广西植物 Guihaia Aug. 2026, 46(8): 1294-1302 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202509030

李海炎, 朱鹏翔, 漓君, 等, 2026. 桃花芽休眠期 *PpPP2C* 基因鉴定与表达分析 [J]. 广西植物, 46(8): 1294-1302.
Li H Y, Zhu P X, Li J, et al., 2026. Identification and expression analysis of *PpPP2C* genes in the dormant period of peach flower buds [J]. Guihaia, 46(8): 1294-1302.

桃花芽休眠期 *PpPP2C* 基因鉴定与表达分析

李海炎[1], 朱鹏翔[1], 漓　君[2], 陆泰良[1], 许京华[2], 万保雄[1*]

(1. 广西桂北特色经济作物种质创新与利用实验室/广西特色作物研究院, 广西 桂林 541004;
2. 灵川县水果生产技术服务中心, 广西 桂林 541200)

摘　要: 为探明桃(*Prunus persica*)*PP2C* 基因家族成员在桃花芽休眠期间的表达特性,该研究从休眠期桃花芽转录组数据中鉴定出 7 个 *PpPP2C* 基因,利用生物信息学方法分析其理化性质、系统进化关系、保守基序及启动子顺式作用元件等,并采用 qRT-PCR 方法检测不同需冷量(chilling requirement,CR)桃花芽 *PpPP2C* 基因从休眠前至休眠解除的表达情况。结果表明:(1)7 个 *PpPP2C* 基因编码氨基酸序列的理化性质和保守基序结构具有较高相似性。7 个 *PpPP2C* 均属于 A 亚族,而 A 亚族是脱落酸(ABA)信号通路的关键因子,说明在桃花芽休眠过程中 *PpPP2C* 是通过 ABA 信号转导过程参与休眠调控。(2)*PpPP2C* 启动子区域存在丰富的脱落酸响应元件、光响应元件和茉莉酸甲酯响应元件,推测这 3 类元件能够调控 *PpPP2C* 基因转录进而调控休眠。(3)qRT-PCR 结果显示,*PpPP2C* 基因在进入休眠前表达量较高,进入休眠后表达量降低,说明休眠会抑制 *PpPP2C* 的表达;而 CR≥400 h 品种 *PpPP2C* 基因表达量比 CR≤200 h 品种更早开始降低,这种差别可能是由需冷量不同导致进入休眠的时期不一致,CR≤200 h 品种需要更短的日照或低温从而延迟进入休眠。该研究初步阐明了 *PP2C* 基因在 ABA 调控休眠中的作用,为后续深入解析其调控网络提供了重要依据。

关键词: 桃, 休眠, *PpPP2C*, 生物信息学, 表达特性

中图分类号: Q945　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-3142(2026)08-1294-09

Identification and expression analysis of *PpPP2C* genes in the dormant period of peach flower buds

LI Haiyan[1], ZHU Pengxiang[1], LI Jun[2], LU Tailiang[1], XU Jinghua[2], WAN Baoxiong[1*]

(1. *Guangxi Laboratory of Germplasm Innovation and Utilization of Specialty Commercial Crops in North Guangxi / Guangxi Academy of Specialty Crops*, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. *Lingchuan County Fruit Production Technology Service Center*, Guilin 541200, Guangxi, China)

收稿日期: 2025-12-28　**接受日期:** 2026-02-12

基金项目: 广西科技计划项目(桂科 AD23026003); 广西自然科学基金面上项目(2025GXNSFAA069802); 广西农业和乡村振兴人才培养支持专项(GXQNTJ242130); 广西特色作物试验站项目(桂 TS202108)。

第一作者: 李海炎(1987—),硕士,高级农艺师,研究方向为果树遗传育种,(E-mail)13949043327@163.com。

* **通信作者:** 万保雄,硕士,副研究员,研究方向为果树栽培,(E-mail)wan77118@163.com。

Abstract: To characterize the expression of *PP2C* gene family members during peach flower bud dormancy, seven *PpPP2C* genes were identified from transcriptome data of dormant peach flower buds. Bioinformatics methods were used to analyze the physicochemical properties, phylogenetic relationships, conserved motifs, and promoter *cis*-acting elements, and qRT-PCR was employed to measure *PpPP2C* expression levels in varieties with differing chilling requirements from pre-dormancy to dormancy release. The results were as follows: (1) The amino acid sequences encoded by the seven *PpPP2C* genes exhibited highly similar physicochemical properties and conserved motif structures. All seven *PpPP2C* genes belonged to Subfamily A, a key component of the abscisic acid (ABA) signaling pathway, suggesting their involvement in dormancy regulation through ABA signal transduction. (2) The promoter regions of *PpPP2C* genes contained abundant abscisic acid, light, and methyl jasminate response elements, which are thought to regulate *PP2C* transcription during dormancy. (3) qRT-PCR results showed higher *PpPP2C* expression before dormancy, with levels declining after dormancy onset, indicating that dormancy suppressed *PpPP2C* expression. However, in varieties with CR ≥ 400 h, this decrease began earlier than in those with CR ≤ 200 h. This discrepancy might be attributed to different periods of dormancy resulting from varying chilling requirements, where varieties with CR ≤ 200 h required shorter day lengths or lower temperature and consequently entered dormancy later. This study preliminarily elucidated the role of *PP2C* genes in ABA-mediated dormancy regulation, providing an important basis for further analysis of its regulatory network.

