

文章编号: 1001-1498(2010)06-0833-06

不同温度处理对‘绿世界’卡特兰花芽分化及内源激素动态变化的影响

郑宝强¹, 王雁^{1*}, 彭镇华¹, 李莉²

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 河北农业大学园艺学院, 河北保定 071001)

摘要: 运用酶联免疫法, 测定了卡特兰在花芽分化期经 3 种不同温度处理其新叶内源激素的动态变化, 结果表明: (1) 25 /20 处理能显著促进花芽分化, 30 /25 处理花芽能正常分化, 35 /30 处理抑制花芽分化; (2) 25 /20、30 /25 处理的新生叶片中赤霉素(GA₃)、玉米素(ZR)、脱落酸(ABA)含量增加, 吲哚乙酸(IAA)含量减少; 35 /30 处理抑制新生叶片中 GA₃、ZR、ABA 含量, 促进 IAA 含量, 而较低的 GA₃、ZR、ABA 含量和较高水平的 IAA 含量不利于花芽分化; (3) 35 /30 处理使 GA₃/IAA、GA₃/ZR 的比值处于一个较为稳定的状态, 而这种状态不利于花芽分化。保持较低的 IAA/ZR 与 IAA/ABA 水平, 有利花芽分化的继续进行。

关键词: 卡特兰; 花芽分化; 温度; 新叶; 内源激素

中图分类号: S731

文献标识码: A

The Effect of Different Temperature Treatments on Dynamic Changes of Endogenous Hormones and Flower-bud Differentiation of ‘Green World’ *Cattleya*

ZHENG Bao-qiang¹, WANG Yan¹, PENG Zhen-hua¹, LI Li²

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001, Hebei, China)

Abstract: The changes of endogenous hormones in the new leaves of *Cattleya* during the flower-bud differentiation phase with 3 temperature treatments were determined by ELISA. The results indicated that: (1) The flower-bud differentiation was significantly accelerated under the treatment of 25 /20, which was normal under treatment of 30 /25 and inhibited under treatment of 35 /30; (2) The contents of GA₃, ZR, and ABA were promoted while IAA was inhibited under the treatments of 25 /20 and 30 /25. It was opposite under the treatment of 35 /30. The low contents of GA₃, ZR, ABA and high content of IAA were not good for flower-bud differentiation; (3) The rates of GA₃/IAA and GA₃/ZR kept stable under the treatment of 35 /30 which was not good for flower-bud differentiation. Lower rates of IAA/ZR and IAA/ABA was required to keep the flower-bud differentiation continuing.

Key words: *Cattleya*; flower-bud differentiation; temperature; new leaves; endogenous hormones

卡特兰属 (*Cattleya*) 是兰科 (Orchidaceae) 附生兰类^[1], 有“热带兰之王”之称, 是国内外市场上广受欢迎的热带兰之一。目前研究表明, 热带兰由营

养生长转向生殖生长的重要环境信号是温度^[2], 温度过低或过高都会抑制花芽的分化和发育。蝴蝶兰 (*Phalaenopsis hybrida* Hort.)^[3-4]、石斛兰 (*Dendrobi-*

收稿日期: 2009-03-04

基金项目: 国家林业局“948”项目(2006-4-C07, 2005-4-37)

作者简介: 郑宝强(1981—), 男, 在读博士研究生, 主要从事园林植物与观赏园艺研究。

* 通讯作者。

um nobile Lindl.)^[5]、大花蕙兰(*Cymbidium hybridum* Hort.)^[6]等热带兰需要在一定的时期内接受某种程度的低温诱导才能成花,卡特兰成花是否受温度的影响却未见报道。本研究在卡特兰花芽分化期进行不同的温度处理,在观察花芽分化过程的基础上,通过对 4 种主要内源激素含量变化的对比分析,揭示温度对内源激素含量的调节作用及其与卡特兰花芽分化的关系,为卡特兰的花期调控提供相应的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2007 年 6 月下旬—8 月下旬在中国林业科学研究院科研温室内进行。供试品种为‘绿世界’(*Blc. Sung Ya Green* ‘Green World’ *Sung Ya Orch.*)。选择生长一致,生长势强的植株为试材,放入三台智能气候箱中,分别进行 25 /20 (日/夜温度,下同)、30 /25、35 /30 的处理,光周期设定为光照 12 h,黑暗 12 h,光强 $320 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,空气湿度 70%~80%。处理 1 周后开始取样,每隔 6 天取样 1 次,直到其中一处理肉眼能观察到花芽为止。每次每处理取样 8 个新生植株,剥去花鞘后将花芽迅速置于 FAA 固定液中,以备石蜡制片用,对新生叶片进行液氮速冻后转入超低温冰箱以备内源激素测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 花芽分化阶段的划分 通过石蜡切片,可将花芽分化阶段划分为未分化期(UnDP)、花序原基分

