网络出版时间:2026-05-11 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.11.010

不同枣种质需冷量与需热量及休眠生理变化研究

余小花[1,3],焦文丽[2,3],刘丹[1,3],石美娟[3],李碧聪[2,3],李豪杰[2,3],薛晓芳[3],
任海燕[3],苏万龙[3],王永康[3],刘丽[3],赵爱玲[3],李登科[3],李毅[3]

(1 山西农业大学 园艺学院,山西 晋中 030800;2 山西农业大学 林学院,山西 晋中 030800;
3 山西农业大学 果树研究所/果树种质创制与利用山西省重点实验室,山西 太原 030031)

[摘 要] 【目的】明确不同枣种质的需冷量与需热量差异,筛选适用于山西地区枣树的需冷量与需热量估算模型,解析其越冬期间的休眠生理响应特点。【方法】选取42份不同原产地的枣种质进行人工低温水培试验,从中筛选6份代表性种质,即稷山板枣、太谷壶瓶枣、临汾蜜枣、黄骅冬枣、灌阳长枣和韶关白枣进行自然低温动态水培萌芽试验,采用3种需冷量模型(≤7.2 ℃模型、0~7.2 ℃模型、犹他模型)和2种需热量模型(生长度小时模型、有效积温模型)估算各种质的需冷量与需热量。采用比色法测定6份代表性枣种质休眠期间生理指标的动态变化,并选取需冷量差异显著的临汾蜜枣和灌阳长枣2份种质,测定其休眠诱导期、生理休眠期、生态休眠期及田间萌芽期4个关键时期的内源激素含量,解析其越冬期间的休眠生理特点。【结果】人工低温条件下,42份枣种质的需冷量为0~607 C·U,可分为零需冷量(4份)、低需冷量(17份)、中需冷量(19份)和高需冷量(2份)4类。自然低温条件下,筛选出适宜山西地区需冷量估算模型为犹他模型,需热量估算模型为生长度小时模型,6份代表性种质的需冷量为0~492 C·U,需热量为5 575~7 559 ℃。有效积温模型估算的需热量与0~7.2 ℃模型、犹他模型的估算结果呈显著正相关。在休眠进程中,可溶性糖与游离脯氨酸含量先积累后降解;可溶性蛋白含量在生态休眠期呈波动变化;过氧化物酶活性仅在生理休眠启动与解除时出现明显峰值;丙二醛含量和超氧化物歧化酶活性在休眠诱导期呈下降趋势,在生理与生态休眠期均呈先升后降趋势。激素含量测定表明,高水平的脱落酸与赤霉素协同调控枣树进入生理休眠期,低水平的玉米素与茉莉酸有助于维持休眠状态;休眠解除时,高水平的生长素可以促进田间萌芽。【结论】适宜山西地区枣树的需冷量与需热量模型分别为犹他模型和生长度小时模型。不同枣种质需冷量差异显著,且需冷量与需热量呈极显著负相关。在枣树休眠及休眠解除过程中,可溶性糖、脯氨酸等物质参与了树体的营养生长调节,而脱落酸、赤霉素、生长素等内源激素也在枣树的休眠进程中发挥着直接或间接的调控作用。

[关键词] 枣;需冷量;需热量;休眠特性;山西地区

[中图分类号] S665.101 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)11-0098-15

Chilling requirement, heat requirement and dormancy physiological changes in different jujube germplasms

YU Xiaohua[1,3], JIAO Wenli[2,3], LIU Dan[1,3], SHI Meijuan[3], LI Bicong[2,3], LI Haojie[2,3],
XUE Xiaofang[3], REN Haiyan[3], SU Wanlong[3], WANGYongkang[3], LIU Li[3],
ZHAO Ailing[3], LI Dengke[3], LI Yi[3]

(1 *College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi* 030800, *China*; 2 *College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi* 030800, *China*; 3 *Pomology Institute, Shanxi Key Laboratory of Germplasm Improvement and Utilization in Pomology, Shanxi Agricultural University, Taiyuan, Shanxi* 030031, *China*)

[收稿日期] 2025-08-29 [修回日期] 2025-09-30

[基金项目] 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-30-1-07, CARS-30-ZZ-22);国家科技资源共享服务平台项目(NHGRC2023-NH12-1)

[作者简介] 余小花(1997—),女(彝族),四川凉山人,在读硕士,主要从事枣树资源鉴定研究。E-mail:2957784742@qq.com

[通信作者] 赵爱玲(1978—),女,山西临汾人,研究员,硕士生导师,主要从事枣资源鉴定和育种研究。E-mail:Zhyb186@126.com
石美娟(1975—),女,山西晋中人,副研究员,主要从事枣遗传育种研究。E-mail:gsssmj2014@163.com

Abstract：【Objective】This study aims to determine the differences in chilling and heat requirements among various jujube germplasms, select models suitable for estimating these requirements in Shanxi Province, and analyse its physiological response characteristics of dormancy during the overwintering period.【Method】Forty-two jujube germplasms from different origins were selected for artificial low-temperature hydroponic experiments, from which six representative germplasms (Jishanbanzao, Taiguhupingzao, Linfenmizao, Huanghuadongzao, Guanyangchangzao and Shaoguanbaizao) were screened for dynamic hydroponic germination experiments under natural low-temperature conditions. To estimate the chilling and heat requirements of each germplasm, three chilling models (≤7.2 ℃ model, 0－7.2 ℃ model, and Utah model) and two heat models (growing degree-hour model and effective accumulated temperature model) were applied. The colorimetric method was employed to determine the dynamic changes in physiological indicators during dormancy for six representative jujube germplasms. Furthermore, two germplasms Linfenmizao and Guanyangchangzao, which exhibited significant differences in chilling requirements were selected to measure endogenous hormone levels during four key periods: dormancy induction, physiological dormancy, ecological dormancy, and field bud break, thereby analysing the physiological characteristics of dormancy during overwintering.【Result】Under artificial low-temperature conditions, the chilling requirements of 42 jujube germplasms ranged from 0 to 607 C·U, which were classified into four categories: zero, low, medium, and high, with 4, 17, 19, and 2 germplasms, respectively. Under natural low-temperature conditions, the Utah model was identified as the optimal model for estimating chilling requirement in Shanxi region, while the growing degree-hour model was most suitable for calculating heat requirement. For the six representative jujube germplasms, chilling requirements ranged from 0 to 492 C·U, whereas heat requirements ranged from 5 575 to 7 559 ℃. Heat requirements estimated by the effective accumulated temperature model showed a significant positive correlation with those estimated by the 0－7.2 ℃ model and the Utah model. During the dormancy process, soluble sugar and free proline contents first accumulated and then degraded, whereas soluble protein content fluctuated during the ecological dormancy period. Peroxidase activity exhibited distinct peaks only at the onset and termination of physiological dormancy. Malondialdehyde content and superoxide dismutase activity showed a declining trend during the dormancy induction phase, while showing a pattern of first increasing and then decreasing during both physiological and ecological dormancy. Hormone quantification revealed that high levels of abscisic acid and gibberellin synergistically regulated the onset of physiological dormancy in jujube trees. Low levels of cytokinin and jasmonic acid contributed to maintaining the dormant state. Upon dormancy release, high levels of auxin promoted field sprouting.【Conclusion】The Utah model and the growing degree-hour model were identified as the most suitable for estimating chilling and heat requirements for jujube trees in the Shanxi region, respectively. Significant variations in chilling requirement existed among different germplasms, which exhibited a highly significant negative correlation with heat requirement. During dormancy and dormancy release of jujube trees, substances such as soluble sugars and proline participated in regulating vegetative growth, while hormones such as abscisic acid, gibberellin and auxin played direct or indirect regulatory roles throughout this phase.

Key words：*Ziziphus jujuba* Mill; chilling requirement; heat requirement; dormancy characteristics; Shanxi region

枣（*Ziziphus jujuba* Mill.）是原产于我国的落叶果树，主要分布于黄河中下游区域以及新疆的南疆地区，在长江流域也有种植[1]。需冷量（chilling requirement）和需热量（heat requirement）是衡量落叶果树休眠与萌芽特性的重要指标[2]，影响果实产量与品质[3]。一般果树在果实成熟采摘后随秋季降温和日照变短开始进入休眠诱导期，诱导到一定程度叶柄形成离层脱落进入落叶期，果树在持续低温的冬季进入生理休眠，此期需积累足够的冷量，冷量满足后若仍低温则处于生态休眠，等气温回升、热量积累足够后便自然发芽而进入萌芽阶段。枣作为南北方均可栽植的喜温、喜光树种，其生长发育

的冷量需求低于桃、樱桃等果树,而热量需求却显著高于桃、樱桃等温带果树[4]。我国枣种质资源丰富,长期生态驯化使不同原产区果树的需冷量和需热量存在显著差异。一些南方种质如灌阳长枣,因栽种在北方后需热量积累不足,其萌芽较北方枣种质明显推迟[5];北方品种如冬枣,向南移栽时则因需冷量不足导致展叶开花不整齐[6]。近年来,我国枣设施栽培产业发展迅速,其中休眠时间、升温时间是栽培技术的关键环节,但目前扣棚升温时间主要依赖经验判断或者来自水培插条试验数据,缺乏准确的需冷量与需热量数据支撑,常导致产量偏低,难以达到理想栽培效果[7]。因此,明确枣种质的需冷量与需热量,在引种选育和设施栽培工作中尤为重要。

