

油桃花芽破眠过程中 H_2O_2 代谢与 Ca^{2+} 转运的关系*

谭 钺^{1,2} 高东升^{2**} 李 玲² 魏海蓉¹ 王甲威¹ 刘庆忠¹

(¹山东省果树研究所/山东省果树生物技术育种重点实验室, 山东泰安 271000; ²山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安 271018)

摘 要 利用化学测定法分析高温、单氰胺和 TDZ 3 种破眠处理对“曙光”油桃休眠花芽 H_2O_2 代谢的主要影响, 利用非损伤微测技术检测 H_2O_2 对休眠芽 Ca^{2+} 转运的影响, 研究 H_2O_2 在芽休眠解除过程中的调控作用. 结果表明: 在深休眠时期, 高温和单氰胺处理均能诱导芽内 H_2O_2 含量升高和过氧化氢酶(CAT)活性降低, 并具有显著的破眠作用; TDZ对 H_2O_2 含量及CAT、过氧化物酶(POD)活性影响不大, 破眠效果较差. 休眠花芽原基组织钙通道活跃, 对外源 Ca^{2+} 呈吸收状态. 外源 H_2O_2 可诱导休眠花芽原基组织 Ca^{2+} 转运发生变化, 低浓度 H_2O_2 降低 Ca^{2+} 吸收速率, 高浓度 H_2O_2 使组织对 Ca^{2+} 的转运由吸收转变为释放. 这表明休眠芽内 H_2O_2 信号和 Ca^{2+} 信号相关联, 通过诱导 H_2O_2 积累调控 Ca^{2+} 信号可能在高温和单氰胺打破休眠的信号转导过程中起重要作用.

关键词 油桃; 花芽; 休眠解除; H_2O_2 ; Ca^{2+} 转运

文章编号 1001-9332(2015)02-0425-05 中图分类号 S662 文献标识码 A

Relationships between H_2O_2 metabolism and Ca^{2+} transport in dormancy-breaking process of nectarine floral buds. TAN Yue^{1,2}, GAO Dong-sheng², LI Ling², WEI Hai-rong¹, WANG Jia-wei¹, LIU Qing-zhong¹ (¹Shandong Institute of Pomology/Shandong Key Laboratory of Fruit Tree Biotechnology Breeding, Tai'an 271000, Shandong, China; ²College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2015, 26(2): 425-429.

Abstract: In order to explore regulatory function of H_2O_2 in bud dormancy release, main effects of three dormancy-breaking treatments (high temperature, hydrogen cyanamide and TDZ) on H_2O_2 metabolism were determined, and impacts of H_2O_2 on Ca^{2+} transport were tested using non-invasive micro-test technique. The results showed that both high temperature and hydrogen cyanamide induced H_2O_2 accumulation and CAT inhibition were efficient in breaking dormancy during deep dormancy period. However, TDZ showed little impacts on H_2O_2 metabolism and was much less effective in breaking dormancy. Dormant floral primordium was absorbing state to exogenous Ca^{2+} due to active calcium channels. The Ca^{2+} transport could be changed by exogenous H_2O_2 . H_2O_2 of low concentration reduced the absorption rate of Ca^{2+} , and at high concentration, it changed the Ca^{2+} transport direction from absorption to release. The results indicated that H_2O_2 signals were related with Ca^{2+} signals in dormant buds. Ca^{2+} signal regulated by H_2O_2 accumulation might be important in the dormancy-breaking signal transduction process induced by high temperature and hydrogen cyanamide.

Key words: nectarine; floral bud; dormancy release; H_2O_2 ; Ca^{2+} transport.

DOI:10.13287/j.1001-9332.2014.1223.003

落叶果树的芽休眠是为抵御冬季寒冷环境, 经长期演化而获得的一种对环境季节性变化的生物学适应性^[1]. 自然条件下, 休眠的解除需要一定时间的

低温积累, 低温不足会导致果树芽萌发及后续枝叶生长异常, 严重影响生产. 休眠已经成为温暖地区落叶果树生产和设施果树生产的主要限制因子之一, 因此休眠调控成为落叶果树相关研究的一个重点.

