牡丹促成栽培研究进展

管艳忍[1,2],王顺利[2],薛璟祺[2],孙振元[1,3*],薛玉前[2],张秀新[2]

(1. 青岛农业大学,山东青岛 266109;2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所/农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室,北京 100081;3. 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)

摘要 牡丹花大色艳、花姿优美、花味芳香,具有极高的观赏价值,但由于花期集中且短暂,严重影响了其观赏时效。因此,在生产上采用促成栽培的技术方法使牡丹开出"不时之花"十分必要。从牡丹促成栽培原理与技术措施、促成栽培生理生化研究、促成栽培分子机理等方面论述了牡丹促成栽培的研究进展。针对当前牡丹促成栽培过程中存在的问题提出了建议和展望,以期为今后牡丹促成栽培提供理论指导。

关键词 牡丹;促成栽培技术;生理特性;休眠解除;分子机理

中图分类号 S685.11 **文献标识码** A **文章编号** 0517 - 6611(2017)34 - 0040 - 04

Research Advance on the Forcing Culture of Tree Peony

GUAN Yan-ren[1,2], WANG Shun-li[2], XUE Jing-qi[2], SUN Zhen-yuan[1,3*] et al (1. Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109; 2. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciencel Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, P. R. China Beijing 100081; 3. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Forest Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091)

Abstract Tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr.) has extremely high ornamental value due to its large, colorful and beautiful blooms. However, the florescence is concentrated and short, which is a problem to meet the demand of appreciating flowers. As a result, forcing culture of tree peony in practice is necessary to promote tree peony flowering annually. This paper reviewed the aspects of tree peony forcing culture, including principle and technology, research of physiology and biochemistry, and molecular mechanism. In view of the current problems of the research, some suggestions and prospects were put forward to provide theoretical guidance for the future research of tree peony forcing culture.

Key words Tree peony; Forcing culture technology; Physiological characteristics; Dormancy release; Molecular mechanism

牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.)属芍药科芍药属牡丹组植物,是原产于我国的传统名花,其花大色艳、花姿优美、花味芳香,具有极高的观赏价值,又因其雍容华贵、富丽端庄,历来为人们所喜爱。作为我国的候选国花,牡丹素来具有富贵吉祥、繁荣昌盛等美好寓意,被尊为"花中之王""国色天香"。牡丹花期集中且短暂,一般自然花期在每年的4月中下旬—5月上旬,单朵花期短者为3~5 d,长者为7~10 d,群体花期为20~30 d[1],这严重影响了牡丹的观赏时效及产业发展。在生产上,经常会采用促成栽培的技术方法使牡丹开出"不时之花"。比如,为了迎合节日气氛,通常使牡丹在国庆节、元旦、春节等重大节日开放,以满足人们的观赏需求。

所谓"促成栽培",是指采取人为措施促使牡丹早于其自然花期而开放的栽培方式,俗称"催花"[2]。促成栽培的方式有2种,一种是异地栽培,另一种是利用冷库、温室等设施进行促成栽培,即北方温室催花[3]。实践表明,后者在实际生产中应用更广泛。该研究论述的主要内容是针对北方温室催花。目前,牡丹的促成栽培技术已发展成较为完善的体系,在生理生化水平上的研究也较为全面,但在分子水平上仍存在很大的局限性。笔者从牡丹的促成栽培原理与技术、促成栽培生理特性变化和促成栽培分子机理几个方面对牡丹促成栽培研究进行综述,并对今后的研究与发展提出建议和展望,以期为牡丹促成栽培的工作开展提供理论依据。

1 牡丹促成栽培原理与技术

1.1 牡丹花芽分化 花芽分化是观赏植物开花的先决条件,牡丹促成栽培应在花芽分化基本完成的前提下进行。牡丹的花芽分化是由腋芽原始体开始的,经过营养生长和生殖生长两大阶段,历时3个年周期,约25个月。第1个年周期产生子一代腋芽原基,第2个年周期主要是形成叶原基和花原基,第3个年周期开花结果[4]。第2个年周期内叶原基形成后,如果营养条件和成花激素适宜,就会继续发育,由营养生长向生殖生长转变形成花原基,构成典型的混合芽,并从花原基依次向心分化形成萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊的原基,完成花芽的形态分化。因此,牡丹花芽分化基本完成,是牡丹促成栽培的生物学基础。进而通过人为改变环境条件,使分化完成的花芽第3个年周期的发育进程提前。

牡丹花芽分化进程因栽培地区和品种而异。在北京、菏泽、洛阳等地区,牡丹花芽分化一般始于6月上中旬,终于9月下旬—10月中旬,雌雄蕊的瓣化则发生于当年年底至翌年年初[5]。