目前,关于枣树需冷量的研究已取得一定进展。张川疆[8]对新疆地区京枣39、灸灸枣、伏脆蜜等20份枣种质需冷量进行了研究,认为新疆枣休眠需冷量的适宜估算模型是0~7.2 ℃模型。李程琛[9]对灵武长枣休眠特性与温度管理的研究发现,用≤7.2 ℃模型和犹他模型计算同一品种的需冷量,数值会相差近200个单位,且其需热量模型的估算结果也存在显著差异。石美娟等[10]对观赏枣开花所需积热量的估算表明,用有效积温模型估算观赏枣开花积热量更加符合田间实际。综观现有研究,相关品种主要集中于灵武长枣、冬枣等少数种质,缺乏对众多地方品种和种质资源的系统评价,且对于枣树需冷量与需热量的同步研究极少,而热量积累如何驱动枣树内部的生理生化变化,其规律仍有待深入探讨。

本研究选取42份不同原产地枣种质,开展了自然低温和人工低温两个条件下的水培发芽动态试验,结合气象统计资料比较了3种需冷量模型和2种需热量模型估算的枣树冷、热需求,确定适宜山西地区枣树需冷量和需热量的最佳估算模型,同时测定分析了自然低温条件下枣树枝条韧皮部内营养物质、酶活性及激素的动态变化,以期明确不同枣种质的需冷量与需热量,分析自然状态下枣树的生理指标变化,进而为枣树栽培、引种和选育提供理论依据,并推动枣树设施栽培向标准化、精细化方向发展。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

试验于2022—2024年以定植于山西省太谷县国家枣种质资源圃(37°23′ N,112°32′ E)的枣种质为试材,选取树龄30年以上、生长健壮、长势栽培管理条件一致的样本植株,每种质选取3~5株。国家枣种质资源圃海拔830 m,年均温10.6 ℃,1月平均气温-7 ℃左右,无霜期150~180 d,年降水量400~600 mm。

按不同原产地选取42份种质进行人工低温水培试验,于2022年和2023年10月31日分别采集当年生枣头二次枝(每种质约70根),经蒸馏水冲洗和去离子水清洗后,晾干表面水分,用湿报纸包裹枝条基部,装入自封袋保湿,置于4 ℃冰箱进行冷量积累。48 h取样1次,每次随机选取4~6根枝条(含芽约30个),开展水培萌芽动态观测。供试枣种质信息见表1。

兼顾休眠与萌芽时间早晚、不同原产地因素,从42份枣种质中选取不同需冷量类型的稷山板枣、太谷壶瓶枣、临汾蜜枣、黄骅冬枣、灌阳长枣、韶关白枣等6份代表性种质,在自然低温条件下于田间动态采集枝条进行水培试验。自落叶期(10月中旬)至次年萌芽期(4月中旬),每隔10 d采集枣头二次枝,用刀刮取一次枝韧皮部置于-40 ℃冰箱中保存备用。以测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,SOD)活性、过氧化物酶(peroxidase activity,POD)活性、丙二醛(malondialdehyde content,MDA)含量、游离脯氨酸(proline,Pro)含量、可溶性糖(soluble sugars,SS)含量、可溶性蛋白(soluble protein,SP)含量6个生理指标。

根据水培萌芽结果,选取需冷量差异较大的临汾蜜枣和灌阳长枣2份种质,在休眠诱导期、生理休眠期、生态休眠期及田间萌芽期4个阶段的关键时间点取一次枝韧皮部,测定脱落酸(abscisic acid,ABA)、生长素(indole acetic acid,IAA)、玉米素(zeatin,ZT)、赤霉素(gibberellic acid,GA_3)及茉莉酸(jasmonic acid,JA)等5个激素含量,试验样本生物学重复3次。

1.2 试验方法

1.2.1 *田间萌芽及落叶期动态观察* 参考文献[11]的方法。按照发芽率将发芽情况分为6个等级:1级,发芽率为100%且已展叶;2级,发芽率为100%;3级,发芽率为80%~<100%;4级,发芽率为50%~<80%;5级,发芽率为20%~<50%;6级,发芽率<20%,未见萌动。按照落叶率及叶片发黄程度将落叶情况分为7个等级:1级,落叶率>80%;2级,落叶率为60%~<80%;3级,落叶率为20%~<60%;4级,未见落叶,50%~70%叶片发黄;5级,未见落叶,20%~<50%叶片发黄;6级,未

见落叶，不到20%叶片发黄，叶片大多绿偏黄；7级，　　叶片全绿，无落叶。

表1　供试枣种质基本情况

Table 1　Tested jujube germplasms

编号 No.	种质名称 Germplasm name	原产地 Origin	编号 No.	种质名称 Germplasm name	原产地 Origin
1	彬县晋枣 Binxianjinzao	陕西彬县 Binxian，Shaanxi	22	二十家大枣 Ershijiadazao	辽宁朝阳 Chaoyang，Liaoning
2	乐陵小枣 Lelingxiaozao	山东乐陵 Leling，Shandong	23	溆鸡蛋枣 Xupujidanzao	湖南溆浦 Xupu，Hunan
3	遵义甜枣 Zunyitianzao	贵州遵义 Zunyi，Guizhou	24	新郑灰枣 Xinzhenghuizao	河南新郑 Xinzheng，Henan
4	**韶关白枣 Shaoguanbaizao**	广东韶关 Shaoguan，Guangdong	25	赞皇长枣 Zanhuangchangzao	河北赞皇 Zanhuang，Hebei
5	新郑大马牙 Xinzhengdamaya	河南新郑 Xinzheng，Henan	26	大荔蜂蜜罐 Dalifengmiguan	陕西大荔 Dali，Shaanxi
6	临猗梨枣 Linyilizao	山西临猗 Linyi，Shanxi	27	北京郎家园 Beijinglangjiayuan	北京朝阳 Chaoyang，Beijing
7	滕州长红 Tengzhouchanghong	山东滕州 Tengzhou，Shandong	28	湖北铃铛枣 Hubeilingdangzao	湖北武汉 Wuhan，Hubei
8	束鹿糖枣 Shulutangzao	河北束鹿 Shulu，Hebei	29	内黄大叶无核 Neihuangdayewuhe	河南内黄 Neihuang，Henan
9	镇平九月寒 Zhenpingjiuyuehan	河南镇平 Zhenping，Henan	30	镇平广洋枣 Zhenpingguangyangzao	河南镇平 Zhenping，Henan
10	夏津大白铃 Xiajindabailing	山东夏津 Xiajin，Shandong	31	聊城圆铃枣 Liaochengyuanlingzao	山东聊城 Liaocheng，Shandong
11	南京鸭枣 Nanjingyazao	江苏南京 Nanjing，Jiangsu	32	云南2号 Yunnan 2 hao	云南昆明 Kunming，Yunnan
12	义乌大枣 Yiwudazao	浙江义乌 Yiwu，Zhejiang	33	夏津茶壶枣 Xiajinchahuzao	山东夏津 Xiajin，Shandong
13	金铃圆枣 Jinlingyuanzao	辽宁朝阳 Chaoyang，Liaoning	34	临泽大枣 Linzedazao	甘肃临泽 Linze，Gansu
14	野生酸枣 Yeshengsuanzao	山西晋中 Jinzhong，Shanxi	35	南京冷枣 Nanjinglengzao	江苏南京 Nanjing，Jiangsu
15	昆明枣 Kunmingzao	云南昆明 Kunming，Yunnan	36	保德油枣 Baodeyouzao	山西保德 Baode，Shanxi
16	北京缨络枣 Beijingyingluozao	北京大兴 Daxing，Beijing	37	哈密大枣 Hamidazao	新疆哈密 Hami，Xinjiang
17	薛城冬枣 Xuechengdongzao	山东薛城 Xuecheng，Shandong	38	内黄扁核酸 Neihuangbianhesuan	河南内黄 Neihuang，Henan
18	**黄骅冬枣 Huanghuadongzao**	河北黄骅 Huanghua，Hebei	39	**太谷壶瓶枣 Taiguhupingzao**	山西太谷 Taigu，Shanxi
19	**灌阳长枣 Guanyangchangzao**	广西灌阳 Guanyan，Guangxi	40	**稷山板枣 Jishanbanzao**	山西稷山 Jishan，Shanxi
20	沧县小枣 Cangxianxiaozao	河北沧县 Cangxian，Hebei	41	**临汾蜜枣 Linfenmizao**	山西临汾 Linfen，Shanxi
21	中阳木枣 Zhongyangmuzao	山西中阳 Zhongyang，Shanxi	42	平陆屯屯枣 Pinglutuntunzao	山西平陆 Pinglu，Shanxi

注：黑体部分种质为进行自然低温动态水培萌芽试验种质。

Note：The germplasms in bold were selected for dynamic hydroponic germination experiments under natural low-temperature conditions.