化期(IPDP)、花蕾原基分化期(SFDP)、萼片原基分化期(SDP)、花瓣原基分化期(PDP)、合蕊柱和花粉块分化期(CPDP)^[7]。

1.2.2 内源激素的测定 在确定花芽分化形态后,取相对应的新叶进行激素测定。参照李宗霆等^[8]的酶联免疫分析方法(ELISA),分别测定赤霉素(GA_3)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素(ZR)、脱落酸(ABA)。重复 3 次,每次重复测量 3 次,取平均值。

2 结果与分析

2.1 不同温度处理对卡特兰花芽形态分化的影响

从表 1 中可以看出,25 /20 处理下花芽分化迅速,几乎每 6 d 就能完成 1 个分化期,50 d 左右就能完成花芽分化,但在处理 18 d 后开始出现花芽干枯败育,并且在每次取样中都有干枯败育现象;30 /25 处理条件下,花芽分化比较慢,各分化期持续时间长,在处理期间内只进行到萼片分化期,但在处理期间花芽能正常进行分化,且败育率低;35 /30 处理下最终不能完成花芽分化,处理 12 d 后开始出现花芽干枯败育,在 36 d 之后花芽已不能正常发育,48 d 以后花芽全部干枯败育。这表明卡特兰花芽分化明显受温度的影响,在本试验的温度范围内,温度越低,完成花芽分化的时间越短,25 /20 处理能够显著地促进花芽分化,长时间 35 /30 高温处理抑制花芽分化,使花芽干枯败育。在北方温室栽培卡特兰经常出现空花鞘现象,有可能花芽分化期正处于盛夏时节,由高温而导致花芽败育。

表 1 不同温度处理对卡特兰花芽形态分化的影响

处理时间 /d	处理温度(日/夜) /		
	25 /20	30 /25	35 /30
6	IPDP(7) / UnDP(1)	IPDP(6) / UnDP(2)	IPDP(5) / UnDP(3)
12	SFDP(6) / IPDP(2)	IPDP(7) / UnDP(1)	IPDP(5) / UnDP(1) / - (2)
18	SDP(5) / SFDP(2) / - (1)	SFDP(6) / IPDP(2)	IPDP(6) / UnDP(1) / - (1)
24	PDP(4) / SDP(2) / - (2)	SFDP(5) / IPDP(2) / UnDP(1)	SFDP(4) / IPDP(2) / - (2)
30	CPDP(2) / PDP(4) / SDP(1) / - (1)	SFDP(6) / IPDP(2)	SFDP(4) / IPDP(1) / - (3)
36	CPDP(6) / PDP(1) / - (1)	SDP(5) / SFDP(2) / IPDP(1)	SFDP(1) / IPDP(1) / - (6)
42	CPDP(5) / PDP(1) / - (2)	SDP(6) / SFDP(1) / - (1)	SFDP(1) / - (7)
48	CPDP(6) / - (2)	SDP(7) / - (1)	- (8)
54	\	SDP(8)	- (8)

注: UnDP、IPDP、SFDP、SDP、PDP、CPDP 分别代表未分化期、花序原基分化期、花蕾原基分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、合蕊柱和花粉块分化期;“-”表示花芽干枯败育;“\”表示分化完成;括号内数字代表各分化期内的株数。