1.2 牡丹的休眠与解除

1.2.1 牡丹的休眠。牡丹休眠是其促成栽培生长的制约因素,包括暂时休眠和深休眠2种类型[6]。暂时休眠在遇到气温、降水等环境因子符合其生长条件时就能自动解除,恢复生长[7]。而处于深休眠的牡丹花芽即使在适合的生长条件下也很难萌发[8]。牡丹以深休眠为主,因此,适时解除休眠是牡丹催花启动的关键[9]。

1.2.2 牡丹的休眠解除。

1.2.2.1 低温。20世纪末,牡丹促成栽培的研究集中在对

基金项目 国家自然科学基金项目(31572156);国家自然科学基金青年基金项目(31501800);中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS - ASTIP - IVFCAAS)。

作者简介 管艳忍(1991—),女,河南驻马店人,硕士研究生,研究方向:园林植物育种。*通讯作者,研究员,博士生导师,从事树木生理生态研究。

收稿日期 2017 - 09 - 06

牡丹休眠解除方法的探索上。王宗正等[10]研究发现,低温对解除牡丹深休眠具有质的作用,是解除深休眠的根本措施。若不经低温或其他处理,即使遇到适宜的条件,牡丹也能保持长达 4 ~ 5 个月(或更长时间)的休眠状态而不萌发。不同品种或同株不同芽体对解除休眠所要求的低温期或低温值也不同。总的来说,牡丹彻底解除休眠至少要经过330 h以上的低温。另外一些结果表明,解除牡丹深休眠可在 0 ~ 5 ℃经过 30 ~ 50 d[11]或 0 ~ 10 ℃经过 30 ~ 60 d 完成[7]。

1.2.2.2　外源激素及化学试剂。外源激素对解除牡丹休眠具有一定的辅助作用。在牡丹促成栽培生产实践中,赤霉素(GA_3)的应用最为广泛。GA_3 能够部分或完全代替低温需求量而解除休眠[12]。不同浓度的 GA_3 对牡丹休眠解除的作用不同,浓度使用不当可能会引起花蕾败育或开花质量下降[13-14],不同品种所需的最适 GA_3 浓度也不同。一般来说,休眠越深的品种,需要的适宜 GA_3 浓度相应越大。迟东明等[15]研究发现"锦袍红"最适宜的处理浓度为 60 mg/L,"乌龙捧盛"适宜的处理浓度为 90 mg/L。朱昌春等[16]试验表明 500 mg/L GA_3 涂蕾对"胡红"催花效果比较明显。而其他一些研究证明大部分牡丹适宜的 GA_3 浓度为 500 ~ 1 000 mg/L[17]或 800 ~ 1 000 mg/L[18]。除 GA_3 外,Hosoki 等[19-21]用乙烯、乙醇蒸汽、氮气和大蒜糊剂、山葵根剂涂抹经过冷藏处理的"Taiyo"牡丹花芽均能起到促进花芽萌发、叶片伸展及提前成花的作用。但这种提高催花质量的效果不稳定,因此在生产上较少使用。

1.2.2.3　其他措施。除低温和外源激素外,机械伤害、去叶、病虫害侵袭、晾根等危及牡丹植株生命的现象或措施,对牡丹解除休眠都能起到一定的作用。这可能是由于牡丹植株的生命受到不良现象或措施威胁时,刺激其体内产生某种内源激素而解除休眠[6]。这些措施中,除了晾根结合低温和 GA_3 使用外,其余的因为存在一定的风险,在生产上也不常使用。

1.3　品种选择和种苗质量　经过长期栽培实践,有很多牡丹品种都能够通过促成栽培来达到催花的目的,但催花效果和开花质量因品种而异。用于元旦、春节等节日的催花牡丹一般宜选用易于开花、成花率高、花叶匀称、花大色艳的早花品种或中早花品种[22]。国内应用较多的品种有"胡红""洛阳红""朱砂垒""赵粉""乌龙捧盛""肉芙蓉""银红巧对""百园红霞"等。另外,也会选用一些成花能力强的日本品种,如"花竞""岛大臣""花王""芳纪""日幕"等。这些品种的花期比我国牡丹品种较晚一些,这种搭配既丰富了种类,又延长了整体花期。