1.2.2　*田间温度数据采集*　在样本树冠外围（距地面1.5 m）布置L93-1型温度记录仪（杭州路格），阳面与阴面各布置1个温度探头，每小时自动记录环境均温，连续测定落叶期至萌芽期田间温度的变化。

1.2.3　*枝条水培方法*　参考王力荣等[12]的方法并稍作优化。选取长度25～45 cm的一年生二次枝，保留基部5 cm无芽段，插入清水后置于光照培养箱中水培，统计不同低温处理后离体枝条的萌芽状况。培养条件为：温度25 ℃，光/暗周期12 h/12 h，光照强度12 000 lx，相对湿度65%～70%。每隔3 d更换清水并修剪枝条基部2～3 mm。持续观察21 d，以萌芽率≥70%为终点，记录动态萌芽情况。

1.2.4　*需冷量与需热量估算*　以落叶期至萌芽期内各种质枝条萌芽率≤10%和≥60%时的采样日期分别作为生理休眠的起点与终点[13]。基于同期田间温度数据，采用≤7.2 ℃模型、0～7.2 ℃模型及犹他模型估算解除生理休眠的需冷量[14]；利用生理休眠结束至田间萌芽期的温度数据，采用生长度小时模型与有效积温模型估算萌芽展叶所需的需热量[15]。

1.2.5　*生理指标测定*　参照王学奎等[16]方法，取一次枝韧皮部，采用氮蓝四唑光化还原法测定SOD活性，愈创木酚法测定POD活性，硫代巴比妥酸法测定MDA含量，茚三酮显色法测定Pro含量，蒽酮比色法测定SS含量，考马斯亮蓝G-250染色法测定SP含量。

1.2.6　*激素测定*　采用超高效液相色谱-串联质谱（ACQUITY UPLC H-Class Plus/XEVO TQD）技术，测定临汾蜜枣、灌阳长枣2份不同需冷量枣种质枝条韧皮部激素ABA、IAA、ZT、GA_3及JA含量。色谱柱：Waters ACQUITY UPLC HSS T3 C18柱（1.8 μm，100 mm×2.1 mm）；流动相：A相（超纯水，加入质量分数0.04%乙酸）、B相（乙腈，加入质量分数0.04%乙酸）；梯度洗脱；质谱参数：ESI温

度550 ℃,正、负离子模式下电压分别为5 500和−4 500 V,CUR 241 kPa,优化DP/CE后进行MRM检测。

1.3 数据处理

试验数据使用Excel 2021进行初步处理,用SPSS 26.0进行相关性及差异显著性分析,用Origin 2024 b、Graphpad Prism 9.5软件进行绘图和统计。

2 结果与分析

2.1 枣树生长期间的温度变化

对温度记录仪记录的试验地枣种质资源圃气温逐小时监测数据进行统计,结果(图1)发现,2022年10月−2023年4月与2023年10月−2024年4月的平均温度分别为4.22和3.09 ℃,2022−2023年年均温较2023−2024年高约1.13 ℃。

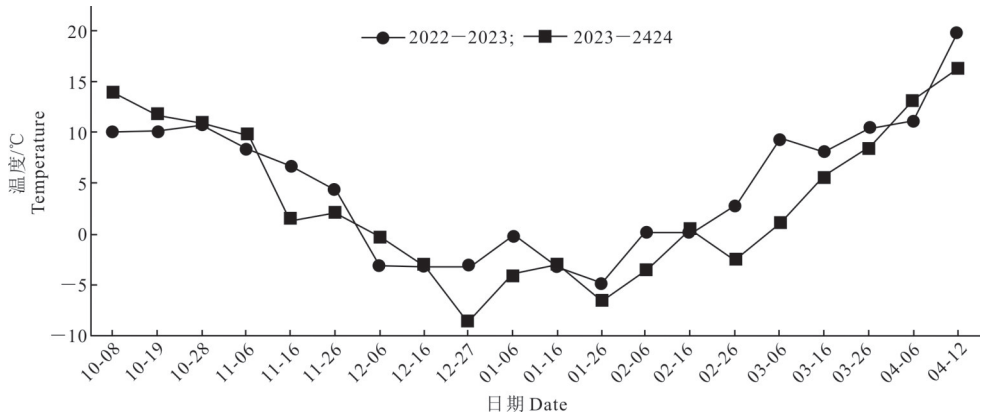


图1 枣试验地枣种质资源圃2022−2023年和2023−2024年温度的变化

Fig. 1 Temperature variations at the jujube germplasm resource nursery during 2022−2023 and 2023−2024

2.2 不同枣种质需冷量与需热量的估算

2.2.1 人工低温条件下需冷量的估算 经2年人工低温水培试验,42份枣种质发芽、落叶情况分级及需冷量估算结果见表2。表2表明,以犹他模型所估算的需冷量范围最为稳定,2022年供试42份枣种质的需冷量为0～590 C·U,2023年为0～624 C·U。依2年估算的需冷量平均值进行分类,可将42份枣种质分为零需冷量、低需冷量、中需冷量和高需冷量4类,其中韶关白枣、遵义甜枣、乐陵小枣、彬县晋枣4份种质在4 ℃低温处理期间萌芽率均可达70%以上,需冷量为0 C·U,为零需冷量种质;临猗梨枣、新郑大马牙、滕州长红、黄骅冬枣、灌阳长枣等17份种质冷量需求也极低,需冷量为24～100 C·U,为低需冷量种质;稷山板枣、太谷壶瓶枣等19份枣种质需冷量为150～350 C·U,为中需冷量种质;临汾蜜枣进入休眠期后,在需冷量不足400 C·U时萌芽率均未达到50%,平陆屯屯枣在需冷量600 C·U左右时萌芽率不超过30%,二者需冷量分别为505和607 C·U,为高需冷量种质。

2.2.2 自然低温状态下6份枣种质需冷量与需热量估算 基于3种需冷量模型与2种需热量模型对自然低温状态下稷山板枣、太谷壶瓶枣、临汾蜜枣、黄骅冬枣、灌阳长枣和韶关白枣等6份代表性枣种质的需冷量与需热量进行估算,结果(表3)发现,以≤7.2 ℃模型估算的山西地区枣需冷量年际间波动较大,6份种质2022−2023和2023−2024年的需冷量分别为0～2 147和0～2 230 h,而0～7.2 ℃模型和犹他模型估算的需冷量较为接近,其中0～7.2 ℃模型的估算结果分别为0～718 h和0～549 h,犹他模型估算的结果分别为0～513和0～470 C·U,且其平均变异系数最小,为6.2%。其中韶关白枣在两年休眠季水培期间全程萌芽率均高于70%,萌芽状况与人工低温条件下一致,需冷量为0 h。但不管采用哪种模型,6份种质的需冷量排序均为临汾蜜枣>稷山板枣>太谷壶瓶枣>黄骅冬枣>灌阳长枣>韶关白枣,与人工低温条件下的需冷量大小顺序基本一致,且采用犹他模型估算的2023−2024年需冷量值与人工低温条件下的计算值最为接近。

由表3可知,2种需热量模型估算的枣树解除生态休眠的热量需求有较大差异,其中生长度小时模型估算的需热量值较大,6份种质2022−2023年和2023−2024年的需热量分别为5 643～8 107 ℃和5 507～7 011 ℃,且年度间差异较小,6份种质的需热量排序为韶关白枣>黄骅冬枣>灌阳长枣>稷山板枣>太谷壶瓶枣>临汾蜜枣。由于山西地区枣种质的生物学零度(10.68 ℃)高于本地冬季日均

温，导致有效积温模型估算结果出现负积温，与实际萌芽进程不符，因此该模型不适于山西地区枣种质需热量的估算。

表 2　42 份枣种质人工低温水培条件下需冷量的估算及发芽与落叶情况调查

Table 2　Estimated chilling requirements and investigation for 42 jujube germplasms under artificial low-temperature hydroponic conditions

编号 No.	2022			2023			编号 No.	2022			2023		
	发芽情况 Germination	落叶情况 Fallen leaves	需冷量/C·U Chilling requirement	发芽情况 Germination	落叶情况 Fallen leaves	需冷量/C·U Chilling requirement		发芽情况 Germination	落叶情况 Fallen leaves	需冷量/C·U Chilling requirement	发芽情况 Germination	落叶情况 Fallen leaves	需冷量/C·U Chilling requirement
1	2	5	0	3	5	0	22	3	5	128	2	4	121
2	3	5	0	2	5	0	23	5	5	120	2	6	144
3	3	6	0	1	6	0	24	2	4	144	2	5	144
4	3	5	0	5	6	0	25	5	5	148	3	6	144
5	6	5	48	2	6	0	26	3	5	160	1	5	144
6	5	7	24	2	6	48	27	5	4	160	3	6	144
7	5	5	24	4	7	48	28	4	5	160	2	3	144
8	5	7	24	2	6	48	29	2	4	192	3	4	192
9	5	7	48	4	5	48	30	5	5	192	3	6	192
10	3	7	48	2	7	48	31	2	5	192	4	5	192
11	2	7	48	2	4	48	32	1	3	192	4	5	192
12	4	4	48	4	3	48	33	5	7	196	2	5	192
13	3	3	48	2	5	48	34	5	4	240	3	6	192
14	2	5	48	2	7	48	35	4	2	196	3	4	240
15	4	1	48	6	4	48	36	3	6	260	2	5	240
16	2	3	48	1	5	50	37	5	5	260	4	6	240
17	3	7	48	1	7	76	38	5	5	300	2	5	288
18	1	4	72	2	6	52	39	2	2	330	2	4	300
19	6	7	90	2	7	72	40	6	5	360	5	6	330
20	5	4	96	2	6	96	41	6	1	490	2	5	520
21	3	2	100	2	7	96	42	6	2	590	5	5	624

注：表中编号 1～42 所代表枣种质与表 1 同。

Note：Numbes 1－42 in the table representing the jujube germplasm are the same as in Table 1.