2.2 不同温度处理新叶中内源激素含量的动态变化 在不同的温度处理下,卡特兰都能从花序分化

期到花蕾分化期(分别为第 12、18、24 天达到花蕾分化期)。从图 1 可以看出:在此过程中,新叶中 GA_3 、

ZR、ABA 含量均上升, IAA 含量下降, 其中, 30 /25 和 35 /30 处理的变化基本一致; 在花蕾分化过程中(30 /25 为第 18 ~ 30 天, 35 /30 为第 24 ~ 36 天), GA_3 、ZR、ABA 含量同样保持上升趋势, 但 35 /30 处理上升幅度最小, 并且在花蕾发育过程中发生败育; 一旦进入萼片分化期(25 /20 为第 18 天, 30 /25 为第 36 天), GA_3 、ZR、ABA 的含量立即下降, 但随着萼片分化的进行, 3 种激素的含量逐渐升高; 只有 25 /20 处理在处理期间内到达了花瓣分化期(第 24 天), 此后, 新叶中 GA_3 、IAA 含量逐渐下降, ABA、ZR 含量则逐渐升高, 并且在进入合蕊柱分化期后(第 36 天), GA_3 含量达到最低点, IAA 在 1 周后达到最低点, ABA、ZR 则达到峰值。可以看出: 在卡特兰特殊的生殖器官发育过程中, 各种激素都出现明显的拐点, 这可能与其特殊的生理构造有关, 也预示着花芽分化即将结束, 各激素水平开始恢复常态。以后随着合蕊柱的分化, GA_3 、IAA 含量逐渐上升, ABA、ZR 含量则逐渐下降, 一直到分化结束。

在进入萼片分化期过程中, 各激素出现明显的

起伏现象, 这可能与萼片分化期细胞分化旺盛有关。 GA_3 在植物的生长过程中主要起促进伸长和促进细胞体积膨大的作用^[9], ZR 促进细胞分裂, 其浓度水平与细胞分裂的速度和时间成正相关, 而且还有与 GA_3 协调调运同化物质的作用^[10-13]; 而 ABA 含量下降, IAA 含量升高, 可能与促进生长有关。

30 /25 处理条件下, 只进行到萼片分化期, 各分化阶段的激素变化趋势与 25 /20 处理保持一致, 但各阶段新叶中 GA_3 、ZR、ABA 含量均比 25 /20 处理的高, 在花蕾分化末期, GA_3 、ZR、ABA 含量是同分化阶段 25 /20 处理的 1.87、1.53、2.11 倍, IAA 含量则是 25 /20 处理高于 30 /25 处理。

35 /30 处理条件下, 在前 24 d 新叶中各激素含量和 30 /25 处理变化趋势基本一致, 此时花芽还能正常分化。在处理 36 天之后, 花芽全部败育, 此时 GA_3 、ZR、ABA 含量降低并维持在较低水平一直到处理结束, IAA 含量则保持在一个较高水平, 而且呈缓慢升高趋势, 在处理末期花芽的 IAA 含量达到最高值(101.65 ng · g⁻¹)。

