

내재휴면기 온도처리가 사과 ‘홍로’ 와 ‘후지’의 발아와 내부물질 변화에 미치는 영향

조정건 · 류수현 · 이슬기 · 한점화 · 정재훈*

국립원예특작과학원 과수과

Influence of Thermal Treatments on Germination and Internal Compositions of ‘Hongro’ and ‘Fuji’ Apple Trees during Endodormancy

Jung Gun Cho, Suhyun Ryu, Seul-Ki Lee, Jeom Hwa Han, and Jae Hoon Jeong*

Fruit Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA, Wanju 55365, Korea

Abstract. In this study, we investigated the limit temperature range which is effective for dormancy release of ‘Hongro’ and ‘Fuji’ apples during the endodormancy period. The germination rate was 50% or more in all treatments except of ‘Hongro’ -5°C treatment. The germination rate of ‘Fuji’ was 86.3% at the temperature of -5°C. The concentrations of carbohydrate and mineral components were significantly different between treatments but did not show any tendency or specific change. However, the sorbitol contents of ‘Hongro’ -5°C treatment were higher at 29.62 mg/g than those of ‘Fuji’, which was not affected for dormancy release. The results of hormone analysis showed that ABA(abscisic acid) and JA(jasmonic acid) in ‘Hongro’ -5°C treatment were respectively 176.48 and 15.72 ng/g. ABA, JA and SA(salicylic acid) contents in ‘Fuji’ apple tree were significantly lower than those of ‘Hongro’. As a result of this study, the limit temperature range effective for dormancy release was different according to the varieties, and ‘Hongro’ did not affect with 30.3% of germination rate at -5°C. However, ‘Fuji’ is 86.3% even at -5°C it was suggested that ‘Fuji’ had a chilling accumulation for dormancy release.

Additional key words : chilling accumulation, endodormancy, hormone, *Malus domestica* Borkh.

서 론

온대과수의 휴면은 겨울 동안 생존에 부적절한 환경 조건에서 나무 생존을 위한 발달 단계로 알려져 있다 (Faust 등, 1968). 과수의 휴면은 다양한 요인에 의해서 영향을 받으며 외관상 생장이 멈춘 상태이지만 내부적으로는 생리적인 변화가 지속되고 있는 상태이다(Saure, 1985). Lang 등(1987)은 과수의 휴면을 유기 요인에 따라 외재휴면(paradormancy), 내재휴면(endodormancy), 환경휴면(ecodormancy)으로 구분하였으며, 내재휴면은 진정한 의미의 겨울휴면으로 온대지역의 불리한 환경 조건에서 성장과 분열을 억제하는 자발적 휴면이다. 국내에서 사과의 내재휴면은 대체로 9월 말부터 10월 말에 시작되어 이듬해 1월 초부터 2월 말 사이에 저온요구도가 충족되는 것으로 알려져 있다(Kweon 등, 2013). 내재휴면이 타파되기 위해 필요한 저온요구도를 충족시키

기 위한 저온의 범위는 0-7.2°C 사이인 것으로 알려져 있으며, 그 이상의 기온에서는 누적된 chill unit(CU)값은 효과가 점차 감소하여 15.9°C 이상에서는 부정적인 영향을 미치므로 음의 가중값을 갖게 된다(Anderson과 Seeley, 1992; Richardson 등, 1974). 이러한 저온요구도를 계산하는 모델들은 대부분 0°C 이하와 16°C 이상에서는 저온이 축적되지 않는 것으로 알려져 있으나, 사과의 생리적인 반응을 보았을 때 0°C 이하에서 저온의 축적이 되지 않는지는 확실치 않다.

사과, 배, 복숭아와 같은 장미과(Rosaceae) 식물의 휴면 개시와 타파, 생장의 정지는 저온에 의해서 유기되며 일장의 변화는 영향이 적은 것으로 알려져 있다(Heide, 2008; Heide와 Prestrud, 2005). 그러나 최근 지구온난화에 따른 기온 상승으로 발아, 만개기 및 수확시기와 같은 육안으로 관찰이 가능한 생물계절 현상(phenological events)이 변화하고 있다. 특히 국내에서는 지난 30년간(1977-2006) 사과 ‘후지’의 만개기가 지속적으로 9일 빨라졌는데, 온대과수의 만개기 단축은 기온 상승과 밀접한 관계가 있다(Seo, 2007). 또한 이러한 만개기의 변화

*Corresponding author: jhyskok028@korea.kr

Received July 22, 2019; Revised September 11, 2019;

Accepted September 19, 2019

는 겨울철 휴면기간 동안 저온 축적의 변화로 인한 생리적 반응에 기인할 것으로 추정된다.