表 3　不同模型估算的 6 份枣种质的需冷量与需热量

Table 3　Chilling and heat requirements of six jujube germplasms estimated by different models

种质 Germplasm	年份 Year	休眠起止日期 Dormancy onset and termination dates	≤7.2 ℃模型 ≤7.2 ℃ model		0～7.2 ℃模型 0－7.2 ℃ model		犹他模型 Utah model		生长度小时模型 Growing degree hour model		有效积温模型 Effective temperature model	
			需冷量/h Chilling requirement	变异系数/% Coefficient of variation	需冷量/h Chilling requirement	变异系数/% Coefficient of variation	需冷量/C·U Chilling requirement	变异系数/% Coefficient of variation	需热量/℃ Heat requirment	变异系数/% Coefficient of variation	需热量/℃ Heat requirment	变异系数/% Coefficient of variation
稷山板枣 Jishanbanzao	2022－2023	11-25－02-24	2 104	16 ab	678	26 a	465	15 ab	6 344	5 bcd	－60	84 a
	2023－2024	11-06－01-16	1 522		400		347		5 786		－686	
太谷壶瓶枣 Taiguhupingzao	2022－2023	12-20－02-28	1 602	8 b	560	24 a	395	13 b	5 745	0 cd	－36	92 a
	2023－2024	11-06－01-08	1 358		347		304		5 764		－845	
临汾蜜枣 Linfenmizao	2022－2023	11-30－03-05	2 147	2 a	718	13 a	513	4 a	5 643	1 d	－9	93 a
	2023－2024	11-06－02-16	2 230		549		470		5 507		－256	
黄骅冬枣 Huanghuadongzao	2022－2023	12-30－01-10	269	4 c	99	9 ab	79	1 c	7 494	5 ab	－601	15 ab
	2023－2024	12-27－01-06	249		118		80		6 811		－818	
灌阳长枣 Guanyang changzao	2022－2023	01-31－02-10	222	32 c	88	10 a	67	4 c	7 098	5 abc	－192	14 a
	2023－2024	12-27－01-16	428		107		72		6 423		－253	
韶关白枣 Shaoguanbaizao	2022－2023	－	0	0 c	0	0 b	0	0 c	8 107	7 a	－1 207	9 b
	2023－2024	－	0		0		0		7 011		－1 442	
平均值 Mean				10.3		13.7		6.2		3.8		51.2

注：表中“－”表示无休眠期。同列数据后的小写字母表示 $P<0.05$ 水平差异显著。

Note：The symbol“－”indicates no dormancy period. Lowercase letters following data in the same column indicate significant differences at the $P<0.05$ level.

2.2.3 需冷量与需热量的相关性分析 对3种需冷量模型与2种需热量模型估算结果的相关性进行分析,结果(表4)表明,生长度小时模型估算的需热量与≤7.2 ℃模型($r=-0.897$, $P<0.01$)、0～7.2 ℃模型($r=-0.864$, $P<0.01$)、犹他模型($r=-0.886$, $P<0.01$)估算的需冷量呈极显著负相关,有效积温模型估算的需热量与0～7.2 ℃模型($r=0.654$, $P<0.05$)、犹他模型($r=0.607$, $P<0.05$)的估算结果呈显著正相关;3种需冷量模型估算的需冷量之间呈极显著正相关($P<0.01$),生长度小时模型与有效积温模型估算的需热量之间呈负相关,但相关性不显著。

表4 不同模型估算需冷量与需热量的相关性分析

Table 4 Correlation analysis of chilling and heat requirements estimated by different models

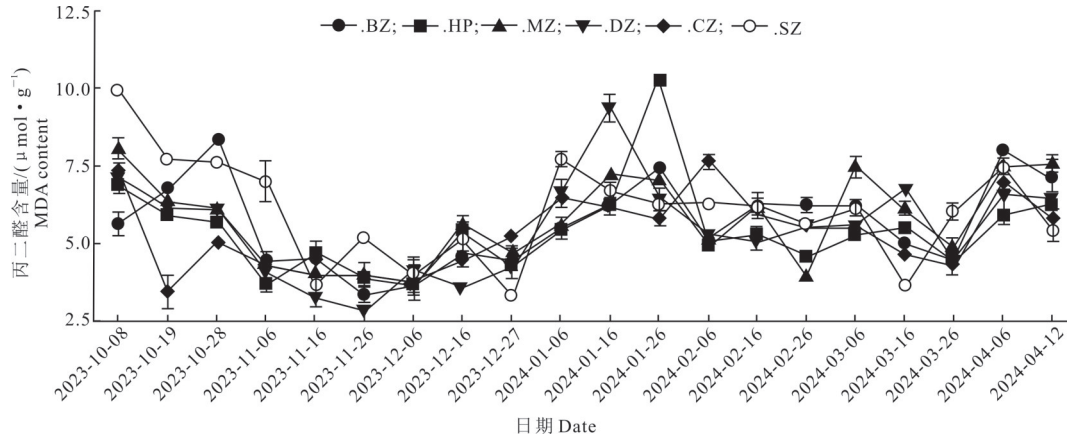
模型 Model	≤7.2 ℃模型 ≤7.2 ℃ model	0～7.2 ℃模型 0－7.2 ℃ model	犹他模型 Utah model	生长度小时模型 Growing degree hour model	有效积温模型 Effective temperature model
≤7.2 ℃模型 ≤7.2 ℃ model	1.000				
0～7.2 ℃模型 0－7.2 ℃ model	0.973**	1.000			
犹他模型 Utah model	0.994**	0.989**	1.000		
生长度小时模型 Growing degree hour model	−0.897**	−0.864**	−0.886**	1.000	
有效积温模型 Effective temperature model	0.589	0.654*	0.607*	−0.551	1.000

注:*表示显著相关($P<0.05$),**表示极显著相关($P<0.01$)。表5同。

Note: * indicates significant correlation at $P<0.05$. ** indicates extremely significant correlation at $P<0.01$. The same in Table 5.

2.3 自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部生理指标的变化

2.3.1 丙二醛(MDA)含量 对自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部MDA含量的变化进行分析,结果(图2)显示,一次枝韧皮部的MDA含量在2023-10－2024-04总体呈“W”型变化趋势。从枣的生育期看,进入休眠诱导期后膜脂过氧化水平降低,MDA含量持续下降,至生理休眠前后降至最低,而后又迅速上升,生理休眠期即将结束时含量达到峰值。在生态休眠期随需热量累积,MDA含量均呈不同程度的下降趋势,在田间萌芽前期又出现上升,直至萌芽期趋于平稳。



BZ. 稷山板枣;HP. 太谷壶瓶枣;MZ. 临汾蜜枣;DZ. 黄骅冬枣;CZ. 灌阳长枣;SZ. 韶关白枣。下同。

BZ. Jishanbanzao; HP. Taiguhupingzao; MZ. Linfenmizao; DZ. Huanghuadongzao; CZ. Guanyangchangzao; SZ. Shaoguanbaizao. The same below.

图2 自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部丙二醛含量的变化

Fig. 2 Changes in MDA content in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

2.3.2 超氧化物歧化酶(SOD)活性 对自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部SOD活性变化的分析结果(图3)表明,在休眠进程中,6份枣种质一次枝SOD活性的变化总体上呈现降低－升高－降低的动态变化趋势。田间树体进入休眠诱导期后,枝条的SOD活性呈持续下降趋势,至生理休眠启动前后降至第1个谷值,该阶段为越冬期间SOD活性的最低水平。在生理休眠期内,随需冷量积累,SOD活性出现小幅度波动(先上升后下降),并在生理休眠解除前后形成第2个谷值;随后SOD活性迅速升高,至生态休眠期又逐渐下降,最终在田间萌芽前后趋于平缓。

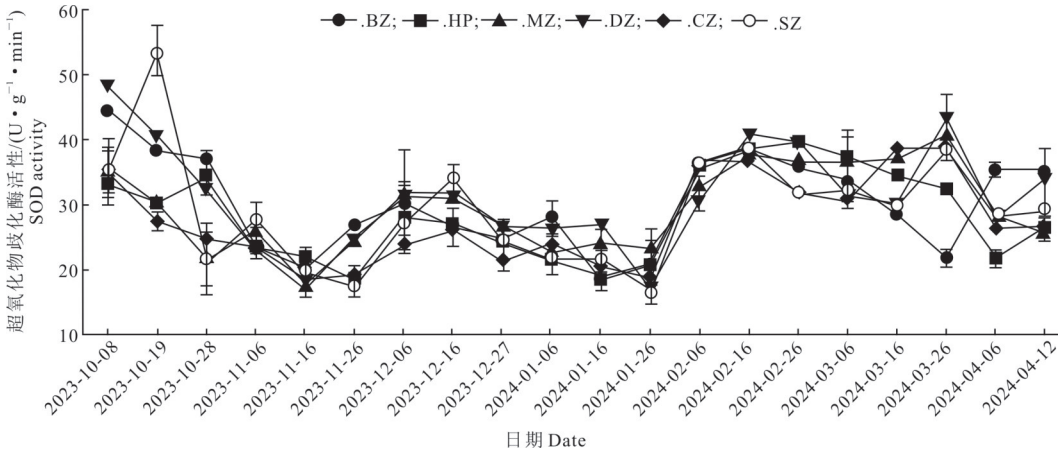


图3　自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部超氧化物酶活性的变化

Fig. 3　Changes in SOD activity in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

2.3.3　过氧化物酶(POD)活性　对6份枣种质一次枝韧皮部POD活性变化的分析(图4)表明，6份枣种质一次枝POD活性整体波动幅度较小，仅在进入及解除生理休眠的关键节点出现显著峰值，其余时期维持相对稳定水平。生理休眠解除至田间萌芽期POD活性变化幅度较小，总体变化趋势较为平缓。6份枣种质中，灌阳长枣的POD活性在整个休眠周期中均低于其他种质。