种苗的品质是催花的基础,决定了催花的成败。一般选择长势强健、株型紧凑、枝条健壮、整齐均匀、无病虫害、无机械损伤、芽体饱满的植株作为牡丹催花植株。

1.4　环境因子

1.4.1　温度。温度是影响牡丹正常生长发育和控制开花的主导因子。盖树鹏等[23]研究表明,温度影响牡丹开花的整个过程,其变化可使牡丹物候期延长或缩短,导致开花推迟或提前。郭晨瑛[24]的研究表明温度是影响江南盆栽牡丹开花最重要的环境因素。李玉敏等[25]将室内催花过程分为缓苗、萌动、露芽、显蕾、新枝生长、幼蕾、萼片始展、展叶、圆蕾、平蕾、垂萼、透色、绽口、初开和盛开 15 个时期,每个时期均需要适宜的温度。前期从缓苗期到露芽期主要为茎、叶、花蕾的形态建成期,此期花蕾较弱,对温度变化较敏感,因此这个阶段昼夜温差不宜过大,温度不宜太高。中期从显蕾至圆蕾期为植株全面生长期,温度可较前期升高 5 ~ 8 ℃。后期从圆蕾至开花过程中,可比中期升高 3 ~ 5 ℃。由此可见,牡丹促成栽培过程中温度必须逐渐升高,切忌骤然升温或降温。

1.4.2　光照。牡丹为典型的长日照植物,花芽在长日照下形成,中长日照下开花,开花过程的自然光照每天 10 ~ 12 h,所以牡丹促成栽培应根据具体情况进行人工补光。尤其在初期和中期阶段,如果光照时间不足 8 h,花蕾将停止发育而逐渐萎缩,甚至叶片也停止生长。因此,牡丹冬季温室催花人工补光十分重要。实践表明:催花后期每天晚上补光 4 ~ 5 h (300 ~ 500 lx),可以有效提高催花质量[26]。

1.4.3　湿度。相对湿度主要通过调节气温的变化间接影响牡丹的花期。牡丹冬季室内催花是在相对高温高湿的环境下进行的,尤其是在跳蕾期后至新枝生长期缺水,会导致"叶掐花"现象,造成催花失败。实践表明,盆土含水量控制在 30% 左右为宜。催花室内环境空气相对湿度的控制也根据不同时期而异,一般缓苗期至露芽期控制在 80% ~ 90%,显蕾期至幼蕾期控制在 70% 左右,跳蕾期以后控制在 80% 左右[25]。

1.5　栽培管理技术

1.5.1　合理整形修剪。牡丹栽培过程中的合理修剪,既能保持株型的美观,又能保证营养的均衡。首先应该选留枝干,每株保留 8 ~ 10 个生长健壮、充实、分布均匀的枝条,为保证株型的优美,可用短枝支撑、固定,生长过程中,及时除去枯枝、病虫枝。然后进行疏芽,一般每枝留 1 个顶芽,对于一些生长势强、发枝力强且成花率高的品种,可根据情况适当多保留 1 个腋芽。

1.5.2　水肥管理。可根据盆土湿度确定浇水次数、浇水量。由于根系在晾晒过程中失水过多,进入温室后必须大水浇透,之后可逐渐减少浇水量。牡丹促成栽培过程中,植株主要依靠贮藏营养进行生长开花,因此可以通过施肥补充植株营养,包括根部施肥和叶面施肥 2 种方式。根部施肥可配合浇水,催花期间,每 7 d 喷施 1 次,自显蕾期至跳蕾期前后开始每 5 d 喷施 1 次,肥料以速效性的磷钾肥和氮肥为主,浓度一般为 0.1% ~ 0.2%[26]。徐睿等[27]试验证明,叶面施磷钾肥及微量元素可以起到补充植株营养,提高开花质量的效果。

1.5.3　病虫害防治。在牡丹促成栽培的过程中,室内的高温、高湿及通风不良等情况易引起炭疽病、褐斑病、锈病、叶斑病等病害,以及介壳虫、金龟子、红蜘蛛、菜青虫、蜗牛等虫害,针对这些易发生的病虫害应以预防为主,可用石硫合剂、

多菌灵、乐果或氧化乐果、代森锌等处理。

2 牡丹促成栽培生理生化研究

21 世纪初,随着牡丹促成栽培技术的日渐成熟,关于牡丹促成栽培过程中生理生化方面的研究也越来越多,并且多集中在芽体休眠解除过程中以及开花进程中的营养物质和内源激素变化等方面。

2.1 营养物质的变化 营养物质是植物生长发育的基础。解除休眠期营养物质的变化反映了牡丹解除休眠的进程,同样,开花过程中的营养物质变化反映了开花进程。影响牡丹促成栽培生长的主要营养物质包括可溶性糖、淀粉、总糖、可溶性蛋白、游离氨基酸等。

可溶性糖与淀粉以及可溶性蛋白与游离氨基酸之间的相互转变与花芽的生长发育相关。刘波[28]对低温解除牡丹休眠过程中某些生理生化变化的研究表明,花芽中的可溶性糖含量在休眠解除期间随着低温的累积逐渐上升,在休眠解除前达到最大,而淀粉含量与可溶性糖含量呈现相反的规律。花芽中可溶性蛋白的变化与可溶性糖有类似的趋势,前期随着低温的累积逐渐增加,在休眠解除时达最大值然后下降,与此同时,游离氨基酸与可溶性蛋白呈相反趋势。说明可溶性糖和可溶性蛋白含量逐渐升高增强了花芽代谢活动,使花芽逐渐解除休眠。张金秋等[29]研究结果表明,碳水化合物的积累以及较高的碳氮比有利于牡丹花芽休眠的解除。