Key words: peach, dormant, *PpPP2C*, bioinformatics, expression characteristics

在多年生木本植物中,芽休眠是应对冬季低温等不利环境的重要生存策略。脱落酸(abscisic acid,ABA)是调控芽休眠的关键激素,ABA 信号转导途径参与了 ABA 对休眠过程的调控(Cooke et al.,2012)。ABA 信号通路由 ABA 受体、蛋白磷酸酶 2C(protein phosphatases 2C,PP2Cs)和 SNF1 相关蛋白激酶 2(SNF1-related protein kinase 2s,SnRK2s)3 个关键组分组成。ABA 与 RCAR/PYR/PYL 受体结合后与 PP2C 形成复合物,使 PP2C 失活,释放 SnRK2s 蛋白,从而磷酸化下游转录因子,触发下游 ABA 反应。磷酸化的 SnRK2s 激活下游转录因子,触发下游 ABA 反应(Soon et al.,2012)。

PP2C 是植物中最大的丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶家族之一,PP2C 蛋白 C 端具有保守的催化结构域,而 N 端可变区域赋予其功能多样性(Fuchs et al.,2013)。根据氨基酸序列相似性,PP2C 大致可分为 12 个亚族(A-L):A 亚族是 ABA 信号通路中的关键因素(Hirayama & Umezawa,2010);B 亚族参与抑制丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase,MAPK)在损伤或病原体胁迫下的激活(Schweighofer et al.,2007);C 亚族参与调节花发育(Song et al.,2008;Gagne & Clark,2010);E 亚族参与气孔信号调节(Servet et al.,2008);F 亚族参与诱导应激反应(Lee et al.,2008)。总体而言,同一亚族的 *PP2C* 基因具有相似的生物学功能。其中,A 亚族因参与 ABA 信号转导而被研究得最为深入(Hirayama & Umezawa,2010)。

PP2C-A 磷酸酶是 ABA 信号途径的负调控组分,通过抑制 SnRK2,阻断 ABA 信号途径。Li 等(2018)在梨的转录组学研究中发现,ABA 信号抑制因子 *PP2C* 的表达在休眠期间保持低水平,随着 ABA 含量的下降而增加。此外,外源 ABA 促进 *SnRK2s* 表达,抑制 *PP2C* 表达。在日本梨研究中也得到了类似的结果,在芽解除休眠后,*PP2C* 基因上调,*SnRK2s* 基因下调(Bai et al.,2013)。*PP2C* 也参与调控休眠基因,种子休眠的关键调节因子 *DOG1* 可直接与 A 亚族 *PP2C* 成员(*AHG1* 和 *AHG3*)相互作用,控制种子休眠(Née et al.,2017;Nishimura et al.,2018)。在小麦中,*TaPP2C-a10* 与 *TaDOG1L1* 和 *TaDOG1L4* 相互作用调控种子休眠与萌发(Yu et al.,2020)。这些研究结果均表明,*PP2C* 可能通过 ABA 信号转导与休眠基因调控,在植物休眠中发挥核心作用。然而,目前研究大多集中于单一通路的研究,ABA 信号转导与休眠基因两者间是否存在调控网络,*PP2C* 是否能通过信号转导调控下游休眠基因(如 *DAMs*)的表达,从而介导休眠的建立、维持与解除,以及休眠过程中调控 *PP2C* 转录的因子有哪些,仍有待进一步阐明。

基于前期桃花芽休眠期转录组测序,鉴定到 7 个差异表达的 *PpPP2C* 基因。通过对 7 个 *PpPP2C* 基因进行鉴定,分析其理化性质、进化关系、保守基序、启动子顺式作用元件及在休眠过程中的表达模式等,为进一步研究 *PP2C* 基因在 ABA 调控休眠中的作用及为休眠调控网络的构建奠定基础。

1 材料与方法

1.1 PP2C 蛋白特征分析

利用在线程序 Expasy(https://web.expasy.org/protparam/)对 *PpPP2C* 基因编码蛋白的氨基酸数、等电点、不稳定系数、分子量和亲水性指数(grard average of hydropathicity,GRAVY)等进行分析。利用 PSORT(https://wolfpsort.hgc.jp/)进行亚细胞定位预测。

1.2 PP2C 系统发育分析

在拟南芥数据库(https://www.arabidopsis.org/)中下载其 PP2C 蛋白序列,采用 MEGA X 软件对 PP2C 蛋白进行多序列比对,利用邻接法(neighbor-joining method,NJ)构建系统发育树,设置 bootstrap 值为 1 000。

1.3 PP2C 蛋白保守基序分析

利用 MEME(https://meme-suite.org/)在线工具分析 PpPP2C 蛋白的保守基序,设置输出值为 20,下载 xml 文件,再利用 TBtools 软件对 PpPP2C 蛋白保守基序(motif)进行可视化。