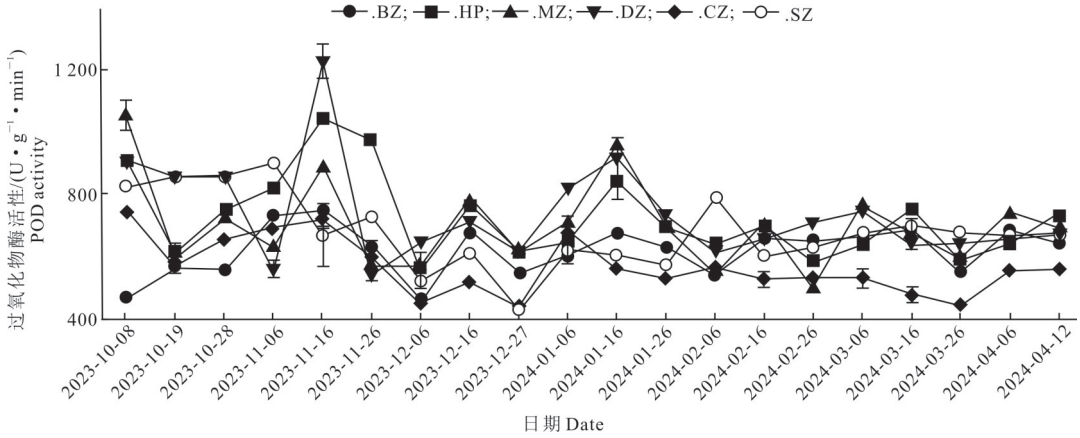


图4　自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部过氧化物酶活性的变化

Fig. 4　Changes in POD activity in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

2.3.4　可溶性糖(SS)含量　6份枣种质一次枝韧皮部SS含量的变化如图5所示。图5显示，在休眠过程中，6份枣种质一次枝的SS含量整体呈先上升后下降趋势。在休眠诱导期，一次枝韧皮部内的SS含量呈小幅度上升－下降趋势。进入生理休眠期后，随需冷量持续累积，SS含量进入持续升高阶段，至生理休眠解除前后达到峰值。伴随生理休眠解除及生态休眠启动，SS含量逐步下降，至田间萌芽期趋于稳定。在整个休眠周期中，灌阳长枣的SS显著高于其他种质，韶关白枣的变化则相反。

2.3.5　可溶性蛋白(SP)含量　由图6可见，自然低温条件下6份枣种质休眠诱导期以及生理休眠期一次枝SP含量的变化趋势基本一致，且总体均维持在低幅波动状态。生理休眠解除时，SP含量呈现下降趋势，而后又随休眠进程推进呈持续上升趋势，在生态休眠中后期与田间萌芽前期出现峰值，之后SP含量迅速下降，至田间萌芽期趋于平稳。

2.3.6　游离脯氨酸(Pro)含量　自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部Pro含量的变化如图7所示。图7表明，休眠过程中6份枣种质一次枝的Pro含量整体均呈先上升后下降趋势，在生态休眠中期达到峰值，随后随休眠进程推进迅速下降。灌阳长枣休眠诱导期至生态休眠前期的Pro含量显著高于其他种质，而在生态休眠中后期降至最低水平。

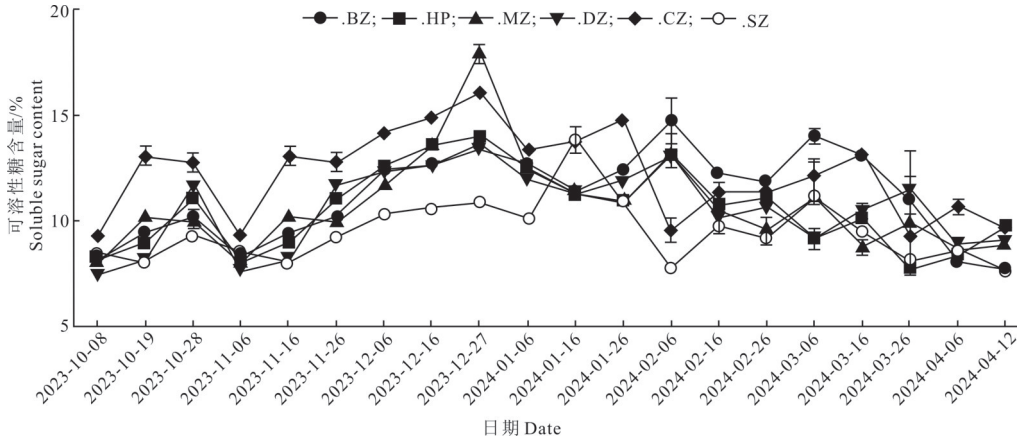


图5 自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部可溶性糖含量的变化

Fig. 5 Changes in SS content in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

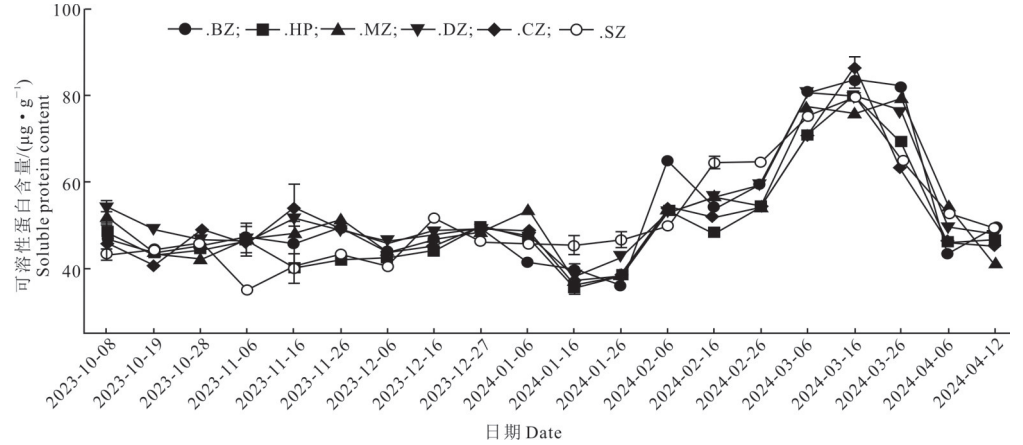


图6 自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部可溶性蛋白含量的变化

Fig. 6 Changes in SP content in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

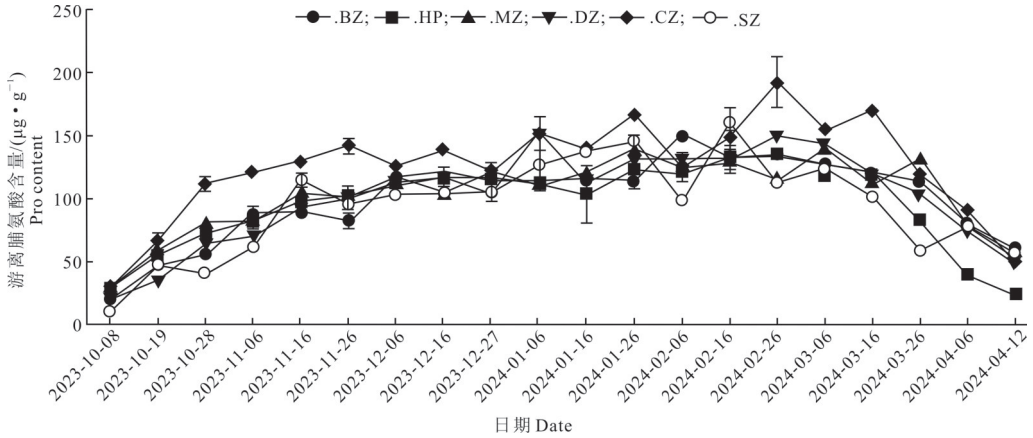


图7 自然低温条件下6份枣种质一次枝韧皮部游离脯氨酸含量的变化

Fig. 7 Changes in Pro content in the phloem of first-order branches of six jujube germplasms under natural low-temperature conditions

2.3.7 生理变化与温度、萌芽之间的相关性分析 对6份枣种质休眠时期的生理响应、温度与萌芽之间的相关性进行分析,结果(表5)表明,稷山板枣的SS含量与MDA含量呈显著负相关($P<0.05$),Pro含量与SP含量呈极显著正相关($P<0.01$),温度与Pro含量、SP含量呈极显著负相关。太谷壶瓶枣的SS含量与POD活性呈极显著正相关,Pro含量与SP含量呈显著正相关,温度与Pro、SP含量呈极显

著负相关。临汾蜜枣的SS含量与POD活性呈极显著正相关，Pro含量与SP含量呈显著正相关，温度与Pro、SP含量呈极显著负相关，POD活性与SOD活性呈显著负相关。黄骅冬枣的SS含量与POD活性呈显著正相关，Pro含量与SP含量呈显著正相关，温度与Pro、SP含量呈极显著负相关。灌阳长枣的温度与Pro、SP含量呈极显著负相关，SOD活性与萌芽时间和萌芽率分别呈极显著正相关和负相关。韶关白枣中SS含量与萌芽时间呈显著负相关；Pro含量与SP含量呈极显著正相关，与SOD活性、温度呈显著负相关；SP含量与SOD活性、温度呈极显著负相关；MDA含量与温度呈显著正相关；SOD与温度呈极显著正相关，与萌芽时间呈显著正相关。

表5　6份枣种质生理指标与萌芽的相关性分析

Table 5　Correlation analysis between physiological indicators and germination in six jujube germplasms