图 1 不同温度处理新叶中内源激素的变化

2.3 不同温度处理新叶中内源激素比值的变化

从图 2 可以看出: 3 个温度处理下, 新生叶片中

GA_3 /IAA 与 GA_3 /ZR、IAA/ZR 与 IAA/ABA 的变化趋势相一致。

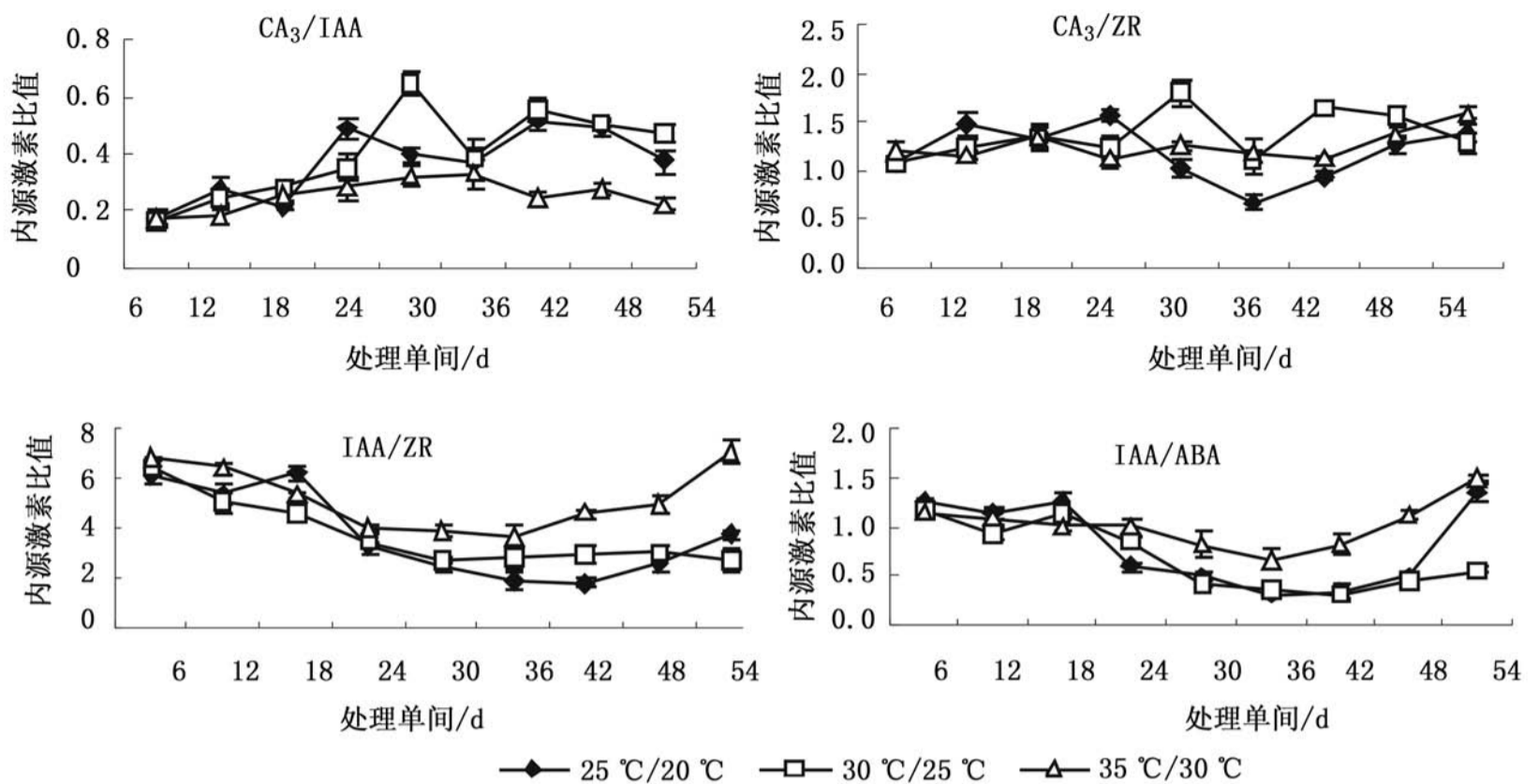


图2 不同温度处理下新叶中 GA_3/IAA 、 GA_3/ZR 、 IAA/ZR 、 IAA/ABA 比值的变化

新生叶片中 GA_3/IAA 、 GA_3/ZR 的比值由花序分化期到花蕾分化期略有上升,在萼片分化期稍微下降后升高,在花瓣分化期开始时达到最高,随着分化的进行, GA_3/IAA 、 GA_3/ZR 的比值逐渐下降,然后随着蕊柱分化的进程逐渐升高。

新生叶片中 IAA/ZR 、 IAA/ABA 的比值整体呈下降趋势,由花序分化期到花蕾分化期逐渐下降,在萼片分化期稍微升高后继续下降,在合蕊柱分化开始时达到最低点,随着合蕊柱分化的进行, IAA/ZR 、 IAA/ABA 的比值逐渐上升。

35 °C/30 °C 处理条件下, GA_3/IAA 、 GA_3/ZR 的比值虽然在花蕾分化期略有上升,但整体变化不明显;在前 24 d, IAA/ZR 、 IAA/ABA 的比值和 30 °C/25 °C 处理的变化趋势相一致,但随着花芽的败育,其比值开始明显高于正常分化的花芽。