1.4 启动子顺式作用元件分析

利用 TBtools 软件提取 *PpPP2C* 基因起始密码子(ATG)上游 2 000 bp 序列进行启动子分析,利用在线软件 PlantCARE(http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/)分析其顺式作用元件,利用 Excel 统计分析数据。

1.5 实时荧光定量表达分析

从 10 月花芽进入休眠前开始,每隔 15 d 选取桃树 1 年生枝条花芽置于液氮中速冻 1 min,之后保存于-80 ℃以备用。采用华越洋植物 RNA 提取试剂盒提取花芽 RNA;采用风生贝尔 FonSuperTM RTⅢ All-in-One Mix(with dsDNase)试剂盒进行反转录;采用 MonAmpTM SYBR Green qPCR Mix 试剂盒进行荧光定量。以桃 *Actin* 基因作为内参,使用美国 BIO CFX Opus 96 荧光定量 PCR 仪进行分析。反应程序如下:95 ℃预变性 5 min;95 ℃变性 15 s,59 ℃退火 30 s,72 ℃延伸 20 s,40 个循环。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$方法计算基因的相对表达量,使用 Excel 进行数据分析,使用 TBtools 进行绘图。所用引物见表 1。

2 结果与分析

2.1 PpPP2C 蛋白理化性质分析

通过对桃休眠期花芽转录组测序,共鉴定到 7 个差异表达显著的 *PpPP2C* 基因家族成员,氨基酸数为 396~568 aa,分子量为 42.69~61.11 kDa;PpPP2C51 等电点大于 7,为碱性蛋白,其余 6 个成员均为酸性蛋白;7 个 PpPP2C 蛋白的不稳定系数为 42.61~58.52,均大于 40,为不稳定蛋白;蛋白亲水性指数为-0.400~-0.074,均小于 0,为亲水性蛋白;亚细胞定位预测结果显示,PpPP2C16-1 蛋白被定位到叶绿体和线粒体,其余 6 个 PpPP2C 蛋白被定位到细胞核中,结果见表 2。

2.2 基因系统进化树分析

将 7 个 *PpPP2C* 基因与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中已报道的 *PP2C* 基因构建系统进化树。结果(图 1)表明,7 个 *PpPP2C* 与拟南芥 *AtPP2C* A 亚族(Group A)同源性最高,全部属于 *PP2C* A 亚族基因,说明在桃休眠过程中主要是 A 亚族 *PP2C* 参与调控。

2.3 PpPP2C 蛋白的保守基序分析

为进一步探究 PP2C 蛋白的序列特征,对 PpPP2C 蛋白保守基序组成进行分析(图 2),得到 10 个保守基序,基序数量差异不大,为 7~10 个。在 7 个 PpPP2C 蛋白中均含有 Motif 1-Motif 7 的基序结构,说明其保守基序的构成具有高度相似性。

2.4 *PpPP2C* 基因的启动子顺式作用元件

对 7 个 *PpPP2C* 的启动子进行分析,结果(表 3)表明 *PpPP2C* 启动子区域存在脱落酸(abscisic acid)响应元件、光(light)响应元件、茉莉酸甲酯(methyl jasminate, MeJA)响应元件、水杨酸(salicylic acid)响应元件、赤霉素(gibberellin)响应元件、生长素(auxin)响应元件、低温(low temperature)响应元件和 MYB 结合位点(MYB binding site)相关的响应元件等。7 个 *PpPP2C* 基因

表 1　引物信息

Table 1　Primer information

基因名称 Gene name	上游引物(5′- 3′) Forward primer (5′- 3′)	下游引物(5′- 3′) Reverse primer (5′- 3′)
Actin	CAGATCATGTTTGAGACCTTCAATGT	CATCACCAGAGTCCAGCACAAT
*PpPP2C*77	AGGCTAGGTAATTTGATC	GTGGCTTCTATTCTGTTT
*PpPP2C*56	TGACAAGGACCGATGAGG	TAGAAGATGCCGAGCCAC
*PpPP2C*24	CGGTACAAATTCGTCTCC	ATCTCGTCGTCTTCCACA
*PpPP2C*16-1	AGAAAGTGAGGGAGGTGA	GTGACTGGTTAGGTGGGT
*PpPP2C*37	AGGCGTAGGAGATTGGAG	GAGTCTGGACCGTCGTTT
*PpPP2C*51	CAGCAGAAAGCGACTCAA	CATCACCTTCCTCCTCCC
*PpPP2C*16-2	AAACAGTAAGCCGCAGTG	AGAGCCTCCATGACCATC