2.2 内源激素的变化 内源激素的含量及其之间的平衡影响牡丹休眠的解除和花蕾的生长发育。陈新露等[30]在研究冬季室内催花过程中内源激素含量的变化中发现,玉米素核苷(Z+ZR)、生长素(IAA)和赤霉素(GA_3)的含量在花生长发育过程中处于较高水平,而脱落酸(ABA)、异戊烯基腺苷(IP+IPA)、二氢玉米素核苷(DHZ+DHZR)和 GA_4 含量较低,并且 CTKs/ABA、IAA/ABA 和 GAs/ABA 这些比值也处于较高水平。由此表明,牡丹花芽可能主要是通过细胞分裂素、生长素和 GA_3 与脱落酸之间的平衡来调控其发育进程。牡丹休眠解除期间内源激素的变化与花生长发育过程中的变化略有不同。研究表明 GA_3 是休眠解除的有效激素,而 ABA 的作用与其相反,ZR(CTK)对休眠的解除亦有一定的促进作用,但 IAA 的作用不明显[28,31]。综上所述,在牡丹促成栽培休眠解除和花的生长发育过程中,GA_3 和 CTKs 起促进作用,而 ABA 起抑制作用,高水平的 IAA 有利于花的发育,但对休眠解除的作用不明显。这些研究为控制牡丹休眠解除和花的生长发育进程提供了理论依据,可指导外源激素在牡丹促成栽培中的应用。

2.3 营养物质与内源激素之间的关系 花芽中营养物质和内源激素之间具有一定的相关性。牡丹花芽休眠解除时的 GA_3 含量最高,而此时可溶性糖含量也上升到最大值。这可能是由于 GA 可以诱发 α-淀粉酶及某些水解酶的合成,促使淀粉水解为糖,为花芽的代谢活动提供能量[29]。Mornya 等[32]对秋季二次开花品种"傲霜"的研究表明,牡丹春季和秋季开花规律的不同可能是由碳水化合物和激素的变化引起的。由此可见,牡丹休眠的解除与花的生长发育可能是营养物质和内源激素共同协调的结果。

3 牡丹促成栽培分子机理研究

近年来,关于牡丹促成栽培的研究已从生理生化水平转移到分子水平上,主要包括芽体休眠解除的分子机理和成花分子机理等。

3.1 促成栽培牡丹休眠解除的分子机理研究 目前,已对葡萄、马铃薯、白桦等植物从分子水平上研究了其内休眠的机理[33-35],研究结果表明植物休眠过程伴随着复杂的代谢变化,内休眠的调控涉及多个方面,如氧化过程、脱落酸的信号调节、细胞内的胁迫反应等。对白桦[35]、小麦[36]和蓝莓[37]中关于水分状态与内休眠诱导和解除关系的研究说明了脱水素可能促进芽的内休眠。

随着分子生物学技术的发展,有关牡丹内休眠解除的分子机制研究也逐步开展。Huang 等[38]通过建立牡丹差减 cDNA 文库筛选到 9 类共 31 个与内休眠解除相关的差异基因,并选取了 8 个可能与休眠解除相关的基因 *PsP*Ⅱ,*PsDHN*,*PsGA*20*ox*,*PsARP*,*PsMPT*,*PsCXE*,*PsSERK*1 和 *PsPOB*,分析它们在花芽内休眠解除不同时期的表达模式变化,推测花芽内休眠解除的过程伴随着复杂物质代谢和能量消耗,差异基因主要参与植物生长发育及抗性胁迫等方面的调控,而且低温诱导的核糖体蛋白的表达可能也与花芽内休眠解除相关。进而对生长素抑制蛋白基因(*PsARP*)和线粒体磷酸转移子基因(*PsMPT*)进行了详尽的功能研究,证明了生长素在调控花芽内休眠解除的过程中起一定的作用,内休眠解除过程伴随着 ATP 含量变化。可见,牡丹的内休眠也涉及多种代谢。值得注意的是,有关生长素在牡丹花芽休眠解除中的作用与从内源激素含量的角度得出的结论不一致,需要进一步确认生长素在此过程中的具体作用。随后,穆平等[39]在此基础上,从营养物质的角度研究了 *PSP*Ⅱ基因在牡丹花芽休眠解除过程中表达量的动态变化,研究结果表明 *PSP*Ⅱ通过影响 α-淀粉水解酶和谷氨酰胺合成酶活性调节营养类物质的代谢,从而满足花芽休眠解除过程中对营养物质的需求。张扬等[40]对 *psDHN*-YSK_2 基因在牡丹休眠进程中的表达分析结果证明脱水素基因参与牡丹花芽的内休眠过程。