3 结论与讨论

许多热带兰类植物的花芽分化都需要经过一段时间的持续低温,如蝴蝶兰,在 25 °C/20 °C 或 20 °C/15 °C 持续低温 4~5 周,花芽可以全部分化,若低温处理不足,会导致开花整齐度差,甚至不能完成花芽分化^[4]。另外,花芽分化有一定的温度上限,若蝴蝶兰所在环境的日平均气温大于 28 °C,花芽几乎不会发生^[14];大花蕙兰在 35 °C/25 °C 的温度条件下,花芽的形成受抑制^[6]。从本研究结果看,在卡特兰花芽分化期,35 °C/30 °C 处理抑制花芽分化,30 °C/25 °C 花芽能正常分化,25 °C/20 °C 能显著的促

进花芽分化。

3.1 不同温度处理下 GA_3 与花芽分化的关系

前人的研究证明,热带兰花序分生组织的诱导需要低温,而 GA_3 可以代替某些需冷植物开花所需的低温处理,叶振华等^[15]和王震宇^[16]在蝴蝶兰上的实验证明, GA_3 可促进花芽分化。目前认为, GA_3 可能起着刺激新的核糖核酸和蛋白质分子形成的作用,可以诱导 α -淀粉酶的形成,使淀粉水解为原糖,而还原糖的积累则可以促进花芽的分化^[17]。本研究结果表明:25 °C/20 °C、30 °C/25 °C 处理条件下, GA_3 在整个处理过程中呈波浪状上升;35 °C/30 °C 处理条件下,新叶中 GA_3 含量变化不大,一直维持在较低状态,没有明显的峰值,而且在花芽败育后 GA_3 有降低趋势,这说明高温抑制 GA_3 的生成。Chen 等^[3]研究发现,蝴蝶兰花序轴抽出后,注射 GA_3 可诱导在高温下开花,Ohno^[18]和何穗华等^[19]在高温时用 GA_3 处理大花蕙兰的花穗,可减少花蕾,提高座蕾率,使其正常开花,并认为 GA_3 能有效减少大花蕙兰对温度的敏感性。笔者认为高温抑制 GA_3 的生成,但通过外施 GA_3 可以弥补,所以热带兰能在高温下正常开花。

3.2 不同温度处理下 IAA 与花芽分化的关系

关于 IAA 在植物成花中的作用,是一个有争议的问题。Grochowska 等^[20]发现,运输抑制剂乙烯利 (CEPA)、邻氨基苯甲酸 (NPA)、三碘苯甲酸 (TBA) 均减少果树梢尖和果实输出 IAA 而促进花芽分化,从而间接地证明高水平的 IAA 是抑制花芽孕

育的信号。史继孔等^[21]研究认为, IAA 可能在银杏 (*Ginkgo biloba* L.) 雌花芽分化中起促进作用。

从本试验结果可以看出: 在 3 个温度处理的前 24 d 内, 新叶中 IAA 含量总体呈下降趋势, 后来在 35 /30 处理条件下, IAA 开始保持较高的水平, 并在花芽败育后 IAA 含量逐渐升高; 25 /20 处理条件下, 在合蕊柱分化前降到最低水平, 以后随着合蕊柱的生长保持相对稳定的上升水平; 30 /25 在处理期内虽然稍有起伏, 但也保持降低趋势。以上说明长时间的高温处理诱导 IAA 生成, 而高水平的 IAA 含量不利于花芽分化, 这同 Goh 等^[22-23]在杂种兰花 (*Aranda deborah* Singapore Bot. Gdns) 和石斛兰上观察到 IAA 抑制花芽形成相吻合。

3.3 不同温度处理下 ZR 与花芽分化的关系

ZR 能够促进植物成花, 其作用在于促进细胞分裂, 其含量的高低实际上反映出植物体内细胞分裂及代谢活动的强度^[24]。Duan 等^[25]在研究 \times *Doriella Tiny* (*Doritis pulcherrima* \times *Kingiella philippinensis*) 试管开花现象时发现, BA (细胞分裂素的一种) 能诱导花芽形成。

本研究结果表明: 35 /30 处理条件下, ZR 一直保持较低的水平, 花芽败育后开始下降; 25 /20 和 30 /25 处理条件下, 新叶中 ZR 整体呈上升趋势, 可见较高的 ZR 含量有利于花芽分化, 而高温抑制 ZR 的生成, 不利于花芽分化。

