2018-2019	先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	14	58.3	新疆黄肉
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	6	25	中华寿桃
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	4	16.7	菊花桃
	2019-2020	先花后叶	$CR_{花} = CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	12	57.1	新疆黄肉
			$CR_{花} < CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	6	28.6	中华寿桃
			$CR_{花} > CR_{叶}; HR_{花} < HR_{叶}$	3	14.3	菊花桃

3 讨论

3.1 需冷量和需热量差异对花叶物候进程的影响

据报道,在其他落叶植物上,需冷量对花芽和叶芽破眠开花展叶时间,以及需冷量和需热量对花芽破眠开花时间的作用表现有区别。需冷量对李子的花芽破眠和开花时间起主导作用^[17];需冷量对苹果、扁桃、腊梅的破眠、开花时间和展叶生长起重要作用^[18-22];需冷量和需热量共同决定杏的花芽破眠和开花时间^[23]。Razavi等^[24]在桃上得出与杏类似的结论,但同时强调了需热量对开花时间起主导作用。但是,基于需冷量和需热量的差异,对桃花芽与叶芽开花展叶先后的花叶物候进程的探讨仅见郭梁等^[7]和张明昊等^[8]发表的文章。本研究是在前期研究的基础之上,结合实践观察,将种质按花芽需冷量高低分类,系统比较各类型桃开花展叶先后顺序,从花芽与叶芽需冷量和需热量差异角度讨论形成不同花叶物候进程的可能原因。此外,Li等^[25]研究发现,受全球气候变暖影响,桃的开花期较20世纪80年代提前了10 d。本研究结果也表明气候趋暖多变不仅会导致桃开花期和展叶期提前,还可能会对桃开花展叶的先后产生影响,并进一步证实需冷量和需热量与展叶开花时间相关^[8],提出极低和低需冷量种质会出现先花后叶、花叶同放和先叶后花3种花叶物候进程,而中和高需冷量种质仅有先花后叶1种花叶物候进程;桃花叶物候进程同花芽与叶芽的需冷量和需热量差异有直接关系,需热量差异主导花叶物候进程;极低和低需冷量桃需冷量和需热量差异模式种类多样、种类数和各种类年度间占比也会有明显差异,形成多样且年度间异变的花叶物候进程;而中和高需冷量桃年度间需冷量和需热量差异模式相同,各种类模式的占比基本一致,形成单一且年度间保持不变的花叶物候进程。本研究结果有助于应对气候趋暖多变对桃生产的影响。

3.2 极低和低需冷量桃花叶物候进程多样化形成的可能原因及开展相关研究的启示

植物开花与展叶的时间顺序不同,分为先花后叶、花叶同放和先叶后花3种类型。先花后叶是桃等大多数冬季休眠植物降低生殖风险的策略,使营养物质优先供给开花,有利于生殖器官的发育,花先于叶满树绽放,能够尽量减少叶片对花粉传播的干扰,综合奠定了成功繁殖的基础砝码,提高种子和果实生产率^[26-27]。先花后叶形成机制目前还未明确。传统观点认为主要是由花芽与叶芽对生长温度的要

求不同所决定的,花芽生长所要求的温度比叶芽低,初春的温度即可满足,所以花先开放,随着温度的进一步升高,叶芽才开始萌发^[28],本研究发现花叶物候进程主要取决于需热量差异与该理论类似;植物学前沿研究则基于维管物候发育学,主要聚焦在花芽叶芽对木质部和韧皮部等植物维管束系统的依赖度不同的角度进行探讨^[29-31],近期Savage^[32]通过研究10种先花后叶植物维管系统的资源分配差异,指出先花后叶植物通过在前一个生长季节增加对花芽的投入,使维管物候对花发育的影响最小化,这种分配机制允许其在不能支撑叶子生长的时候开花。但是该研究指出随着气候条件变得更加多变,全球变暖为大趋势、加上气候异常成为常态,冻害、暖冬、晚霜频率增加,先花后叶植物的生存和繁殖面临严峻考验。一些物种因无法正常成花和营养生长而逐渐被大自然淘汰,而另一些物种则在气候的影响下,逐渐进化出了新的生存繁殖策略,以实现大气候变化下的可持续生存繁衍。本研究所讨论的桃则是很好的例子,初步推论气候环境,特别是温度的趋暖和异变,导致花芽与叶芽需冷量和需热量差异模式多样化和年度间改变,再通过需热量差异的主导作用,从而形成桃先花后叶、花叶同放和先叶后花多样的花叶物候进程,以应对温度等非生物因素的影响。