表 2　PpPP2C 蛋白信息

Table 2　Information of PpPP2C protein

基因名称 Gene name	基因 ID Gene ID	氨基酸数 Number of amino acids (aa)	分子量 Molecular weight (kDa)	不稳定系数 Instability index	等电点 pI	亲水性指数 GRAVY	亚细胞定位预测 Subcellular localization prediction
*PpPP2C*77	PRUPE_7G204800	475	51.53	42.87	5.66	-0.366	细胞核 Nucleus
*PpPP2C*56	PRUPE_7G220600	396	42.86	56.94	4.71	-0.319	细胞核 Nucleus
*PpPP2C*24	PRUPE_6G068800	406	43.66	58.52	6.32	-0.400	细胞核 Nucleus
*PpPP2C*16-1	PRUPE_3G044900	564	59.50	43.27	4.68	-0.074	叶绿体和线粒体 Chloroplast and mitochondrion
*PpPP2C*37	PRUPE_2G239700	431	45.87	51.84	5.23	-0.321	细胞核 Nucleus
*PpPP2C*51	PRUPE_2G312300	399	42.69	42.61	7.80	-0.367	细胞核 Nucleus
*PpPP2C*16-2	PRUPE_1G408100	568	61.11	44.47	4.33	-0.215	细胞核 Nucleus

中有 6 个均含有较丰富的脱落酸响应元件、光响应元件和 MeJA 响应元件，说明在休眠过程中 *PpPP2C* 可能主要受脱落酸、光和 MeJA 的调控。值得注意的是，*PpPP2C*77、*PpPP2C*51 和 *PpPP2C*16-2 3 个基因启动子区含有 1~2 个低温响应元件，说明低温也参与调控 *PP2C*。

2.5 休眠期 *PpPP2C* 基因表达分析

为探究 *PpPP2C* 基因在桃花芽休眠中的可能功能，本研究选取不同需冷量桃品种，分析其花芽从休眠前至休眠解除的 *PpPP2C* 基因相对表达量。结果(图 3)显示，7 个 *PpPP2C* 基因在进入休眠前在不同需冷量桃品种中表达量较高，进入休眠后表达量降低，并且不同需冷量桃品种的基因表达量降低时期存在差异。在 CR≤200 h 品种中，7 个 *PpPP2C* 基因大多在 11 月 22 日开始降低，而在 CR≥400 h 及以上品种中，在 11 月 8 日就显著降低，这种差别可能是由品种需冷量差异导致进入休眠的时期不一致。CR≤200 h 品种中基因表达量降低后持续维持在较低水平，直到 2 月 14 日，此时花芽开始萌动，部分基因表达量显著升高，在 2 月 28 日所有基因表达量均升高；在 CR≥400 h 及以上品种中，进入休眠后基因表达量同样维持在较低水平，但在 1 月 17 日基因表达量存在一个显著升高趋势，这种趋势在 CR >700 h 品种中更为突出，随后基因表达量再次降低，直到 2 月 28 日花芽开始萌动时基因表达量再次升高。