种质 Germplasm	指标 Index	SS	Pro	SP	MDA	POD	SOD	TEMP	GD	GR
稷山板枣 Jishanbanzao	SS	1.000								
	Pro	0.233	1.000							
	SP	0.426	0.756**	1.000						
	MDA	−0.502*	−0.072	−0.102	1.000					
	POD	0.250	−0.035	0.049	0.302	1.000				
	SOD	0.001	−0.370	−0.120	−0.071	−0.207	1.000			
	TEMP	0.171	−0.792**	−0.635**	0.041	0.269	0.334	1.000		
	GD	−0.260	−0.200	−0.405	−0.241	−0.024	0.052	0.050	1.000	
	GR	0.346	0.073	0.358	0.171	−0.052	0.025	0.070	−0.914**	1.000
太谷壶瓶枣 Taiguhupingzao	SS	1.000								
	Pro	−0.121	1.000							
	SP	0.260	0.549*	1.000						
	MDA	−0.095	−0.164	−0.344	1.000					
	POD	0.585**	−0.188	0.172	0.043	1.000				
	SOD	−0.356	−0.179	−0.283	−0.077	−0.293	1.000			
	TEMP	0.072	−0.772**	−0.783**	0.205	0.251	0.241	1.000		
	GD	−0.028	−0.064	0.027	−0.433	0.192	0.123	−0.003	1.000	
	GR	0.152	0.021	0.026	0.360	−0.101	−0.132	0.032	−0.962**	1.000
临汾蜜枣 Linfenmizao	SS	1.000								
	Pro	−0.166	1.000							
	SP	0.277	0.540*	1.000						
	MDA	−0.166	−0.105	−0.113	1.000					
	POD	0.627**	−0.170	0.272	0.114	1.000				
	SOD	−0.121	−0.037	−0.175	0.324	−0.464*	1.000			
	TEMP	0.046	−0.816**	−0.720**	0.296	0.108	0.141	1.000		
	GD	−0.122	−0.187	−0.234	−0.407	−0.126	0.077	0.158	1.000	
	GR	0.338	0.011	0.231	0.216	0.308	−0.192	−0.048	−0.902**	1.000
黄骅冬枣 Huanghuadongzao	SS	1.000								
	Pro	−0.278	1.000							
	SP	0.155	0.509*	1.000						
	MDA	−0.185	−0.179	−0.029	1.000					
	POD	0.514*	−0.027	0.111	0.251	1.000				
	SOD	−0.179	−0.326	−0.150	0.609**	−0.038	1.000			
	TEMP	0.247	−0.752**	−0.752**	0.107	0.182	0.113	1.000		
	GD	−0.188	−0.002	−0.242	0.184	0.010	0.192	−0.121	1.000	
	GR	0.189	0.100	0.339	−0.003	0.193	−0.205	0.131	−0.908**	1.000
灌阳长枣 Guanyangchangzao	SS	1.000								
	Pro	−0.187	1.000							
	SP	0.361	0.417	1.000						
	MDA	−0.268	−0.095	0.011	1.000					
	POD	0.295	−0.498*	−0.368	0.120	1.000				
	SOD	−0.317	−0.310	−0.276	0.123	−0.220	1.000			
	TEMP	−0.117	−0.625**	−0.644**	0.084	0.362	0.323	1.000		

表5(续) Table 5(continued)

种质 Germplasm	指标 Index	SS	Pro	SP	MDA	POD	SOD	TEMP	GD	GR
	GD	−0.206	0.126	−0.135	−0.231	−0.420	0.586**	0.082	1.000	
	GR	0.265	−0.083	0.180	0.033	0.352	−0.565**	−0.033	−0.892**	1.000
韶关白枣 Shaoguan-baizao	SS	1.000								
	Pro	0.082	1.000							
	SP	0.226	0.582**	1.000						
	MDA	0.090	−0.004	−0.328	1.000					
	POD	0.324	−0.420	−0.291	0.174	1.000				
	SOD	−0.179	−0.482*	−0.732**	0.177	0.275	1.000			
	TEMP	−0.117	−0.453*	−0.782**	0.513*	0.276	0.666**	1.000		
	GD	−0.534*	0.146	−0.156	0.044	−0.148	0.509*	0.090	1.000	
	GR	0.607**	−0.100	0.125	−0.022	0.202	−0.438	−0.054	−0.920**	1.000

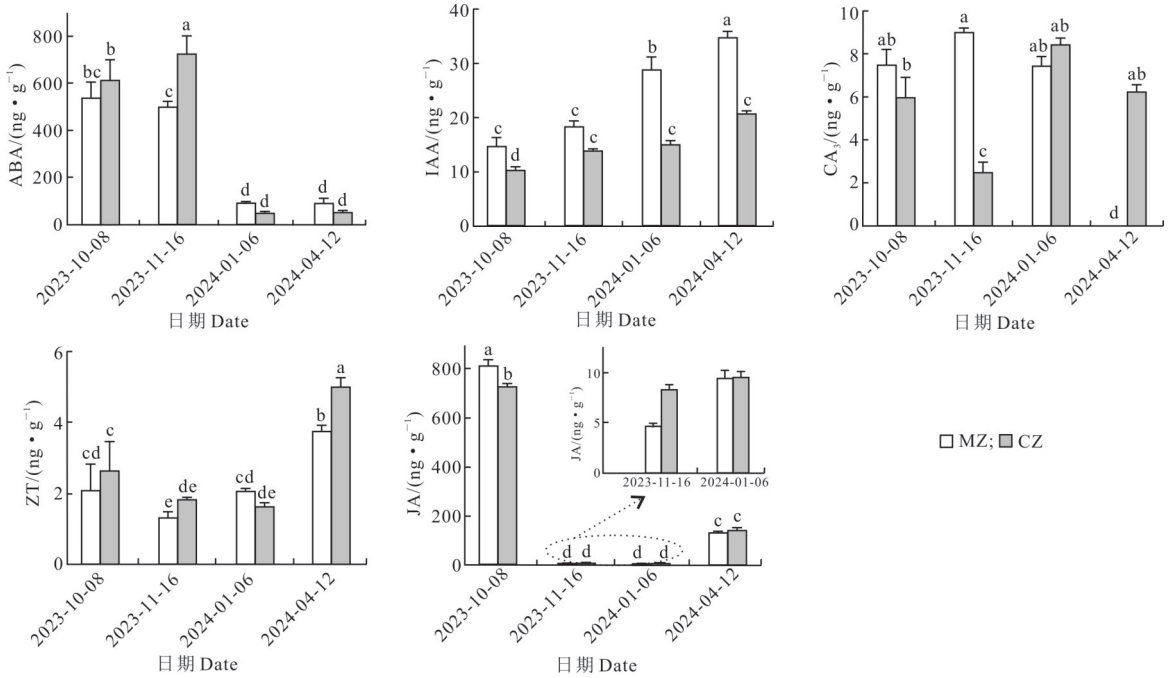
注:SS. 可溶性糖含量;Pro. 游离脯氨酸含量;SP. 可溶性蛋白含量;MDA. 丙二醛含量;POD. 过氧化物酶活性;SOD. 超氧化物歧化酶活性;TEMP. 温度;GD. 萌芽时间;GR. 萌芽率。

Note:SS. Soluble sugars content;SP. Soluble protein content;Pro. Proline content;MDA. Mmalondialdehyde content;POD. Peroxidase activity;SOD. Superoxide dismutase activity;TEMP. Temperature;GD. Germination time;GR. Germination rate.

总体而言,6份枣种质中,萌芽率与萌芽时间均呈极显著负相关,符合植物正常生长规律,即随休眠进程的深入及解除,萌芽时间越来越短,萌芽率越来越高。Pro、SP含量与温度呈显著或极显著负相关,说明树体在冷量积累的同时Pro与SP含量呈逐渐下降趋势。灌阳长枣与韶关白枣枝条中的SOD活性与萌芽时间呈显著或极显著正相关,太谷壶瓶枣、临汾蜜枣、黄骅冬枣中的POD活性与SS含量呈显著或极显著正相关,说明不同枣品种休眠解除的生理机制存在明显差异。

2.4 枣休眠进程中内源激素的动态变化

对临汾蜜枣、灌阳长枣2份不同需冷量枣种质4个不同时期(休眠诱导期、生理休眠期、生态休眠期和田间萌芽期)韧皮部的内源激素含量进行测定,结果见图8。



MZ. 临汾蜜枣;CZ. 灌阳长枣。ABA. 脱落酸;IAA. 生长素;ZT. 玉米素;GA_3. 赤霉素;JA. 茉莉酸。

图柱上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

MZ. Linfenmizao;CZ. Guanyangchangzao;ABA. Abscisic acid;IAA. Indole acetic acid; ZT. Zeatin;GA_3. Gibberellic acid;JA. Jasmonic acid. Different lowercase letters in the column indicate significant differences at $P<0.05$.