近年来,转录组测序在牡丹中的应用也越来越广泛。Gai 等[41-42]利用 Roche 454 GS FLX platform 测序平台对经过冷藏处理的牡丹花芽进行转录组测序,强调 GA 途径调节牡丹解除休眠的重要性,为牡丹休眠解除机制的研究提供了宝贵资源和新的思路。随后,GA_3 合成途径的关键限速酶基因 *GA*20*ox* 被分离,并且相关分析表明,牡丹休眠解除过程中 *PsGA*20*ox* 基因表达水平与内源 GA_3 含量呈显著正相关,说明基因通过调节内源 GA_3 含量促进花芽休眠解除[43]。之后又证明了转录因子 *R*2*R*3-*PsMYB*1 基因也与牡丹的内休眠有关[44]。

虽然目前关于牡丹内休眠解除的分子机理研究逐渐深入,但大多集中于某单个基因上。如何将这些与休眠解除有关的不同途径联系起来,是研究和理解牡丹内休眠解除的重点,并对牡丹促成栽培的生产具有重要理论指导意义。

3.2　促成栽培牡丹成花分子机理研究　牡丹促成栽培过程中,除了内休眠外的另一大限制因素是花蕾败育。Wang 等[45-46]研究了与促成栽培牡丹开花相关的基因 *SVP* 和 *SOC*1,认为 *PsSVP* 在牡丹营养生长阶段表达量较高,尤其在叶中,该基因在显蕾期的不正常表达会导致花蕾败育。*PsSOC*1 在营养生长和生殖生长阶段都能够表达,但在花芽膨大期和类型 I 败育花蕾(花芽不能发育成花蕾)中表达较高。在转基因烟草植株中,*SOC*1 不仅促进植株生长,而且能促进提前开花。由此推测,*PsSOC*1 的适量表达能够促进花的发育,但过高的 *PsSOC*1 可能促进了叶片的生长而抑制了花蕾的生长发育。*PsSOC*1 的表达受 GA、低温和光周期的影响,GA_3 处理促进了 *PsSOC*1 的表达,推测 GA 可能是诱导牡丹开花的途径之一。Zhang 等[47]研究也证明了 *PsSOC*1 能够促进开花并提前开花时间,促进营养生长。除此之外,*PsSOC*1 还能加速休眠的解除。Zhou 等[48]通过 Illumina 二代高通量测序,对一年二次开花"High Noon"和一次开花"洛阳红"进行花芽转录组的测序,发掘出与开花时间相关的差异表达基因,分析了牡丹二次开花可能的调控机理。

挖掘更多与 GA_3 相关、开花时间和花发育相关基因以及它们之间的相互关系对研究促成栽培牡丹成花分子机理具有重要意义。

4　问题与展望

牡丹是我国的传统名花,她雍容华贵、富丽端庄,深受国内外人们的喜爱。为满足人们的需求,采取综合技术措施可实现周年开花。目前,牡丹促成栽培技术已经建立了较为完整的体系,在生理生化水平上的研究较为详尽,并且在分子水平上的研究也逐渐深入,但仍存在一些问题。牡丹促成栽培后的复壮栽培是一个值得关注的问题。很多研究者或生产者对促成栽培后牡丹置之不理造成了严重的资源浪费。用来进行促成栽培的牡丹品种大部分是多年前研究得出的适宜品种。在分子水平上的研究仍然缺乏,因而难以得知牡丹促成栽培成花以及其他方面的调控机理,限制了基因工程在牡丹促成栽培上的应用。鉴于此,提出今后牡丹促成栽培研究的重点:①研究低温、GA_3 以及其他措施影响促成栽培牡丹成花的分子机理,以期通过基因工程手段实现牡丹周年开花并提高成花质量;②研究促成栽培后的牡丹难以开花的机理,对促成栽培后的牡丹如何快速复壮提出完整、合理的方案,加强牡丹促成栽培后的复壮管理,避免资源浪费;③通过杂交育种和转基因等技术手段培育更多适宜促成栽培的牡丹品种,丰富花型和花色,延长整体花期。