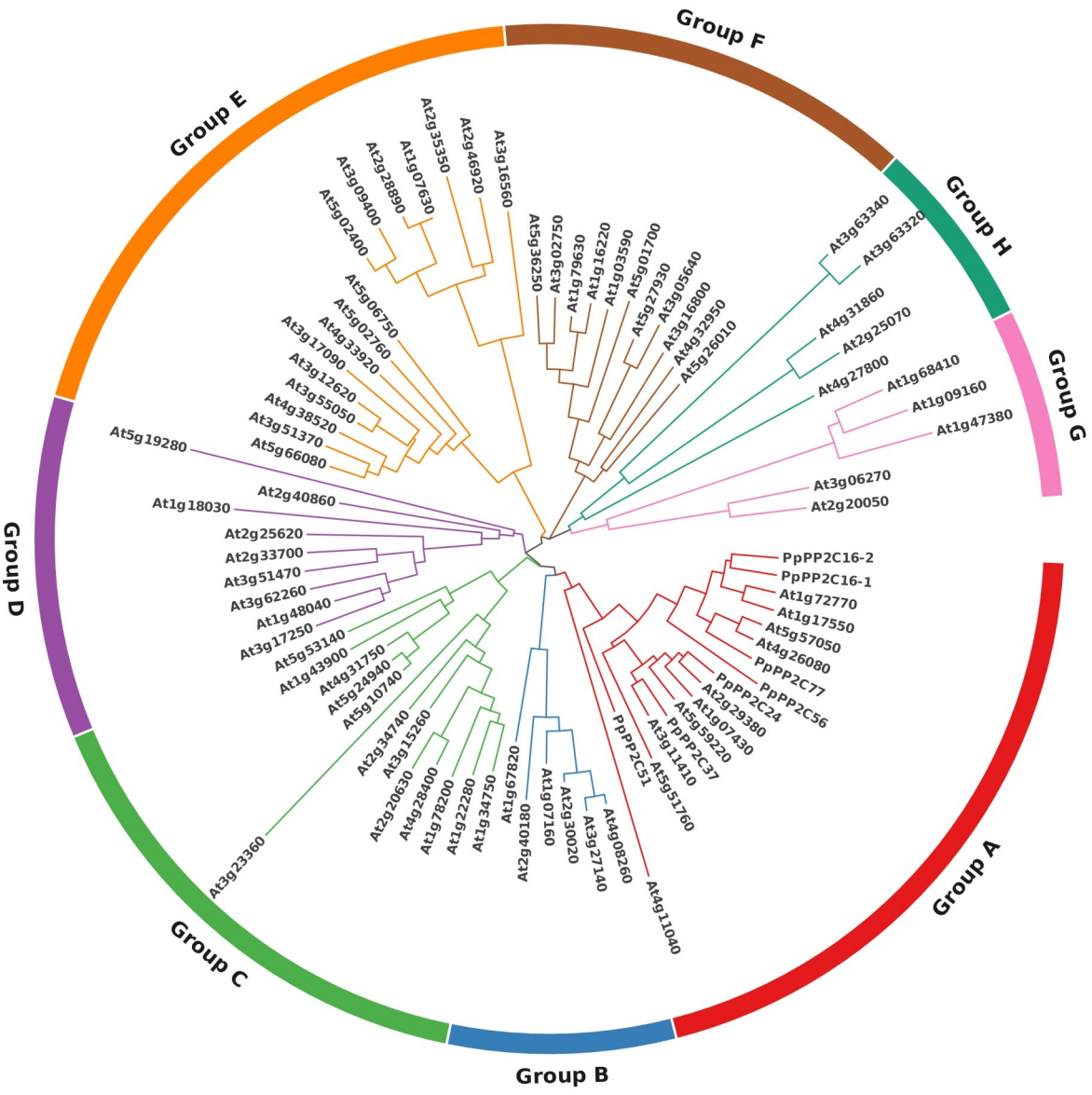

图 1 桃 7 个 *PpPP2C* 与拟南芥 *AtPP2C* 系统发育分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis of seven peach *PpPP2C* and *Arabidopsis thaliana AtPP2C*

3 讨论与结论

本研究从休眠期桃花芽转录组数据中,鉴定出 7 个差异表达显著的 *PpPP2C* 家族基因。对 PpPP2C 蛋白保守基序组成进行分析,得到 10 个保守基序,7 个 PpPP2C 蛋白均含有 Motif 1-Motif 7 的基序结构,其理化性质和保守基序的构成具有高度相似性。与拟南芥 *PP2C* 基因构建系统发育进化树,发现 7 个 *PpPP2C* 同属于 A 亚族。Hao 等(2011)研究认为只有 A 亚族参与 ABA 信号转导过程,说明在桃花芽休眠过程中主要诱导 A 亚族 *PP2C* 的表达,*PpPP2C* 是通过 ABA 信号转导过程参与休眠调控。

启动子区域的顺式元件与基因转录密切相关,它们通过与同源转录因子相互作用,在植物信号转导中起着关键作用。本研究发现,7 个 *PpPP2C* 启动子区存在较丰富的脱落酸响应元件、光响应元

表 3　*PpPP2C* 基因启动子顺式作用元件分析

Table 3　Analysis of *cis*-acting elements of *PpPP2C* gene promoters

元件类型 Element type	*PpPP2C77*	*PpPP2C56*	*PpPP2C24*	*PpPP2C16-1*	*PpPP2C37*	*PpPP2C51*	*PpPP2C16-2*
脱落酸 Abscisic acid	6	12	21	5	10	12	—
厌氧诱导 Anaerobic induction	2	1	1	2	1	1	1
类黄酮生物合成基因调控 Flavonoid biosynthetic genes regulation	—	1	—	—	—	—	—
赤霉素 Gibberellin	1	2	1	—	—	—	2
光 Light	7	21	29	8	15	14	1
茉莉酸甲酯 MeJA	8	2	6	4	6	4	8
MYB 结合位点 MYB binding site	—	1	2	—	—	2	—
水杨酸 Salicylic acid	2	2	—	1	1	1	1
生长素 Auxin	—	—	1	2	1	—	2
干旱 Drought	1	—	1	—	2	—	2
玉米蛋白代谢调控 Zein metabolism regulation	—	—	—	2	2	—	—
防御和胁迫 Defense and stress	2	—	—	—	—	3	1
分生组织表达 Meristem expression	2	—	—	1	—	1	—
低温 Low temperature	2	—	—	—	—	1	1

注：数字表示顺式作用元件的数量。

Note：The numbers represent the number of *cis*-acting elements.