芽内 H_2O_2 代谢在休眠解除过程中发生变化, 与休眠解除的过程密切相关. 自然低温^[2-3]、破眠

* 国家自然科学基金项目(31372050)和山东省现代农业产业技术体系水果创新团队专项基金项目(SDAIT-03-022-04)资助.

** 通讯作者. E-mail: dsgao@sdau.edu.cn
2014-07-03 收稿, 2014-12-11 接受.

剂^[3-5]在打破休眠的过程中都能诱导芽内 H_2O_2 增加或降低过氧化氢酶活性.有研究发现, H_2O_2 具有促进葡萄休眠解除的作用^[6].但这不足以解释 H_2O_2 在休眠调控中的作用机制. H_2O_2 在许多信号转导过程中都能直接诱导 Ca^{2+} 信号发生^[7], 而 Ca^{2+} 与休眠调控关系密切, 其在芽分生组织细胞内的分布随休眠进程发展发生规律性变化^[8-10]. 因此, H_2O_2 很可能通过 Ca^{2+} 信号调控在休眠调控中发挥作用, 但目前尚没有相关研究.

为进一步探讨 H_2O_2 在休眠调控中的作用机制, 本文以“曙光”油桃为试材, 研究了休眠花芽的 Ca^{2+} 转运状态和破眠处理对 H_2O_2 代谢的主要影响以及 H_2O_2 对 Ca^{2+} 转运的调节作用, 以揭示 H_2O_2 和 Ca^{2+} 在芽自然休眠中的作用及相互关系, 进一步阐述休眠调控机制.

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料为 10 年生“曙光”油桃 (*Prunus persica* var. *nectariana* cv. Shuguang), 其砧木为青州冬雪蜜桃, 定植于山东泰安群星果品科技示范园, 株行距 3 m×4 m, 树形为开心形, 控制产量在 25000 kg·hm⁻² 左右, 常规管理. 试验地土壤为棕壤, 有机质含量 10.4 mg·g⁻¹, 速效氮、速效磷、速效钾含量分别为 92.14、27.35 和 74.81 μg·g⁻¹. 在 2012 年 11 月 26 日(曙光油桃处于深休眠阶段)从树体外围中部随机采集长度为 30~40 cm 一年生枝条进行试验.

1.2 试验设计

试验材料取回后随机分为 4 组, 每组 120 根枝条, 3 个重复. 第 1 组为对照 (CK), 不进行破眠处理; 第 2 组为高温处理 (HT), 使用生物培养箱对枝条进行 50℃ 处理 1 h; 第 3 组为单氰胺处理 (HC), 喷施浓度为 0.5% 的单氰胺; 第 4 组为 TDZ 处理 (TDZ), 喷施浓度为 50 mg·L⁻¹ TDZ. 各处理完毕后剪去枝条基部剪口处干枯部分后插入清水中, 转移至光照培养箱, 培养条件为: 温度 25℃, 光照强度 40 μmol·m⁻²·s⁻¹, 昼/夜为 12 h/12 h. 培养时, 每隔 3 d 将剪口处剪去 3~5 mm 并换水. 取未进行破眠处理的花芽进行 Ca^{2+} 转运状态检测.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 芽状态检测 用处理后的萌芽率表示各处理的破眠效率. 萌芽率越高表示该处理的破眠效率越高. 萌芽判定标准为鳞片开裂并露出红色花瓣组织. 分别在破眠处理后的第 10、20、30 天, 从每个处

理中随机取 12 根枝条统计萌芽率, 3 次重复.

1.3.2 H_2O_2 含量及 CAT、POD 活性测定 H_2O_2 测定参照 Brennan 等^[11]的方法. 取花芽 1.0 g, 用 5 mL 冷丙酮研磨, 取 1 mL 提取液, 加入 0.2 mL 5% $\text{Ti}(\text{SO}_4)_2$ 溶液, 用 0.2 mL 浓氨水沉淀, 生成的过氧化物-Ti 复合物 10000 g, 离心 5 min, 最后将沉淀溶于 5 mL 2 mol·L⁻¹ H_2SO_4 溶液中, 测定 410 nm 波长处的吸光度, 以不同浓度 H_2O_2 代替提取液制作标准曲线, 3 次重复.

参照紫外分光光度法^[12]测定 CAT 活性, 参照愈创木酚法^[13]测定 POD 活性, 以 OD 值表示酶活性.