参考文献

[1] 王莲英. 中国牡丹品种图志[M]. 北京: 中国林业出版社,1997.
[2] 李嘉珏. 中国牡丹与芍药[M]. 北京: 中国林业出版社,1999:173-179.
[3] 张秀新. 秋发牡丹露地二次开花调控栽培及其开花生理的研究[D]. 北京:北京林业大学,2004.
[4] 王宗正,章月仙. 牡丹花芽的形态发生及其生命周期的观察[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),1987(3):12-19.
[5] 王莲英. 牡丹品种花芽形态分化观察及花型成因分析[J]. 园艺学报,1986,13(3):203-208.
[6] 赵海军,张万堂,郑国生,等. 牡丹深休眠特性和解除方法[J]. 山东林业科技,2000(5):44-46.
[7] 喻衡. 牡丹[M]. 上海: 上海科技出版社,1998.
[8] 王宗正. 牡丹催花原理探讨[N]. 中国花卉报,1995-12-19.
[9] 蓝保卿. 中国牡丹全书(上)[M]. 北京: 中国科学技术出版社,2002: 262-264.
[10] 王宗正,韩莉,孔兰静. 低温处理对牡丹开花和展叶的影响[J]. 园艺学报,1996,23(3):307-308.
[11] 赵孝知. 荷泽牡丹栽培技术[M]. 天津: 天津科学技术出版社,1996.
[12] PETER D. Plant hormones[M]. [s. l.]: Kluwer Academic Pub,1995: 617-648.
[13] EVANS M R,ANDERSON N O,WILKINS H F. Temperature and GA_3 effects on emergence and flowering of potted *Paeonia lactiflora*[J]. Hortscience a publication of the American society for horticultural science, 1990,25(8):923-924.
[14] HALEVY A H,LEVI M,COHEN M,et al. Evaluation of methods for flowering advancement of herbaceous peonies[J]. Hortscience a publication of the American society for horticultural science,2002,37(6):1-5.
[15] 迟东明,果朋忠,宋伟,等. 赤霉素对牡丹促成栽培生长发育的影响[J]. 安徽农业科学,2007,35(22):6757,6763.
[16] 朱昌春,王娇阳,张智. 不同浓度赤霉素对盆栽牡丹催花影响研究[J]. 宁夏农林科技,2014(10):14-15.
[17] 朱红霞,袁涛,李道同,等. 中国牡丹应用研究进展[J]. 山东林业科技,2004(1):49-52.
[18] 徐海霞,李红波. 洛阳牡丹冬季花期调控技术[J]. 内蒙古农业科技,2010(6):99-100.
[19] HOSOKI T,HAMADA M,INABA K. Forcing of tree peony by chemicals and low temperature treatment, and retarding by long-term cold storage [J]. Bulletin of the faculty of agricuture shimane university,1983,17: 8-12.
[20] HOSOKI T,HAMADA M,INABA K. Forcing of tree peony for December shipping by pre-chilling and chemical treatments[J]. Journal of the Japanese society for hortculture science,1984,53(2):187-193.
[21] HOSOKI T,SAKAI Y,HAMADA M,et al. Breaking bud dormancy on corms and trees with sulfide compounds in garlic and horseradish[J]. Hortscience,1986,21(1):114-116.
[22] 高志民,王莲英. 牡丹冬季室内催花中若干问题的探讨[J]. 中国牡丹芍药协会会刊,1996(3):115-118.
[23] 盖树鹏,穆平,张玉喜,等. 低温解除牡丹芽休眠的生理机制初探[D]//2010 年全国观赏园艺学术年会论文集. 西宁:中国园艺学会,2010.
[24] 郭晨瑛. 江南牡丹盆栽及花期调控技术研究[D]. 杭州:浙江农业大学,2010.
[25] 李玉敏,高志民. 牡丹冬季室内催花主要技术[J]. 林业科技通讯,2001(3):45-46.
[26] 刘会超,郭丽娟,贾文庆. 牡丹花期调控的研究进展[J]. 安徽农业科学,2006,34(13):3039-3042.
[27] 徐睿,梁臣. 叶面施肥对洛阳牡丹促成栽培开花质量的影响[J]. 河南林业科技,2003,23(1):20-22.
[28] 刘波. 低温解除牡丹休眠过程中的需冷量及某些生理生化变化的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2004.
[29] 张金秋,张晓玲,王春华,等. 牡丹花芽休眠解除进程中碳氮比的变化与低温处理时间的关系[J]. 中国农学通报,2012,28(22):231-235.
[30] 陈新露,韩劲,王莲英,等. 牡丹冬季室内催花过程中内源激素含量的变化[J]. 植物资源与环境学报,1999(4):42-46.
[31] 郑国生,盖树鹏,盖伟玲. 低温解除牡丹芽休眠进程中内源激素的变化[J]. 林业科学,2009,45(2):48-52.
[32] MORNYA P M P,CHENG F Y,LI H Y. Chronological changes in plant hormone and sugar contents in cv. Ao-Shuang autumn flowering tree peony[J]. Horticultural science,2011,38(3):104-112.
[33] PACEY-MILLER T,SCOTT K,ABLETT E,et al. Genes associated with the end of dormancy in grapes[J]. Functional & integrative genomics, 2003,3(4): 144-152.
[34] FALVRE-RAMPANT O,CARDLE L,MARSHALL D,et al. Changes in gene expression during meristem activation processes in *Solanum tuberosum* with a focus on the regulation of an auxin response factor gene[J]. Journal of experimental botany,2004,55: 603-612.
[35] WELLING A,KAIKURANTA P,RINNE P. Photoperiodic induction of dormancy and freezing tolerance in *Betula puvescens*. Involvement of ABA and dehydrins[J]. Physiological plantarum. 1997,100: 119-125.