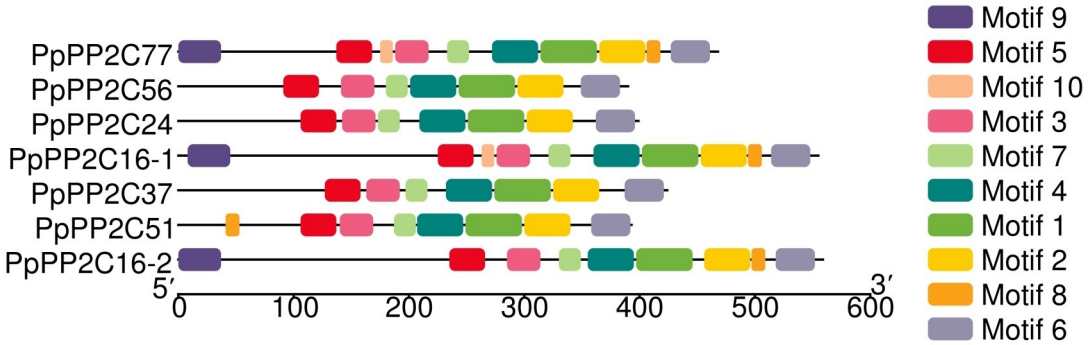

图 2　PpPP2C 蛋白的保守基序

Fig. 2　Conserved motifs of PpPP2C protein

件、茉莉酸甲酯响应元件。有研究表明，光周期是影响休眠进程的重要因子，短日照促进休眠，而长日照延迟休眠。光周期变化会通过调节呼吸代谢、芽体水分、钙信号、ABA 代谢等影响休眠进程（高东升等，2002；简令成等，2004；Pang et al.，2007；Zheng et al.，2015）。ABA 含量在类休眠至内休眠转变过程中增加，而在内休眠至生态休眠过程中下降（Zheng et al.，2015；Wang et al.，2015；Tuan et al.，2017）。ABA 可能是通过 *PpCYP707A-3*、*PpNCEDs*、*PpPP2Cs*、*PpSnRK2s* 和 *PpABI4*/*PpABI5s* 等代谢及信号转导基因来调控芽休眠（Li et al.，2018）。Ruttink 等（2007）认为休眠的诱导是光周期和 ABA 共同作用的结果，这与本研究在 *PpPP2C* 启动子上同时发现光与 ABA 响应元件的

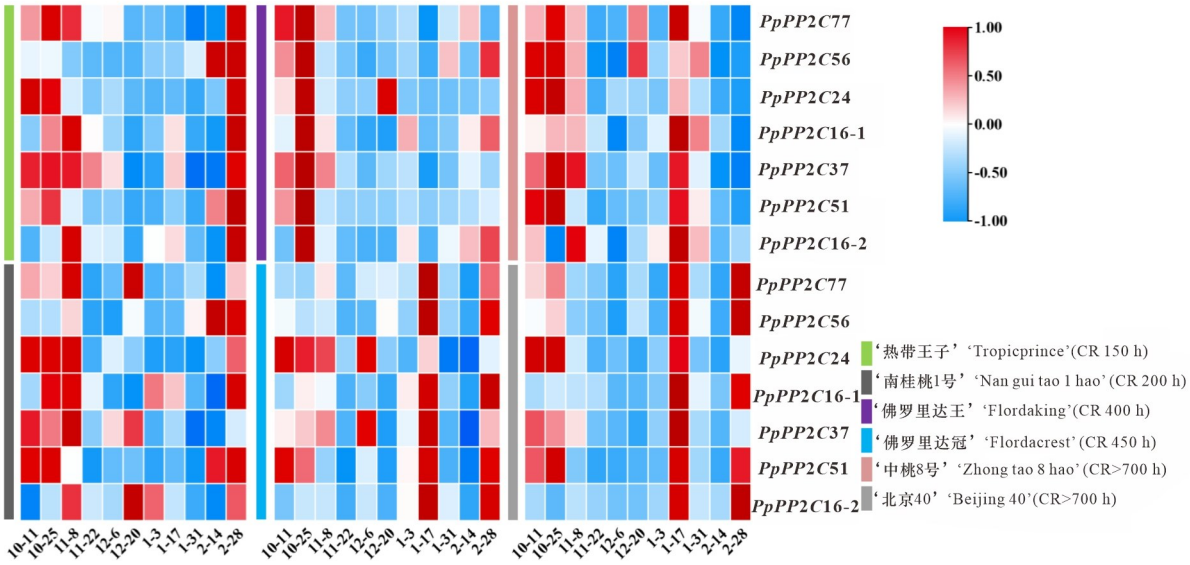

图 3 *PpPP2C* 基因在桃花芽中的表达量

Fig. 3 Expression levels of *PpPP2C* genes in peach flower buds

结果相一致。关于 MeJA 参与休眠调控的报道较少,有研究发现茉莉酸(jasmonic acid,JA)处理可促进苹果种子萌发(Ranjan & Lewak,1992;Yildiz et al.,2007),在苹果种子低温层积过程中,JA 通过调节 GA/ABA 平衡影响休眠(Lewak,2011)。高浓度 MeJA 减弱 BZR2 对 *PpyDAM3* 启动子的抑制,从而延缓休眠解除(Wang et al.,2024)。基于 *PpPP2C* 基因家族启动子顺式元件的分析结果,本研究认为光周期、ABA 及 MeJA 可能通过调控 *PpPP2C* 的转录,共同参与桃花芽休眠进程。