需冷量和需热量不仅受遗传决定,还与环境有关^[9,33]。在现有评价方法体系下,由于年度间气候趋暖多变,即使同一品种年度间估算数值也会有出入,但是这并不会实质改变中或高需冷量花芽与叶芽需冷量和需热量的差异模式,花叶物候进程也相应稳定。但是相较中和高需冷量桃,相同的绝对差异在极低和低需冷量桃上会表现出更大的相对差异,因此更可能对需冷量和需热量差异模式产生影响,形成模式年度间的改变大,从而形成花叶物候进程的多样和异变。这也在一定程度上说明现有估算方法可能不适合评价极低和低需冷量种质的需冷量和需热量,而其相关机制也可能有别于其他中和高需冷量种质,该方面还有待进一步深入讨论。另外,在植物学理论研究领域,同一种植物呈现出多样的花叶物候进程现象,那么基于维管束系统的资源分配和季节性改变的机制探讨可能需要重新考量和亟待完善。

3.3 未来南方极低和低需冷量桃配套栽培技术调整的启示

随着全球气候变暖,在我国南方地区,桃中、高需冷量品种向低、中,甚至极低、低需冷量品种调整

是大趋势。目前,相关领域学者已经开始关注低需冷量种质的收集工作,以期为极低和低需冷量桃新品种的选育提供优秀的亲本材料^[34]。未来当极低和低需冷量栽培品种占主导时,容易出现多样化花叶物候进程,而且即使是同一品种的花叶物候进程也易受环境气温的影响而造成年度间差异。这一基础的桃栽培物候生物学现象将对研发配套的栽培技术措施提出新的要求。首先,不管是露地或是设施栽培,3月花期授粉座果季,极低和低需冷量桃大概率表现为花叶同放、先叶后花和开花展叶时间非常接近的花叶物候,相较中和高需冷量桃明显的先花后叶,其树体营养供应模式、枝头微生态环境,以及整个果园园区的大生态环境都可能不一样,病虫害发生种类和数量也将可能变化。因此,基于花芽与叶芽的需冷量和需热量积累规律,对花叶物候进程进行预判,对施肥、病虫害防控等保证生产的栽培管理技术的调整和改变应该被提前重视起来。其次,对于设施栽培而言,由于极低和低需冷量桃花叶物候进程受环境温度影响的弹性大,则对其进行人工控温调控开花展叶时间的可塑性强,这也给设施栽培控温调节桃树体生殖生长和营养生长提供了很好的契机,在该领域研发精准调控模式不会是空中楼阁。