1.3.3 Ca^{2+} 转运速率测定 使用非损伤微测技术 (NMT) 检测 Ca^{2+} 离子的转运, 测定系统为美国扬格公司 (Younger USA Sci. & Tech. Co.) 非损伤微测系统 BIO-001A, 参照 Sun 等^[14]的方法进行测定.

对预先拉制好的玻璃微管 (尖端孔径 2~4 μm, XYPG120-2, 北京旭月公司提供) 进行硅烷化处理. 处理好的电极从后部灌入相应的电解液, 在尖端灌入液态离子交换剂. 测量前对电极进行校正, 选择响应曲线斜率 (Nernst slope) 高于 50 mV·decade⁻¹ 的电极. 将电极固定器 (XYEH01-1) 的 Ag/AgCl 丝从点击后面插入, 使其与电解液接触.

取花芽, 去除鳞片并固定于培养皿底部, 加入测试液缓冲 20~30 min. 更换测试液, 进行测量. 测量中, 电极尖端在不触及材料的情况下尽量靠近材料表面. 电极以此为起点, 在材料附近进行往复运动, 并记录数据. 利用 Mageflux 软件 (Younger USA Sci. & Tech. Co.) 计算离子流速.

测试液成分为 0.1 mmol·L⁻¹ CaCl_2 , 0.5 mmol·L⁻¹ KCl, 0.1 mmol·L⁻¹ NaCl, 0.2 mmol·L⁻¹ Na_2SO_4 , 0.3 mmol·L⁻¹ MES, 0.1% 蔗糖, pH 5.8. 校正液设 3 个 CaCl_2 浓度梯度为 0.05、0.1 和 0.5 mmol·L⁻¹, 其他成分与测试液相同.

Ca^{2+} 转运抑制剂处理以 30 mmol·L⁻¹ LaCl_3 作为钙通道抑制剂, 0.1 mmol·L⁻¹ 藻红 B 作为 Ca^{2+} -ATPase 抑制剂, 测试前使用抑制剂对材料进行 30 min 预处理.

H_2O_2 处理将高浓度 H_2O_2 加入测试液中混匀, 得到 H_2O_2 终浓度分别为 100 μmol·L⁻¹ 和 10 mmol·L⁻¹ 的测试液, 进行相应检测.

1.4 数据处理

使用 Excel 2003 和 SPSS 19.0 软件进行数据处

理和差异显著性分析($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 高温、单氰胺和 TDZ 对油桃休眠解除的影响

未经破眠处理的油桃枝条,在培养 30 d 后没有芽萌发,说明采集样品时“曙光”油桃处于深休眠状态;使用 50 °C 高温、单氰胺和 TDZ 进行处理后均出现芽萌发(图 1),说明 3 种处理都具有一定的破眠作用。其中,50 °C 高温和单氰胺破眠作用较强,至处理后第 30 天萌芽率分别达到 22.6% 和 25.2%。而 TDZ 在此时破眠作用较弱,处理后 30 d 内萌芽率仅为 4.0%。

2.2 破眠处理对油桃休眠芽 H_2O_2 含量和 CAT、POD 活性的影响

50 °C 高温和单氰胺处理均使油桃休眠芽内 H_2O_2 含量显著增加,而 TDZ 处理对 H_2O_2 含量影响不大(图 2)。50 °C 高温处理诱导的 H_2O_2 增加主要发生在处理后 1 d 内,达到对照的 1.5 倍以上。单氰胺处理中,芽内 H_2O_2 含量在处理后 1~4 d 持续高于对照,达到对照的 1.5~2.2 倍。TDZ 处理后,芽内 H_2O_2 含量与对照无显著差异。

CAT 催化分解是植物细胞清除 H_2O_2 的主要途径之一,不同破眠处理对油桃休眠花芽 CAT 活性的影响不同(图 2)。50 °C 高温短时间内表现出对 CAT 活性强烈的抑制作用,处理后 0.5 d 内,芽内 CAT 活性迅速降低至对照的 31.9%,但到处理后 1 d 又升高至对照的 2.2 倍,并在第 4 天恢复到对照水平。单氰胺也表现出对 CAT 活性强烈的抑制作用,处理后