低温调控 *PP2C* 的表达,小麦中 *PP2C* 基因表达受低温胁迫显著抑制(胡伟等,2014)。辣椒 2 个 *PP2C* 家族 A 亚族基因(*CaPP2C97* 和 *CaPP2C3*)在低温处理 24 h 时在叶片中呈现显著的下调表达(马玉虎等,2023)。这些结果表明,*PP2C* 可能作为低温响应的负调控组分,其表达下调有助于增强植物对低温胁迫的适应性。本研究在 3 个 *PpPP2C* 基因启动子中鉴定出低温响应元件,而低温不仅是诱导休眠的环境因子,也是休眠解除关键因子之一(Niu et al.,2016),结合前人研究结果,低温信号可能直接作用于 *PpPP2C* 的转录调控,进而参与休眠进程。

对 7 个 *PpPP2C* 基因在不同需冷量桃花芽中的表达特性进行分析,发现这些基因在进入休眠前在不同需冷量桃品种中表达量较高,进入休眠后表达量显著降低,说明休眠对 *PpPP2C* 的表达具有抑制作用。在天女木兰休眠解除过程中,3 个 *PP2C* 基因表达量总体均呈“先下降”趋势(孙宏涛,2022)。在杨树中,*PtdPP2C1* 的表达在休眠诱导期上调,可能通过抑制 *SnRK2* 活性促进休眠(Ruttink et al.,2007)。在梨中,*PP2C* 基因表达量在休眠期间保持低水平(Li et al., 2018)。上述结果均表明,*PpPP2C* 表达量的抑制及持续维持的低表达水平能够促进休眠建立与维持。本研究还发现,CR≥400 h 品种 *PpPP2C* 基因表达量比 CR≤200 h 品种更早开始降低,这种差别可能是由需冷量差异导致进入休眠的时期不一致。高需冷量品种通常对秋季短日照和低温信号更敏感,更早启动休眠以避免冬季伤害(Allard et al.,2016),低需冷量品种可能需要更短的日照或低温刺激而延迟休眠诱导(Myking & Heide,1995;Liu & Sherif,2019)。因此,*PpPP2C* 表达下调的时期差异可能反映了不同需冷量品种休眠诱导时间和深度不同,其较早抑制可能通过 ABA 信号途径更早地诱导其进入休眠状态。

综上所述,光周期、ABA、MeJA 及低温等信号

可能通过调控 *PpPP2C* 的转录参与桃花芽休眠调控。*PpPP2C* 在休眠期间的表达受抑制，并通过介导 ABA 信号转导参与调控休眠启动的早晚与深度。本研究初步阐明了 *PpPP2C* 基因家族在桃花芽休眠中的表达特性及其调控因子，为后续深入解析其调控网络提供了重要依据。

参考文献：

Allard A, Bink M C, Martinez S, et al., 2016. Detecting QTLs and putative candidate genes involved in bud-break and flowering time in an apple multiparental population [J]. Journal of Experimental Botany, 67(9): 2875-2888.

Bai S L, Saito T, Sakamoto D, et al., 2013. Transcriptome analysis of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) flower buds transitioning through endodormancy [J]. Plant & Cell Physiology, 54(7): 1132-1151.

Cooke J E, Eriksson M E, Junttila O, 2012. The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms [J]. Plant, Cell & Environment, 35(10): 1707-1728.

Fuchs S, Grill E, Meskiene I, et al., 2013. Type 2C protein phosphatases in plants [J]. The FEBS Journal, 280(2): 681-693.

Gagne J M, Clark S E, 2010. The *Arabidopsis* stem cell factor POLTERGEIST is membrane localized and phospholipid stimulated [J]. The Plant Cell, 22(3): 729-743.

Gao D S, Shu H R, Li X L, et al., 2002. Effect of exogenous plant growth hormones on the changes of carbohydrates in peach bud during dormant period [J]. Journal of Fruit Science, 19(2): 104-107. [高东升, 束怀瑞, 李宪利, 等, 2002. 桃自然休眠过程中外源激素对花芽碳水化合物的调控效应 [J]. 果树学报, 19(2): 104-107.]

Hao Q, Yin P, Li W Q, et al., 2011. The molecular basis of ABA-independent inhibition of PP2Cs by a subclass of PYL proteins [J]. Molecular Cell, 42(5): 662-672.

Hirayama T, Umezawa T, 2010. The PP2C-SnRK2 complex: the central regulator of an abscisic acid signaling pathway [J]. Plant Signaling & Behavior, 5(2): 160-163.

Hu W, Yan Y, He Y Z, 2014. Cloning and expression analysis of *TaPP2C59* gene in wheat [J]. Journal of Triticeae Crops, 34(10): 1334-1340. [胡伟, 颜彦, 何艳臻, 2014. 小麦 *TaPP2C59* 基因的克隆及表达分析 [J]. 麦类作物学报, 34(10): 1334-1340.]

Jian L C, Lu C F, Deng J M, et al., 2004. Inducing factor and regulating role of intracellular Ca^{2+} level for woody plant bud dormancy [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 10(1): 1-6. [简令成, 卢存福, 邓江明, 等, 2004. 木本植物休眠的诱导因子及其细胞内 Ca^{2+} 水平的调节作用 [J]. 应用与环境生物学报, 10(1): 1-6.]

Lee M W, Jelenska J, Greenberg J T, 2008. Arabidopsis proteins important for modulating defense responses to *Pseudomonas syringae* that secrete HopW1-1 [J]. The Plant Journal, 54(3): 452-465.