参考文献

- [1] Yu J, Conrad A O, Decroocq V, Zhebentyayeva T, Williams D E, Bennett D, Roch G, Audergon J M, Dardick C, Liu Z, Abbott A G, Staton M E. Distinctive gene expression patterns define endodormancy to ecodormancy transition in apricot and peach. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11(28): 180
- [2] Zhu H, Chen P Y, Zhong S, Dardick C, Callahan A, An Y Q, Knocker S, Yang Y Z, Zhong G Y, Abbott A, Liu Z R. Thermal-responsive genetic and epigenetic regulation of DAM cluster controlling dormancy and chilling requirement in peach floral buds. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 114
- [3] Cantin C M, Wang X W, Almira M, Arús P, Eduardo I. Inheritance and QTL analysis of chilling and heat requirements for flowering in an interspecific almond × peach (Texas × Earlygold) F₂ population. *Euphytica*, 2020, 216(3): 51
- [4] 姜卫兵, 韩浩章, 戴美松, 汪良驹, 马凯. 苏南地区主要落叶果树的需冷量. *果树学报*, 2005, 22(1): 75-77
Jiang W B, Han H Z, Dai M S, Wang L J, Ma K. Study on the chilling requirement of leading deciduous fruit cultivars in southern part of Jiangsu province. *Journal of Fruit Science*, 2005, 22(1): 75-77
- [5] Zhao X, Han X, Wang Q, Wang X, Chen X, Li L, Fu X, Gao D. EARLY BUD BREAK 1 triggers bud break in peach trees by regulating hormone metabolism, the cell cycle, and cell wall modifications. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(12): 3512-3523
- [6] Prassinos C, Rigas S, Kizis D, Vlahou A, Hatzopoulos P. Subtle proteome differences identified between post-dormant vegetative and floral peach buds. *Journal of Proteomics*, 2011, 74(5): 607-619
- [7] 郭梁, Eike Luedeling, 戴君虎, 许建初. 叶芽花芽需热量差异导致植物先花后叶. *植物分类与资源学报*, 2014, 36(2): 245-253
Guo L, Luedeling E, Dai J H, Xu J C. Differences in heat requirements of flower and leaf buds make hysteresis trees bloom before leaf unfolding. *Plant Diversity and Resources*, 2014, 36(2): 245-253
- [8] 张明昊, 严娟, 蔡志翔, 沈志军, 马瑞娟, 张春华, 徐子媛, 俞明亮. 103份桃种质在南京地区的需冷量和需热量研究. *果树学报*, 2021, 38(1): 29-39
Zhang M H, Yan J, Cai Z X, Shen Z J, Ma R J, Zhang C H, Xu Z Y, Yu M L. Chilling and heat requirements of 103 germplasms of peach in Nanjing. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(1): 29-39
- [9] Kwon J H, Nam E Y, Yun S K, Kim S J, Song S Y, Lee J H, Hwang K D. Chilling and heat requirement of peach cultivars and changes in chilling accumulation spectrums based on 100-year records in Republic of Korea. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 288(15): 108009
- [10] Madhumala K, Kumar K, Sahay S, Ahmad F. Assessment of chemical characteristics of low chilling peach cultivars under agro-climatic conditions of Bihar. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2020, 9(2): 1651-1654
- [11] Tadeu M H, Pio R, Silva G N, Olmstead M, Locatelli G. Duration of the phenological stages of peach trees at tropics. *Scientia Horticulturae*, 2020, 261(5): 108976
- [12] 王力荣, 朱更瑞, 方伟超, 左覃元. 桃品种需冷量评价模式的探讨. *园艺学报*, 2003, 30(4): 379-383
Wang L R, Zhu G R, Fang W C, Zuo Q Y. Estimating models of the chilling requirement for peach. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(4): 379-383
- [13] 王力荣, 朱更瑞. 桃种质资源描述规范和数据标准. 第1版. 北京: 中国农业出版社, 2005
Wang L R, Zhu G R. Descriptors and data standard for peach (*Prunus persica* L.). 1st edition. Beijing: China Agriculture Press, 2005
- [14] Eggert F P. A study of rest varieties of apple and in other fruit species grown in New York State. *Proceeding Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1951, 51: 169-178
- [15] Anderson J L, Richardson E A, Kesner C D. Validation of chill unit and flower bud phenology models for "Montmorency" sour cherry. *Agricultural Horticulturae*, 1986, 184(7): 71-78
- [16] Davidson A, Silva D D, Dejong T M. The phyllochron of well-watered and water deficit mature peach trees varies with shoot type and vigour. *AoB Plants*, 2017, 9(5): 1-9
- [17] Ruiz D, Egea J, Salazar J A, Campoy J A. Chilling and heat requirements of Japanese plum cultivars for flowering. *Scientia Horticulturae*, 2018, 242(19): 164-169
- [18] Jose E, Encarnacion O, Pedro M G. Chilling and heat requirements of almond cultivars for flowering. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50(1): 79-85
- [19] Atkinson C J, Brennan R M, Jones H G. Declining chilling and