(下转第 49 页)

地下水造成污染[9]。

3.2　生产生活废弃物数量　据调查,南方自然村人均生活垃圾日产量为 0.86 kg,生活垃圾以收集方式堆放的占 63.28%,收集堆放的生活垃圾以填埋方式处理的占57.03%;农村人均生产垃圾日产量为 2.03 kg,生产垃圾以收集方式堆放的占 83.44%,生产垃圾中养殖业垃圾占 44.11%,秸秆杂草垃圾占 33.36%,收集堆放的生产垃圾以直接再利用方式处理的占 46.31%,以高温堆肥方式处理的占 26.29%。生活污水方面,由于自然村多集中于渝东北生态涵养区及渝东南生态保护区,均具有初级排水管网系统,自来水用水比例及水冲厕比例相对较高,平均污水量为 30 L/(人·d)。

3.3　生产生活废弃物特性　目前,农村生产生活废弃物乱丢弃、污水乱排放现象广泛存在,废弃物利用率较低,进而造成了严重的环境污染问题。如何将生产生活废弃物资源化利用,变废为宝,是目前农村可持续发展亟需解决的问题。厌氧发酵是一项成熟的有机废弃物处理技术,主要通过厌氧菌将有机生物质转化为可再生能源沼气,是实现有机废弃物资源化利用的重要途径之一[10-13]。据国内外相关数据分析,作物秸秆、人畜粪便和有机生活垃圾在中温发酵条件下的平均产气量分别为 0.35、0.25 和 0.33 m^3/kg,污泥产气量为 0.33 m^3/kg[14-17]。目前我国产生的有机废弃物(含污泥)若全部进行厌氧消化处理,年产沼气总量为 3.71×10^{11} m^3,热值高达 7.79×10^{15} kJ,相当于标准产煤 2.97×10^{8} t,可发电 6.68×10^{11} kW·h。

4　结论

基于对多处南方自然村的调研结果显示,目前,自然村的生产废弃物以农作物秸秆为主;生活废弃物主要以生活污水和生活垃圾为主。但是大多数秸秆未经任何处理直接在田间焚烧,而生活垃圾也进行有效分类。加之,南方传统村落的分散性,地型气候的复杂性,居民文化意识的薄弱性,从某种程度上,对治理设施、方式及管理提出了更高要求。

因此,如何结合美丽村落建设以循环利用为出发点,以低成本、高效稳定持续运行为目标,因地制宜地开发适合南方传统自然村废弃物减量化、再利用和资源化、秸秆、人禽粪便和厨芥废弃物气化等集中生产清洁能源的综合利用循环技术与成套设备,清洁能源产供系统管理模式及评价指标体系,是当前自然村生产生活环境改善、建设美丽乡村所要解决的最迫切、最突出的问题,具有重要的现实意义。

参考文献

[1] 彭举威,汪诚文,付宏祥,等. 分散农村污水处理模式分析[J]. 环境与可持续发展,2010(1):28-30.

[2] 聂会兰,顾宝群,张贵良. 新农村建设中生活污水处理对策[J]. 河北工程技术高等专科学校学报,2010(2):1-4.

[3] 王金霞,张丽娟,仇焕广,等. 农村生活污水处理方式的选择及政策影响分析[J]. 农业环境与发展,2011,28(6):11-17.

[4] 黄颖,罗旭辉,钟珍梅,等. 南方丘陵山地水土保持与循环农业发展策略研究[J]. 福建农业学报,2015,30(8):817-824.

[5] 曾悦,洪华生,田燕,等. 南方山地丘陵区规模畜禽养殖对水环境影响及评价[J]. 水资源保护,2010,26(5):45-49.

[6] 王莉玮. 重庆市农业面源污染的区域分异与控制[D]. 重庆:西南大学,2005:15-16.

[7] 易蔓. 重庆不同类型农村生活垃圾产源特征及其堆肥化研究[D]. 重庆:西南大学,2015:22-32.

[8] 邱才娣. 农村生活垃圾资源化技术及管理模式探讨[D]. 杭州:浙江大学,2008:14-17.