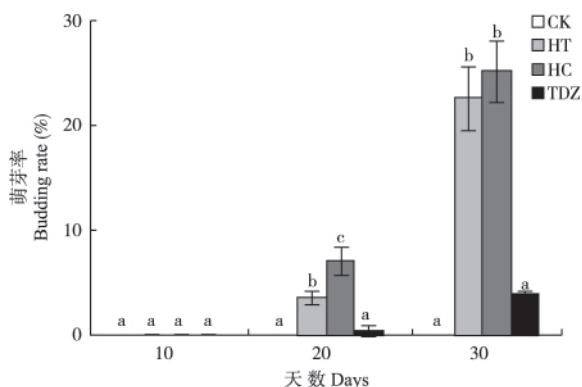


图 1 不同处理对油桃休眠芽萌发的影响

Fig.1 Effects of different treatments on budding of dormant buds of nectarine.

CK: 对照 Control; HT: 50 °C 高温处理 High temperature treatment (50 °C); HC: 单氰胺处理 Hydrogen cyanamide treatment; TDZ: TDZ 处理 TDZ treatment. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

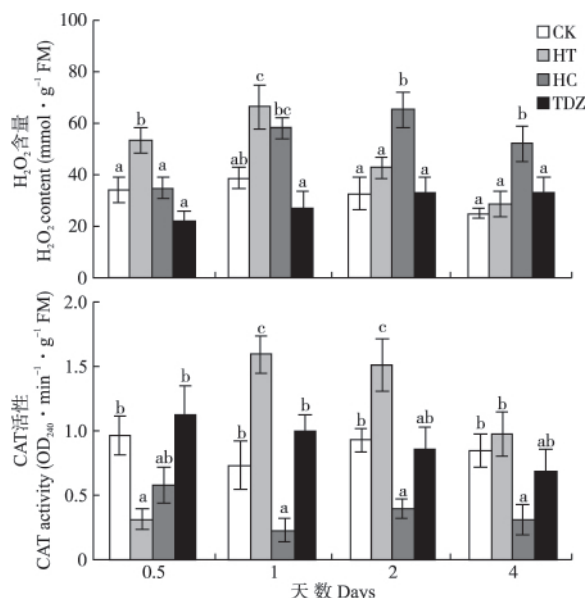


图 2 不同处理对油桃休眠花芽 H_2O_2 含量和 CAT 活性的影响

Fig.2 Effects of different treatments on H_2O_2 content and CAT activity of dormant buds of nectarine.

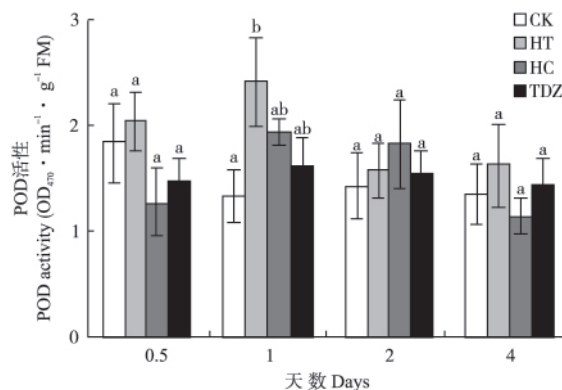


图 3 不同处理对油桃休眠花芽 POD 活性的影响

Fig.3 Effects of different treatments on POD activity of dormant buds of nectarine.

1~4 d 内花芽 CAT 活性均显著低于对照。TDZ 处理对休眠花芽内 CAT 活性没有显著影响。

POD 是植物细胞清除 H_2O_2 的另一重要途径,各破眠处理对休眠花芽 POD 活性影响不大(图 3)。50 °C 高温处理中,POD 活性在处理 1 d 出现短暂升高,而单氰胺和 TDZ 处理中,芽内 POD 活性与对照均无显著差异。

2.3 油桃休眠芽 Ca^{2+} 转运状态及 H_2O_2 对休眠芽 Ca^{2+} 转运的影响

如图 4 所示,油桃休眠状态下,休眠花芽原基组织对 Ca^{2+} (测试液中 Ca^{2+} 浓度为 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 呈现吸收状态。使用 Ca^{2+} -ATPase 抑制剂藻红 B 进行预

处理后,花芽原基组织没有受到 Ca^{2+} 转运的显著影响;但使用 Ca^{2+} 通道抑制剂 LaCl_3 进行预处理后, Ca^{2+} 的转运几乎被完全抑制.这说明在休眠期,花芽原基组织 Ca^{2+} 通道处于活跃状态,在 Ca^{2+} 转运中发挥主导作用,利于外界高浓度的 Ca^{2+} 进入细胞,而 Ca^{2+} -ATPase 发挥的作用较小.