- its impact on temperate perennial crops. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 91: 48-62
- [20] Pedro M B, Nuno G, Nelson J M, Saibo M, Margarida O. Cold acclimation and floral development in almond bud break: insights into the regulatory pathways. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63 (12): 4585-4596
- [21] Denardi P D, Maryline B, Pamela P, Rafael A, Pierre R J, Pessoa S H, Bello F F, Fernando R L. Transcription profiling of the chilling requirement for bud break in apples: a putative role for FLC-like genes. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66 (9): 2659-2672
- [22] Li Z, Liu N, Zhang W, Wu C, Sui S. Integrated transcriptome and proteome analysis provides insight into chilling-induced dormancy breaking in *Chimonanthus praecox*. *Horticulture Research*, 2020, 198 (7): 1-19
- [23] Zhuang W, Cai B, Gao Z, Zhen Z. Determination of chilling and heat requirements of 69 Japanese apricot cultivars. *European Journal of Agronomy*, 2016, 74: 68-74
- [24] Razavi F, Hajilou J, Tabatabaei S J, Dadpour M R. Comparison of chilling and heat requirement in some peach and apricot cultivars. *Research in Plant Biology*, 2011, 1 (2): 40-47
- [25] Li Y, Cao K, Li N, Zhu G R, Fang W C, Chen C W, Wang X W, Zeng X L, Guo J, Zhang S S, Wang Q, Ding T Y, Wang J, Guan L P, Wang J X, Liu K Z, Guo W W, Arús P, Huang S W, Fei Z J, Wang L R. Genomic analyses provide insights into peach local adaptation and responses to climate change. *Genome Research*, 2021, 31 (4): 592-606
- [26] Elzinga J A, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis A E, Bernasconi G. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22 (8): 432-439
- [27] Munguia-Rosas M A, Ollerton J, Parra-Tabla V, De-Nova J A. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters*, 2011, 14 (5): 511-521
- [28] 祁承经. 园林树木学. 重庆: 重庆大学出版社, 2013: 5
Qi C J. Landscape dendrology. Chongqing: Chongqing University Press, 2013: 5
- [29] Savage J A, Cavender-Bares J M. Phenological cues drive an apparent trade-off between freezing tolerance and growth in the family Salicaceae. *Ecology*, 2013, 94 (8): 1708-1717
- [30] Chapotin S M, Holbrook N M, Morse S R, Gutiérrez M V. Water relations of tropical dry forest flowers: pathways for water entry and the role of extracellular polysaccharides. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26 (4): 623-630
- [31] Roddy A B, Brodersen C R, Dawson T E. Hydraulic conductance and the maintenance of water balance in flowers. *Plant, Cell and Environment*, 2016, 39 (10): 2123-2132
- [32] Savage J A. A temporal shift in resource allocation facilitates flowering before leaf out and spring vessel maturation in precocious species. *American Journal of Botany*, 2019, 106 (1): 113-122
- [33] Maulion E, Valentini G H, Kovalevski L, Prunello M, Monti L L, Daorden M E, Quaglino M, Cervigni G D L. Comparison of methods for estimation of chilling and heat requirements of nectarine and peach genotypes for flowering. *Scientia Horticulturae*, 2014, 177 (2): 112-117
- [34] 蔡志翔, 沈志军, 严娟, 宋娟, 张好艳, 马瑞娟, 俞明亮. 中国武夷山脉地区野生毛桃资源收集与初步评价. *植物遗传资源学报*, 2017, 18 (5): 874-885
Cai Z X, Shen Z J, Yan J, Song J, Zhang Y Y, Ma R J, Yu M L. Collection and primary evaluation of wild peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) resources in Wuyi Mountains in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (5): 874-885