图8 临汾蜜枣、灌阳长枣枝条韧皮部各内源激素的变化

Fig. 8 Changes in endogenous hormones in the phloem of MZ and CZ branches

图 8 显示，两份枣种质韧皮部中的内源 ABA 含量在休眠诱导期开始积累，但变化趋势不同。临汾蜜枣 ABA 含量总体先降后略升，灌阳长枣则先升后降再略升，二者均在落叶期达到峰值。生理休眠期前后，灌阳长枣 ABA 含量最高（729.16 ng/g），而此时临汾蜜枣已进入生理休眠，ABA 持续下降（500.80 ng/g）；至生态休眠期，两份种质 ABA 含量均降至最低（临汾蜜枣 96.84 ng/g，灌阳长枣 56.88 ng/g）；田间萌芽期 ABA 含量又小幅回升。ABA 含量的峰值与谷值分别对应各种质进入和解除休眠的关键节点。两份种质的 IAA 含量在 4 个时期均呈上升趋势，休眠诱导期最低（临汾蜜枣 14.83 ng/g，灌阳长枣 10.47 ng/g）。随着休眠进程推进，临汾蜜枣 IAA 含量增长更显著，至生态休眠期其含量为灌阳长枣的 1.91 倍（28.90 ng/g），田间萌芽期为 1.67 倍（20.90 ng/g）。GA_3含量的变化趋势在 2 份种质间差异明显，临汾蜜枣呈先升后降趋势，生理休眠期最高（8.99 ng/g），至田间萌芽期降为 0；灌阳长枣则呈先降后升再降趋势，最低值出现在生理休眠前后（2.55 ng/g），生态休眠期升至最高（8.46 ng/g），田间萌芽期又有所下降。两份种质的 ZT 含量总体均呈先降后升趋势，均于休眠诱导期后开始下降，生理与生态休眠期维持在较低水平，至田间萌芽期升至最高（临汾蜜枣 3.76 ng/g，灌阳长枣 5.03 ng/g）。JA 含量总体表现为先急剧下降后又回升的趋势。休眠诱导期 JA 含量最高（临汾蜜枣 815.74 ng/g，灌阳长枣 731.35 ng/g），生理休眠期降至最低，生态休眠期略有回升，至田间萌芽期迅速上升，但仍显著低于休眠诱导期。

3　讨　论

3.1　山西地区枣种质需冷量与需热量估计模型筛选及其相关性

果树的需冷量与需热量对果树区划及引种具有重要意义，本研究初步认定犹他模型为山西地区枣种质的最适需冷量估算模型，与贺润平等[17]关于晋中地区枣需冷量的研究结论一致。与有效积温模型相比，生长度小时模型估算的山西地区枣热量需求较为准确，且符合枣树萌芽期热量累积特征，此结论与郭松涛等[18]的研究结果一致，不但能区分不同种质，同时还考虑了不同温度对树体产生的影响，且估算简便。有效积温模型在冬季寒冷地区果树热量需求估算中存在一定局限性，其年度间估算结果稳定性较差，与张明昊等[19]的研究结论一致。犹他模型估算的需冷量与生长度小时模型估算的需热量之间呈极显著负相关，即低温需求越高的种质，萌芽所需积温越低，与王海波等[20]对设施葡萄需冷量、需热量的研究结果相一致。同时，生长度小时模型估算的需热量与≤7.2 ℃模型、0～7.2 ℃模型和犹他模型估算的需冷量均呈极显著负相关；有效积温模型估算的需热量与 0～7.2 ℃、犹他模型估算的需冷量呈显著正相关，这与王西成等[21]的结果一致。灌阳长枣、韶关白枣等种质北引后未发生显著改变，其冷量需求仍较低，不同原产地种质的需冷量与需热量差异符合一定的地域特性，与杨祥[22]关于梨种质需冷量与需热量的研究结果相似。

3.2　枣树休眠期的生理响应

本研究对 6 个代表性枣种质自然低温状态下休眠期生理指标的动态统计发现，不同种质虽需冷量不同，但生理指标的变化趋势大体一致，仅存在数量上的差异。随休眠进程推进及低温需求的满足，树体营养积累加快，可溶性糖与脯氨酸含量逐渐上升，说明二者与需冷量存在密切关系[23]；在生态休眠期，可溶性蛋白含量呈现迅速增加趋势，可能是因为树体逐渐解除休眠，需要氨基酸为萌发提供能量，而氨基酸是蛋白质的前体物质[24]；在生态休眠中后期，可溶性糖、可溶性蛋白与脯氨酸含量开始下降，这可能是因为需要消耗大量营养物质为田间树体萌芽提供氮源和碳源，其变化与休眠进程密切相关[25]。在生态休眠期间，低需冷量种质灌阳长枣可溶性糖含量较高，或许是由于低、中需冷量枣种质在维持正常生命活动的同时，还需要抵御低温胁迫的影响，但韶关白枣的可溶性糖含量并未表现出明显的变化，二者的可溶性糖含量表现出种质间差异的原因，还需进一步研究。

酶活性变化是植物体内生理状态的重要反映。植物进入休眠期后，随需冷量的持续积累枣树枝条中的 SOD 活性与 MDA 含量在低温诱导下呈现上升趋势[26]。在生理休眠的中后期，随需冷量的进一步累积，SOD 活性逐渐下降，而 POD 活性则表现出相反的变化趋势，这可能是树体通过调控 POD 活性与H_2O_2的平衡，参与氧化信号调控，从而打破休眠并启动树体生长的生理响应机制。梁文锋[27]对不同枣品种需冷量及休眠期生理变化的研究也表明，不同需冷量种质在氧化还原反应方面存在差异。田间萌芽阶段高需冷量种质临汾蜜枣 SOD 活性下

降,表明其与糖代谢、激素平衡协同,形成“氧化应激-信号传递-生长激活”反应[28]。生理指标变化与温度、萌芽之间的相关性分析结果显示,太谷壶瓶枣、临汾蜜枣、黄骅冬枣的可溶性糖含量与POD活性呈显著正相关,这与撒俊逸[29]的分析结果一致。而灌阳长枣、韶关白枣的SOD活性与萌芽时间呈显著正相关。由于南北种质差异较大,所测6项生理指标尚难作为普适性的关键指标用于树体休眠时期的判断。

3.3 枣树休眠季的激素变化

植物激素在诱导和维持植物休眠进程中发挥着重要作用[30-31]。枣树休眠进程由ABA主导及IAA、GA_3、ZT和JA的协同调控。ABA是深度休眠维持与解除的关键信号,在深度休眠阶段含量升高,休眠解除过程中有所降低,赵亚林[32]对桃需冷量的研究亦得出相同的结论,其积累强度与持续时间的差异直接反映了品种休眠深度与需冷量的不同。IAA在休眠期持续上升,提示其对维持芽体活性具有重要作用。GA_3和ZT共同驱动休眠解除,但GA_3峰值出现的时序存在品种特异性,这可能影响了最终的萌芽势。此外,JA在休眠诱导期的高含量可能是植物感知环境胁迫、启动休眠的早期信号。临汾蜜枣与灌阳长枣在此过程中激素含量变化趋势相似,低需冷量种质灌阳长枣的上述激素及生理指标变化节点均高于高需冷量种质临汾蜜枣,这与大田栽培中灌阳长枣萌芽较迟的现象相符。这些结果系统阐明了激素变化动态与物候进程的关联性,为理解品种间休眠特性差异提供了直接的生理依据。

4 结 论

山西地区枣树需冷量、需热量估算的最优模型分别为犹他模型和生长度小时模型,两种模型估算的枣树需冷量与需热量呈极显著负相关,且二者共同调控枣树休眠结束后的萌芽与展叶进程。在枣树休眠及休眠解除过程中,可溶性糖、脯氨酸等物质参与了树体的营养生长调节。同时,ABA、GA_3、IAA等激素也在休眠进程中发挥着直接或间接的调控作用。本研究为枣树种质区域化栽培中休眠期需冷量与需热量的量化提供了依据。

[参考文献]

[1] LIU M J, WANG J R, WANG L L, et al. The historical and current research progress on jujube: a superfruit for the future [J]. Horticulture Research, 2020, 7(1): 1563-1579.

[2] LI Y, FANG W C, ZHU G R, et al. Accumulated chilling hours during endodormancy impact blooming and fruit shape development in peach[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(6): 1267-1274.

[3] 苏娟娟,康晨煊,石倩倩,等. 陕北鲜食枣果实成熟过程主要物性与营养指标研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(10):129-138,145.
SU J J, KANG C X, SHI Q Q, et al. Main physical properties and nutritional indexes of fresh jujube fruits during ripening process in Northern Shaanxi[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2019, 47(10): 129-138, 145.

[4] 闫芬芬,林敏娟,王玖瑞,等. 南疆22个鲜食枣品种的引种评价[J]. 新疆农业科学,2014,51(5):839-845.
YAN F F, LIN M J, WANG J R, et al. Evaluation of the 22 introduced fresh jujube cultivars in Southern Xinjiang[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2014, 51(5): 839-845.

[5] 张强,马全会,彭小龙,等. 南疆地区17个鲜食枣品种引种效果评价[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2024,52(11):61-72.
ZHANG Q, MA Q H, PENG X L, et al. Evaluation on introduction effect of 17 fresh jujube varieties in Southern Xinjiang[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2024, 52(11): 61-72.

[6] 梁春旺,张可嘉,杨丽娜,等. 河北省太行山山区中段大枣需冷量界限温度变化特征[J]. 农学学报,2023,13(8):81-88.
LIANG C W, ZHANG K J, YANG L N, et al. The characteristics of chilling requirement and limit temperature of jujube in the middle section of Taihang Mountains in Hebei province[J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 13(8): 81-88.

[7] 张磊,李娜,朱永宁,等. 落叶果树解除休眠的需冷量研究进展[J]. 北方园艺,2023(9):132-137.
ZHANG L, LI N, ZHU Y N, et al. Research progress on chilling requirement of deciduous fruit trees for dormancy removal [J]. Northern Horticulture, 2023(9): 132-137.

[8] 张川疆. 不同需冷量枣品种休眠期间生理代谢及内源激素含量变化研究[D]. 新疆阿拉尔:塔里木大学,2021.
ZHANG C J. Changes of physiological metabolism and endogenous hormone content in different jujube varieties with cold requirement during dormancy period[D]. Alaer, Xinjiang: Tarim University, 2021.

[9] 李程琛. 设施栽培灵武长枣休眠特性与温度管理调查分析[D]. 银川:宁夏大学,2016.
LI C C. Dormant characteristic and temperature management investigation analysis of *Zizyphus jujuba* Mill. cv. Lingwu Changzao for protected cultivation[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2016.

[10] 石美娟,王永康,赵爱玲,等. 观赏枣开花生物学特性研究[J]. 果树资源学报,2023,4(4):1-6,31.
SHI M J, WANG Y K, ZHAO A L, et al. Study on flowering biological characteristics of ornamental jujube[J]. Journal of Fruit Resources, 2023, 4(4): 1-6, 31.