如图 5 所示,外源 H_2O_2 可诱导休眠花芽原基组织的 Ca^{2+} 转运状态发生变化. H_2O_2 在浓度为 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时可使花芽原基组织对 Ca^{2+} 吸收速率

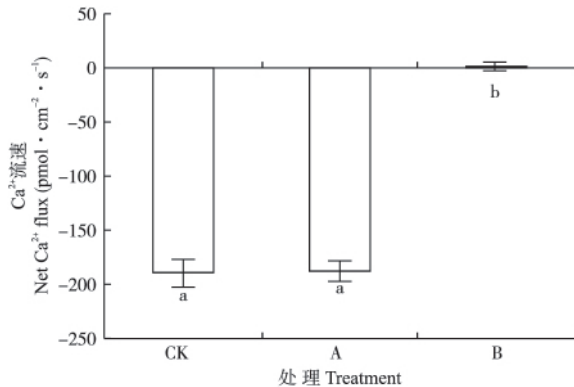


图 4 藻红 B 和 LaCl_3 对油桃休眠花芽的 Ca^{2+} 转运的影响
Fig.4 Effects of erythrosin B (A) and LaCl_3 (B) on Ca^{2+} transport of dormant nectarine buds.

负值表示吸收,正值表示释放. Negative value denoted inflow, and positive value denoted outflow. A: 藻红 B Erythrosin B; B: LaCl_3 . 下同 The same below.

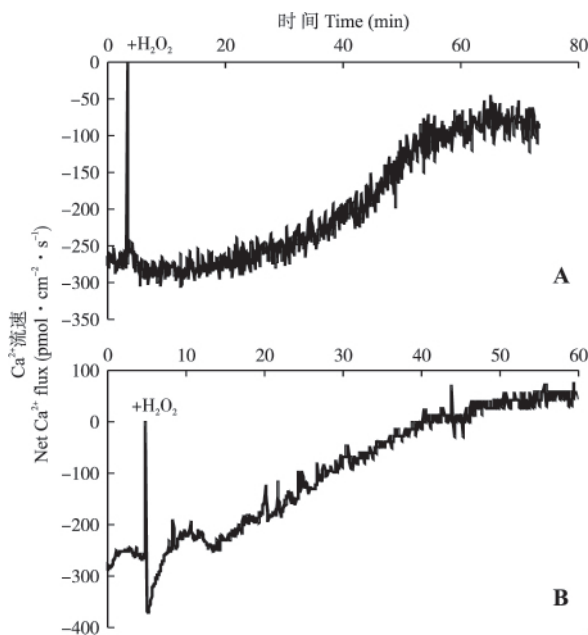


图 5 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ 对油桃休眠芽原基组织 Ca^{2+} 转运的影响

Fig.5 Effects of $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ and $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ on Ca^{2+} transport of floral buds.

A: $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$; B: $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$.

逐渐降低,降低幅度达到 68.2%;而在浓度为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, H_2O_2 可诱导花芽原基组织对 Ca^{2+} 的吸收速率逐渐降低并最终转变为释放,最终释放速率约为原来吸收速率的 20.0%.

3 讨 论

H_2O_2 是植物体内重要的信号物质,其代谢与芽休眠解除存在着密切的关系.低温^[2-3]、单氰胺^[3-5]、高温^[15]等在打破芽休眠的过程中都伴随着 H_2O_2 积累或 CAT 活性抑制.同时, H_2O_2 还具有促进休眠解除的作用^[6].另外,对马铃薯块茎的研究表明,外施 H_2O_2 、抑制 CAT 活性或降低 CAT 基因表达都具有破眠作用^[16].本研究结果与此一致,单氰胺和高温处理后油桃休眠芽内均出现 CAT 活性下降和 H_2O_2 含量升高,而破眠效率低的 TDZ 没有这种作用,进一步说明 H_2O_2 代谢可能参与休眠解除的调控. CAT 活性的变化可能与 CAT 基因的表达有关, 50°C 高温可引起葡萄休眠芽中 CAT 基因表达先下调后上调^[17]. CAT 活性受高温处理抑制后迅速升高,说明休眠芽对高温伤害抵御能力较强,能够及时修复抗氧化系统并对活性氧进行清除.这些研究尚不足以揭示 H_2O_2 在休眠调控中的作用机制. Ca^{2+} 信号和 H_2O_2 信号在植物信号转导中关系密切^[7],并且都与休眠调控相关,但目前对两者在休眠调控中的关系并无研究,因此本研究从钙信号的角度对 H_2O_2 的作用机制进行了探索.