Lewak S, 2011. Metabolic control of embryonic dormancy in apple seed: seven decades of research [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 33(1): 1-24.

Li J Z, Xu Y, Niu Q F, et al., 2018. Abscisic acid (ABA) promotes the induction and maintenance of pear (*Pyrus pyrifolia* white pear group) flower bud endodormancy [J]. International Journal of Molecular Sciences, 19(1): 310.

Liu J Y, Sherif S M, 2019. Hormonal orchestration of bud dormancy cycle in deciduous woody perennials [J]. Frontiers in Plant Science, 10: 1136.

Ma Y H, Wei M, Duan P P, et al., 2023. Identification and expression analysis of *PP2C* family genes in pepper in response to low temperature stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 41(6): 39-53. [马玉虎, 魏敏, 段盼盼, 等, 2023. 辣椒 *PP2C* 家族基因鉴定与响应低温胁迫的表达分析 [J]. 干旱地区农业研究, 41(6): 39-53.]

Myking T, Heide O M, 1995. Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of *Betula pendula* and *B. pubescens* [J]. Tree Physiology, 15(11): 697-704.

Née G, Kramer K, Nakabayashi K, et al., 2017. DELAY OF GERMINATION1 requires PP2C phosphatases of the ABA signalling pathway to control seed dormancy [J]. Nature Communications, 8: 72.

Nishimura N, Tsuchiya W, Moresco J J, et al., 2018. Control of seed dormancy and germination by DOG1-AHG1 PP2C phosphatase complex via binding to heme [J]. Nature Communications, 9: 2132.

Niu Q F, Li J Z, Cai D Y, et al., 2016. Dormancy-associated MADS-box genes and microRNAs jointly control dormancy transition in pear (*Pyrus pyrifolia* white pear group) flower bud [J]. Journal of Experimental Botany, 67(1): 239-257.

Pang X Q, Halaly T, Crane O, et al., 2007. Involvement of calcium signalling in dormancy release of grape buds [J]. Journal of Experimental Botany, 58(12): 3249-3262.

Ranjan R, Lewak S, 1992. Jasmonic acid promotes germination and lipase activity in non-stratified apple embryos [J]. Physiologia Plantarum, 86(2): 335-339.

Ruttink T, Arend M, Morreel K, et al., 2007. A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in

poplar [J]. The Plant Cell, 19(8): 2370-2390.

Schweighofer A, Kazanaviciute V, Scheikl E, et al., 2007. The PP2C-type phosphatase AP2C1, which negatively regulates MPK4 and MPK6, modulates innate immunity, jasmonic acid, and ethylene levels in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 19(7): 2213-2224.

Servet C, Benhamed M, Latrasse D, et al., 2008. Characterization of a phosphatase 2C protein as an interacting partner of the histone acetyltransferase GCN5 in *Arabidopsis* [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1779(6/7): 376-382.

Song S K, Hofhuis H, Lee M M, et al., 2008. Key divisions in the early *Arabidopsis* embryo require POL and PLL1 phosphatases to establish the root stem cell organizer and vascular axis [J]. Developmental Cell, 15(1): 98-109.

Soon F F, Ng L M, Zhou X E, et al., 2012. Molecular mimicry regulates ABA signaling by SnRK2 kinases and PP2C phosphatases [J]. Science, 335(6064): 85-88.

Sun H T, 2022. Cloning of group A *PP2C* gene in *Magnolia sieboldini* and its functional verification in the release of seed dormancy [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [孙宏涛, 2022. 天女木兰 A 类 *PP2C* 基因克隆及其在种子休眠解除中的功能验证 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学.]

Tuan P A, Bai S L, Saito T, et al., 2017. *Dormancy-associated MADS-box* (*DAM*) and abscisic acid pathway regulate pear endodormancy through a feedback mechanism [J]. Plant & Cell Physiology, 58(8): 1378-1390.

Wang D L, Gao Z Z, Du P Y, et al., 2015. Expression of ABA metabolism-related genes suggests similarities and differences between seed dormancy and bud dormancy of peach (*Prunus persica*) [J]. Frontiers in Plant Science, 6: 1248.

Wang X X, Wei J, Wu J H, et al., 2024. Transcription factors BZR2/MYC2 modulate brassinosteroid and jasmonic acid crosstalk during pear dormancy [J]. Plant Physiology, 194(3): 1794-1814.

Yildiz K, Yazici C, Muradoglu F, 2007. Effect of jasmonic acid on germination dormant and nondormant apple seeds [J]. Asian Journal of Chemistry, 19(2): 1098-1102.

Yu X F, Han J P, Li L, et al., 2020. Wheat PP2C-a10 regulates seed germination and drought tolerance in transgenic Arabidopsis [J]. Plant Cell Reports, 39(5): 635-651.

Zheng C L, Halaly T, Acheampong A K, et al., 2015. Abscisic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism [J]. Journal of Experimental Botany, 66(5): 1527-1542.

(责任编辑 邓斯丽)