[11] 中华人民共和国农业农村部. 农作物种质资源鉴定评价技术规范 枣：NY/T 2326—2013[S]. 北京：中国农业出版社，2013.
Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. Technical specifications for the identification and evaluation of crop genetic resources jujube：NY/T 2326—2013[S]. Beijing：China Agriculture Press，2013.

[12] 王力荣，朱更瑞，方伟超，等. 桃低需冷量种质发掘创新与利用：中国农业科学院郑州果树研究所研究进展[J]. 果树学报，2022，39(7)：1295-1307.
WANG L R，ZHU G R，FANG W C，et al. Advance in research on exploration，improvement and utilization of low chilling requirement germplasm resources in peach and nectarine：progress of Zhengzhou Fruit Research Institute，Chinese Academy of Agricultural Sciences[J]. Journal of Fruit Science，2022，39(7)：1295-1307.

[13] 王超，张川疆，王振磊，等. 不同需冷量枣品种休眠期间糖组分含量及相关酶活性变化规律[J]. 山东农业科学，2023，55(11)：79-87.
WANG C，ZHANG C J，WANG Z L，et al. Change rule of sugar component content and related enzymes activities of jujube cultivars with different chilling requirements during dormancy[J]. Shandong Agricultural Sciences，2023，55(11)：79-87.

[14] DARBYSHIRE R，WEBB L，GOODWIN I，et al. Impact of future warming on winter chilling in Australia[J]. International Journal of Biometeorology，2012，57(3)：355-366.

[15] ALBURQUERQUE N，GARCIA-MONTIEL F，CARRILLO A，et al. Chilling and heat requirements of sweet cherry cultivars and the relationship between altitude and the probability of satisfying the chill requirements[J]. Environmental and Experimental Botany，2008，64(2)：162-170.

[16] 王学奎，黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京：高等教育出版社，2015.
WANG X K，HUANG J L. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments[M]. Beijing：Higher Education Press，2015.

[17] 贺润平，杜俊杰，赵飞，等. 枣若干品种需冷量测定[J]. 果树学报，2004，21(2)：182-184.
HE R P，DU J J，ZHAO F，et al. Studies on the chilling requirement of Chinese jujube cultivars[J]. Journal of Fruit Science，2004，21(2)：182-184.

[18] 郭松涛，张亚红，李琴，等. 宁夏地区设施葡萄需冷量和需热量研究[J]. 果树学报，2020，37(7)：997-1007.
GUO S T，ZHANG Y H，LI Q，et al. Chilling and heat requirements of grape cultivars under protected culture in Ningxia area[J]. Journal of Fruit Science，2020，37(7)：997-1007.

[19] 张明昊，严娟，蔡志翔，等. 103份桃种质在南京地区的需冷量和需热量研究[J]. 果树学报，2021，38(1)：29-39.
ZHANG M H，YAN J，CAI Z X，et al. Chilling and heat requirements of 103 germplasms of peach in Nanjing[J]. Journal of Fruit Science，2021，38(1)：29-39.

[20] 王海波，王孝娣，王宝亮，等. 设施葡萄常用品种的需冷量、需热量及2者关系研究[J]. 果树学报，2011，28(1)：37-41.
WANG H B，WANG X D，WANG B L，et al. Chilling and heat requirements and relationship between them for major grape cultivars under protected culture[J]. Journal of Fruit Science，2011，28(1)：37-41.

[21] 王西成，钱亚明，赵密珍，等. 设施葡萄萌芽调控中需冷量和需热量及其相互关系[J]. 植物生理学报，2014，50(3)：309-314.
WANG X C，QIAN Y M，ZHAO M Z，et al. Chilling and heat requirements and their relationship in budburst regulation of *Vitis vinifera* L. for protected cultivation[J]. Plant Physiology Journal，2014，50(3)：309-314.

[22] 杨祥. 梨种质资源需冷量与需热量研究[D]. 北京：中国农业科学院，2022.
YANG X. Chilling and heat requirements of pear germplasm resources[D]. Beijing：Chinese Academy of Agricultural Sciences，2022.

[23] 周敏敏. 梨砧木休眠过程中多胺代谢及相关生理生化指标的研究[D]. 江苏扬州：扬州大学，2008.
ZHOU M M. Study on endogenous polyamines metabolism and some related physio-biochemical indexes during dormant period in pear rootstocks[D]. Yangzhou，Jiangsu：Yangzhou University，2008.

[24] 黄盛怡，徐卫可，吴仁超，等. 浸种和增温对赤皮青冈种子萌发及相关内含物和酶活性的影响[J]. 林业科学研究，2025，38(1)：106-115.
HUANG S Y，XU W K，WU R C，et al. Effects of seed soaking and sowing temperatures increasing on seed germination and related inclusion and enzyme activity of *Cyclobalanopsis gilva*[J]. Forest Research，2025，38(1)：106-115.

[25] 禄彩丽，何秉宇，马珊，等. 环塔里木盆地骏枣质地品质及其与气象因子的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2021，49(2)：45-53.
LU C L，HE B Y，MA S，et al. Texture quality of *Ziziphus jujuba* cv. Junzao of Tarim Basin and its relationship with meteorological factors[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed)，2021，49(2)：45-53.

[26] 葛立鑫，张强，宣嘉媛，等. 枣不同倍性杂交后代花粉形态差异研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2025，53(3)：71-78，92.
GE L X，ZHANG Q，XUAN J Y，et al. Study on pollen morphological differences in the offspring of jujube with different ploidy hybrids[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed)，2025，53(3)：71-78，92.

[27] 梁文锋. 不同枣品种需冷量及休眠期的生理变化研究[D]. 新疆阿拉尔：塔里木大学，2020.
LIANG W F. Study on the physiological changes of different jujube varieties in cold demand and dormant period[D]. Alaer，Xinjiang：Tarim University，2020.

[28] HERNANDEZ J A，DIAZ-VIVANCOS P，ACOSTA-MO-

TOS J R, et al. Interplay among antioxidant system, hormone profile and carbohydrate metabolism during bud dormancy breaking in a high-chill peach variety[J]. Antioxidants (Basel, Switzerland), 2021, 10(4): 560-560.

[29] 撒俊逸. 库尔勒香梨在自然越冬过程中枝条内生理指标的动态变化研究[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2016.
SA J Y. A study on the dynamic changes of physiological indexes in branches of Korla Frant Pear during natural overwintering[D]. Shihezi, Xinjiang: Shihezi University, 2016.

[30] 房震, 李静, 马娟, 等. 基于转录组测序筛选新疆野苹果种子休眠解除过程中植物激素相关基因[J]. 果树学报, 2024, 41(10): 1961-1978.
FANG Z, LI J, MA J, et al. Screening of plant hormone-associated genes during seed dormancy release in *Malus sieversii* based on transcriptome sequencing[J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(10): 1961-1978.

[31] 王会全, 李亮, 李永裕, 等. 内源激素对砂梨花芽休眠进程的调控作用[J]. 福建农业学报, 2022, 37(12): 1571-1578.
WANG H Q, LI L, LI Y Y, et al. Functions of endogenous hormones in regulating bud dormancy of pear flowers[J]. Journal of Fujian Agriculture, 2022, 37(12): 1571-1578.

[32] 赵亚林. 桃需冷量主效基因挖掘及功能解析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
ZHAO Y L. Mining and functional study of chilling requirement major genes in peach[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.

(责任编辑: 温晓平)

(上接第97页)

[33] 曹翠玲, 毛圆辉, 曹朋涛, 等. 低磷胁迫对豇豆幼苗叶片光合特性及根系生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(6): 1373-1378.
CAO C L, MAO Y H, CAO P T, et al. Effect of phosphorous stress on photosynthesis rate and root physiological characteristic of cowpea seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2010, 16(6): 1373-1378.

[34] 李琎, 李佳, 于子轩, 等. 不同钙制剂和施用次数对'秦脆'苹果生长与苦痘病发生的影响[J]. 陕西农业科学, 2025, 71(7): 15-23.
LI J, LI J, YU Z X, et al. Effects of different calcium preparations and application frequencieson growth and incidence of bitter pit in 'Qincui' apple[J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2025, 71(7): 15-23.

[35] 沈涛, 马乐, 王克耀, 等. 叶片和果实钾含量对甜柿单果重及糖酸组分的影响[J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(9): 69-77.
SHEN T, MA L, WANG K Y, et al. Effects of potassium content of leaf and fruit on single fruit weight and sugar and acid components in sweet persimmon[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2020, 22(9): 69-77.

[36] 袁嘉玮, 张健, 王璐, 等. 长期施钾对富士苹果光合特性和果实品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(22): 177-184.
YUAN J W, ZHANG J, WANG L, et al. Effects of long-term potassium application on photosynthetic characteristics and fruit quality of Fuji apple[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2025, 53(22): 177-184.

[37] YANG G H, YANG L T, JIANG H X, et al. Physiological impacts of magnesium-deficiency in citrus seedings: photosynthesis, antioxidant system and carbohydrates[J]. Trees, 2012, 26(4): 1237-1250.

[38] 常子康, 梁国成, 彭艳平, 等. 基于产量品质及水肥利用率的核桃水肥耦合方案优化[J]. 干旱地区农业研究, 2024, 42(3): 162-172.
CHANG Z K, LIANG G C, PENG Y P, et al. Optimization of walnut water-fertilizer coupling scheme based on yield quality and water-fertilizer utilization efficiency[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2024, 42(3): 162-172.

(责任编辑: 温晓平)