3.4 不同温度处理下 ABA 与花芽分化的关系

大量的研究表明, ABA 可以明显抑制营养生长并可能间接地影响花芽孕育^[26], 在苹果花芽孕育过程中, ABA 含量高对成花有促进作用, 反之则抑制成花^[27]。从本研究结果来看, 卡特兰在进行花芽分化时, 叶片和假鳞茎同时进行生长, 25 /20 处理条件下, 营养生长和生殖生长均快于其它处理, 而且 ABA 含量在合蕊柱分化前整体呈上升趋势; 30 /25 在处理期间内呈波浪状上升趋势; 35 /30 处理条件下, ABA 含量一直保持较低水平, 植株生长缓慢, 花芽最终败育, 可见高温抑制 ABA 生成, 低含量的 ABA 不利于花芽的分化, 但同时也抑制了其营养生长, 这与前人的研究结果不同, 这可能与营养或者 ABA 与其它激素协同作用有关, 其具体原因还有待于进一步研究。

3.5 不同温度处理下激素平衡与花芽分化的关系

前人研究结果表明, 激素平衡对花芽分化也有着重要作用, Grochowska 等^[28]对苹果的研究证明,

内源激素 CTK/GA₃ 的水平与花芽分化之间存在极显著的相关性, 曹尚银等^[29]研究认为与 CTK/IAA、ABA/IAA、GA₃/CTK 的平衡也存在着密切联系。

从本研究结果看: 花芽分化过程中激素平衡也是一个动态过程, 在进入萼片分化期和花瓣分化期新生叶片中 GA₃/IAA、GA₃/ZR 的比值下降, 其它分化阶段保持上升趋势, 而 35 /30 处理条件下, 在整个处理期间内变化不明显, 可见高温处理使 GA₃/IAA、GA₃/ZR 的比值处于一个较为稳定的状态, 而这种状态不利于花芽分化。35 /30 处理花芽败育后, IAA/ZR、IAA/ABA 的比值保持较高水平, 而其它 2 个处理则随分化的进行呈逐渐降低趋势, 可知花芽分化过程中, 保持较低的 IAA/ZR 与 IAA/ABA 水平, 既低浓度的 IAA 和高浓度的 ZR、ABA 相配合, 有利于花芽分化的继续进行。

关于花芽分化和各激素含量之间的关系还存在以下疑问: 3 个温度处理的前 24 d, 各处理新叶中的激素含量相差并不大, 但 25 /20 处理能显著的促进花芽分化, 这是否说明卡特兰花芽分化的启动与激素含量无相关性。从本研究看, 只能得出卡特兰花芽败育与激素含量有直接关系, 对 25 /20 处理能显著的促进花芽分化的原因还不清楚, 还有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] 胡松华. 热带兰花 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 33
- [2] Su W R, Chen W S, Koshioka M, et al. Changes in gibberellin levels in the flowering shoot of *Phalaenopsis hybrida* under high temperature conditions when flower development is blocked [J]. *Plant Physiology and Biochemistry* (Paris), 2001, 39 (1): 45 - 50
- [3] Chen W S, Liu H Y, Liu Z H, et al. Gibberellin and temperature influence carbohydrate content and flowering in *Phalaenopsis* [J]. *Physiologia Plantarum*, 1994, 90: 391 - 395
- [4] 黄胜琴, 郭建军, 叶庆生, 等. 温度对蝴蝶兰成花诱导的研究初探 [J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2003, 42 (4): 132 - 134
- [5] 李振坚, 王雁. 春石斛的花期调控 [J]. 中国花卉园艺, 2005 (4): 20 - 23
- [6] Yonekura S, Morita M. Effects of low temperature in winter on the growth and flowering of *Cymbidium* in highland [J]. *Res Aichi Agric Res*, 1993, 25: 251 - 257
- [7] 郑宝强, 王雁, 彭镇华, 等. 卡特兰的花芽形态分化 [J]. 园艺学报, 2008, 35 (12): 1825 - 1830
- [8] 李宗霆, 周燮. 植物激素及其免疫检测技术 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996: 280 - 298
- [9] 李梅兰, 曾广文, 朱祝军. 菜心茎尖 DNA 甲基化水平及 GA、蛋白质含量的变化与花芽分化 [J]. 浙江大学学报, 2002, 28 (2): 161