钙是细胞分裂的重要调控因子^[18-19],参与芽休眠的调控.在木本植物芽分生组织细胞, Ca^{2+} 在自然休眠期间大量分布于细胞质浆和细胞核内,自然休眠解除后则转移至液泡、细胞间隙等钙库^[8-10],这种变化与休眠的细胞周期变化规律相符^[20].单氰胺可诱导芽内钙信号相关基因表达,其破眠效率也受到钙通道抑制剂、钙离子螯合剂等影响^[21].本研究发现在自然休眠期,芽内原基组织细胞质膜 Ca^{2+} 通道活跃而 Ca^{2+} -ATPase 活性不高,有利于外部环境高浓度的 Ca^{2+} 进入细胞内,这与休眠期细胞核和细胞质基质区域的高钙状态一致.细胞内 Ca^{2+} 水平会影响核膜裂解和染色质浓缩^[22-23],并对细胞分裂产生调控作用^[24-25].因此,休眠分生组织的这种 Ca^{2+} 的存在和转运状态很可能是其细胞分裂被抑制的原因.

许多情况下,植物钙通道可受 H_2O_2 激活,并由此产生钙信号^[7].在植物保卫细胞^[26-27]、烟草幼苗

细胞^[28], H_2O_2 均可通过活化钙通道介导 Ca^{2+} 流入原生质。相反的是, 本研究发现, 外源 H_2O_2 诱导休眠花芽原基组织 Ca^{2+} 流出原生质, 这种 Ca^{2+} 转运方向的变化与休眠解除过程中 Ca^{2+} 由细胞质基质、细胞核向 Ca^{2+} 库转移的过程相符, 说明 H_2O_2 很可能参与细胞内的 Ca^{2+} 转移调控, 从而在休眠调控中发挥作用。但本研究未能对 H_2O_2 改变 Ca^{2+} 转运的机制、内源 H_2O_2 与 Ca^{2+} 的关系及 Ca^{2+} 转运变化后组织细胞的状态变化进行检测, 因此难以确定这种调控过程与休眠解除的具体关系, 这将需要进行研究。