[9] 孙平,周源伟,华新,等. 三峡库区面源污染防控 BMPs 框架体系研究[J]. 水生态学杂志,2017,38(1):54-60.

[10] 周岭. 有机废弃物厌氧发酵特性的研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2003:28-51.

[11] 韦秀丽,高立洪,龙翰威,等. 重庆农村有机废弃物产沼气潜力估算及减排效益[J]. 安徽农业科学,2011,39(31):19377-19379.

[12] 胡克勤,李连华,孙永明,等. 基于原料组分的能源草厌氧发酵产气预测模型[J]. 新能源进展,2016,4(2):100-104.

[13] 黄欣怡,张珺婷,王凡,等. 餐厨垃圾资源化利用及其过程污染控制研究进展[J]. 化工进展,2016,35(9):2945-2951.

[14] 李雪,张欣,葛长明,等. 不同秸秆厌氧发酵产沼气潜力研究[J]. 江苏农业科学,2016,44(6):496-499.

[15] 田梦,刘晓玲,李十中,等. 香蕉秸秆与牲畜粪便固体联合厌氧发酵产沼气的特性[J]. 农业工程学报,2013,29(7):177-184.

[16] 魏珞宇,罗臣乾,张敏,等. 农村生活垃圾厌氧发酵产沼气性能研究[J]. 中国沼气,2016,34(6):42-45.

[17] 李雪,林聪,沙军冬,等. 不同生物预处理方式对污泥厌氧消化过程性能的影响[J]. 农业机械学报,2015,46(8):186-191.

(上接第 43 页)

[36] MORRIS C F, ANDERBERH R J, GOLDMARK P J. Molecular cloning and expression of abscisic-acid responsive genes in embryos of dormant wheat seeds[J]. Plant physiology, 1991, 95(3): 814-821.

[37] MUTHALIF M M, ROWLAND L J. Identification of dehydrin-like proteins responsive to chilling in floral buds of blueberry (*Vaccinium*, section Cyanococcus)[J]. Plant physiology, 1994, 104(4): 1439-1447.

[38] HUANG X, XUE T T, DAI S L, et al. Genes associated with the release of dormant buds in tree peonies (*Paeonia suffruticosa*)[J]. Acta physiologiae plantarum, 2008, 30(6): 797-806.

[39] 穆平,张金秋,张晓玲. *PsP*Ⅱ基因全长的克隆及其与牡丹花芽休眠解除的相关性[J]. 农业生物技术学报,2013,21(3):292-298.

[40] 张扬,盖树鹏,刘春英,等. 牡丹类 *psDHN-YSK*$_2$ 基因全长 cDNA 的克隆与表达分析[J]. 中国农学通报,2012,28(16):219-224.

[41] GAI S P, ZHANG Y X, MU P, et al. Transcriptome analysis of tree peony during chilling requirement fulfillment: Assembling, annotation and markers discovering[J]. Gene, 2011, 497(2): 256-262.

[42] GAI S P, ZHANG Y X, LIU C Y, et al. Transcript profiling of *Paoenia ostii* during artificial chilling induced dormancy release identifies activation of GA pathway and carbohydrate metabolism[J]. Plos one, 2013, 8(2): 1-11.

[43] 张玉喜,张文超,李玉娥,等. 赤霉素氧化酶 *PsGA*20*ox* 基因参与低温诱导的牡丹内休眠解除[J]. 华北农学报,2014,29(3):22-26.

[44] ZHANG Y X, ZHANG L, GAI S P, et al. Cloning and expression analysis of the R2R3-*PsMYB*1 gene associated with bud dormancy during chilling treatment in the tree peony (*Paeonia suffruticosa*)[J]. Plant growth regulation, 2015, 75(3): 667-676.

[45] WANG S L, XUE J Q, AHMADI N, et al. Molecular characterization and expression patterns of PsSVP genes reveal distinct roles in flower bud abortion and flowering in tree peony (*Paeonia suffruticosa*)[J]. Canadian journal of plant science, 2014, 94: 1181-1193.

[46] WANG S L, BERUTO M, XUE J Q, et al. Molecular cloning and potential function prediction of homologous *SOC*1 genes in tree peony[J]. Plant cell reports, 2015, 34(8): 1459-1471.

[47] ZHANG Y X, LI Y E, ZHANG Y, et al. Isolation and characterization of a *SOC*1-Like gene from tree peony (*Paeonia suffruticosa*)[J]. Plant Mol Biol Rep, 2015, 33(4): 855-866.

[48] ZHOU H, CHENG F Y, WANG R, et al. Transcriptome comparison reveals key candidate genes responsible for the unusual reblooming trait in tree peonies[J]. Plos one, 2013, 8(11): 1-13.