- [10] aspar T, Kevers C, Penel C, *et al.* Plant hormones and plant growth regulators in plant tissue culture [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 1996, 32: 272 - 289
- [11] Lewis D H, Burge G K, Schmiere D M, *et al.* Cytokinins and fruit development in the Kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). I. changes during fruit development [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98: 179 - 186
- [12] 吕英民, 张大鹏, 严海燕. 糖在苹果果实中卸载机制的研究 [J]. *园艺学报*, 1999, 26(3): 141 - 146
- [13] Ulger S, Sonmez S, Kargacier M, *et al.* Determination of endogenous hormones sugar and mineral nutrition levels during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on flower formation in olive [J]. *Plant Growth Regul*, 2004, 42(1): 89 - 95
- [14] Sakanishi Y, Imanishi H, Isida G. Effect of temperature growth and flowering of *Phalaenopsis amabilis* [J]. *Bul Univ Osaka Ser*, 1980, B32: 1 - 9
- [15] 叶振华, 张雪梅, 李秋霞, 等. 蝴蝶兰催花技术研究 [J]. *广东园林*, 1996 (4): 21 - 24
- [16] 王震宇. 低温和 GA_3 对蝴蝶兰开花的调节 [D]. 广州: 华南师范大学, 2000: 33 - 56
- [17] Zhang J H, Gao Q. On the characteristics of physiological metabolism during floral bud differentiation and development of cotton [J]. *Journal of Shanghai Agricultural College*, 1991, 9(1): 1 - 6
- [18] Ohno H. Microsporogenesis and flower bud blasting affected by high temperature and gibberellin acid in *Cymbidium* (*Orchidaceae*) [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1991, 60(1): 159 - 165
- [19] 何穗华, 郑平, 赵贵林, 等. 赤霉素处理提高大花蕙兰座蕾率试验初报 [J]. *广东农业科学*, 2004(6): 58 - 59
- [20] Grochowska M J, Hodun M. The dwarfing effect of single application of growth inhibitors to the root stem connection the "collar tissue" of five species of fruit trees [J]. *Journal of Horticultural Science*, 1997, 72(1): 83 - 91
- [21] 史继孔, 张万萍, 樊卫国, 等. 银杏雌花芽分化过程中内源激素含量的变化 [J]. *园艺学报*, 1999, 26(3): 194 - 195
- [22] Goh C J, Seetoh H C. Apical control of flowering in an orchid hybrid *Aranda deborah* [J]. *Ann Bot*, 1973, 37: 113 - 119
- [23] Goh C J, Yang A L. Effects of growth regulators and decapitation on flowering of *Dendrobium* orchid hybrids [J]. *Plant Science Letters*, 1978, 12: 287 - 292
- [24] 张上隆, 阮勇凌, 储可铭, 等. 温州蜜柑花芽分化期内源玉米素和赤霉素的变化 [J]. *园艺学报*, 1990, 17(4): 270 - 274
- [25] Duan J X, Yazawa S. In vitro floral development in \times *Doriella Tiny* (*Doritis pulcherrima* \times *Kinsella Philippinensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 1994, 59: 253 - 264
- [26] Rakngan J, Gemma H, Iwahori S. Flower bud formation in Japanese pear trees under adverse conditions and effects of some growth regulators [J]. *Journal of Japanese Tropical Agriculture*, 1995, 39(1): 1 - 6
- [27] 曹尚银, 张俊昌, 魏立华. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化 [J]. *果树科学*, 2000, 17(4): 244 - 248
- [28] Crochowska M J, Karaszewska A, Janlcowska B. The pattern of hormones of intact apple shoots and its changes after spraying with growth regulators [J]. *Acta Hort*, 1984, 149: 25 - 38
- [29] 曹尚银, 汤一卒, 张俊昌. GA_3 和 PP_{333} 调控苹果花芽孕育机理的研究 [J]. *园艺学报*, 2001, 28 (4): 339 - 341