参考文献

- [1] Gao D-S (高东升), Shu H-R (束怀瑞), Li X-L (李宪利). A study on bud chilling requirements of fruit trees in greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2001, **28**(4): 283-289 (in Chinese)
- [2] Kuroda H, Sugiyama T, Ito D. Changes in hydrogen peroxide content in flower buds of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) in relation to breaking of endodormancy. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2002, **71**: 610-616
- [3] Nir G, Shulman Y, Fenberstein L, et al. Changes in the activity of catalase (EC 1.11.1.6) in relation to the dormancy of grapevine (*Vitis vinifera* L.) buds. *Plant Physiology*, 1986, **81**: 1140-1142
- [4] Or E, Vilozy I, Eyal Y, et al. The transduction of the signal for grape bud dormancy breaking induced by hydrogen cyanamide may involve the SNF-like protein kinase GDBRPK. *Plant Molecular Biology*, 2000, **43**: 483-494
- [5] Or E, Vilozy I, Fennell A, et al. Dormancy in grape buds: Isolation and characterization of catalase cDNA and analysis of its expression following chemical induction of bud dormancy release. *Plant Science*, 2002, **162**: 121-130
- [6] Pérez FJ, Vergara R, Rubio S. H_2O_2 is involved in the dormancy-breaking effect of hydrogen cyanamide in grapevine buds. *Plant Growth Regulation*, 2008, **55**: 149-155
- [7] Mori IC, Schroeder JI. Reactive oxygen species activation of plant Ca^{2+} channels: A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiology*, 2004, **135**: 702-708
- [8] Jian LC, Li PH, Sun LH, et al. Alteration in ultrastructure and subcellular localization of Ca^{2+} in poplar apical bud cells during the induction of dormancy. *Journal of Experimental Botany*, 1997, **48**: 1195-1270
- [9] Jian L-C (简令成), Lu C-F (卢存福), Deng J-M (邓江明), et al. Inducing factor and regulating role of intracellular Ca^{2+} level for woody plant bud dormancy. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2004, **10**(1): 1-6 (in Chinese)
- [10] Wang X-D (王孝娣), Wang H-B (王海波), Gao D-S (高东升), et al. Role of Ca^{2+} in dormant induction, maintenance and release of 'Chunjie' peach buds. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2008, **44**(5): 869-872 (in Chinese)
- [11] Brennan T, Frenkel C. Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 411-416
- [12] Liu F-Q (刘凤权), Wang J-S (王金生). Systemic induction of several defense response enzymes in rice seedlings by salicylic acid. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2002, **38**(2): 121-123 (in Chinese)
- [13] Zhang Z-L (张志良). Guide for Plant Physiology Experiment. 3rd Ed. Beijing: Higher Education Press, 2003 (in Chinese)
- [14] Sun J, Wang MJ, Ding MQ, et al. H_2O_2 and cytosolic Ca^{2+} signals triggered by the PM H^+ -coupled transport system mediate K^+/Na^+ homeostasis in NaCl-stressed *Populus euphratica* cells. *Plant, Cell & Environment*, 2010, **33**: 943-958
- [15] Wang H-B (王海波), Wang X-D (王孝娣), Gao D-S (高东升), et al. Relationships of total phenolics, reactive oxygen species and dormancy release in nectarine bud treated by heating. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2006, **33**(5): 963-968 (in Chinese)
- [16] Bajji M, Hamdi MM, Gastiny F, et al. Catalase inhibition accelerates dormancy release and sprouting in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, 2007, **11**: 121-131
- [17] Halaly T, Pang X, Batikoff T, et al. Similar mechanisms might be triggered by alternative external stimuli that induce dormancy release in grape buds. *Planta*, 2008, **228**: 79-88
- [18] Kahl CR, Means AR. Regulation of cell cycle progression by calcium/calmodulin-dependent pathways. *Endocrine Reviews*, 2003, **24**: 719-736
- [19] Santella L. The role of calcium in the cell cycle: Facts and hypotheses. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1998, **244**: 317-324
- [20] Cottignies A. The blockage in the G_1 phase of the cell cycle in the dormant shoot apex of ash. *Planta*, 1979, **147**: 15-19
- [21] Pang X, Halaly T, Crane O, et al. Involvement of calcium signalling in dormancy release of grape buds. *Journal of Experimental Botany*, 2007, **58**: 3249-3262
- [22] Poenie M, Alderton J, Tsien RY, et al. Changes of free calcium levels with the stages of the cell division cycle. *Nature*, 1985, **315**: 147-149
- [23] Keith CH, Ratan R, Maxfield FR, et al. Local cytoplasmic calcium gradients in living mitotic cells. *Nature*, 1985, **316**: 848-850
- [24] Zucker RS, Steinhardt RA. Prevention of the cortical reaction in fertilized sea urchin eggs by injection of calcium-chelating ligands. *Biochimica et Biophysica Acta: General Subjects*, 1978, **541**: 459-466
- [25] Izant JG. The role of calcium ions during mitosis. *Chromosoma*, 1983, **88**: 1-10
- [26] McAinsh MR, Clayton H, Mansfield TA, et al. Changes in stomatal behavior and guard cell cytosolic free calcium in response to oxidative stress. *Plant Physiology*, 1996, **111**: 1031-1042
- [27] Pei ZM, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells. *Nature*, 2000, **406**: 731-734
- [28] Price AH, Taylor A, Ripley SJ, et al. Oxidative signals in tobacco increase cytosolic calcium. *The Plant Cell*, 1994, **6**: 1301-1310

作者简介 谭 钺,男,1986年生,博士,主要从事果树育种及栽培生理研究。E-mail: tanyue0536@163.com

责任编辑 孙 菊