따라서 본 연구에서는 우리나라에서 재배되는 주요 사과 품종인 ‘홍로’와 ‘후지’를 대상으로 휴면타파에 필요한 저온요구도를 충족할 수 있는 유효 한계온도 범위를 알아보고자 휴면기 경과지를 채취하여 발아검정을 실시하였다. 또한 저온 충족에 따른 생리적 변화를 분석하기 위하여 휴면 관련 주요 생리물질로 알려진 abscisic acid(ABA) 등 호르몬, 유리당 및 탄수화물을 분석하여 휴면과의 상관관계를 알아보고자 하였다.

재료 및 방법

1. 시험재료 및 발아율 조사

본 시험은 전북 완주군 소재 국립원예특작과학원에서 M.9을 대목으로 한 사과나무 ‘홍로’, ‘후지’ 3년생을 대상으로 2018-2019년에 걸쳐 실시하였다. 사과나무 ‘홍로’, ‘후지’의 내재휴면 타파에 필요한 저온 축적에 유효한 한계온도를 구명하기 위하여 내재휴면에 완전히 진입했을 것으로 판단된 11월 7일 2년생 가지를 품종별로 450개씩 채취하였다. 채취한 가지는 온도 설정이 가능한 저온BOD 배양기(VS-1203P4S-3C, VISION Scientific CO., Korea)에서 온도 처리구별로 90개씩 각각 -5, 0, 5, 10, 15°C를 처리하였다. 이듬해 1월 15일 chilling hour 값이 1,656 CH일 때 내재휴면이 완전히 타파된 것으로 판단된 시점에서 온도 처리한 가지를 수습하여 발아율을 조사하였다. 발아율 조사를 위한 수습은 5개 이상의 눈을 포함한 2년생 가지를 대상으로 온도 25°C, 상대습도 70%가 유지되는 자연광 온실에서 2일 간격으로 발아 여부를 조사하였다. 조사된 데이터는 통계분석 패키지인 SAS Enterprise Guide 7.1(SAS Institute, Inc., Cary, USA)을 이용하여 분석하였다.

2. 탄수화물 및 유리당 분석

탄수화물 분석은 분쇄한 시료 0.5g을 500mL 삼각플라스크에 넣고 0.7N HCL 20mL을 첨가한 후, 100°C의 항온수조에서 2시간 30분 동안 중탕한 후 용액을 여과지로 여과한 다음 증류수로 전체 용량이 100mL이 되도록 하였다. 분해액 3mL에 dinitrosalicylic acid 5mL을 첨가한 후 10분간 끓인 후 증류수로 전체 용량을 50mL로 하여 발색시킨 후 흡광분광분석기(UV0250 1PC, Shimadzu, Japan)를 이용하여 550nm에서 흡광도를 측정하였다.

유리당 추출은 Kerepesi 등(1996)의 방법을 약간 수정하여 사용하였다. 시료 0.5g에 3차 증류수 25mL를 첨가하여 100°C에서 30분간 추출한 후 1분간 균질화시켰다. 4°C에서 12,000rpm으로 20분간 원심분리하여 얻어진 상정액을 C18 cartridges (Sep-Pak, Waters, USA)로 여과

하여 분석하였다. UPLC (Waters, Ma, USA)로 분리 및 정량 분석하였으며, 유리당 분리에 사용한 컬럼은 Acquity UPLC BEH amide (100×2.1mm, 1.7µm, Waters, USA)으로 70°C에서 14분 동안 분석하였다. 이동상은 0.1% triethylamine이 포함된 85% acetonitrile을 활용하였으며, 이동속도는 0.13µL/min이었다. 유리당의 검출은 ELSD 검출기의 이동상으로 질소 가스(40psi)가 활용되었으며, drift tube의 온도는 40°C, gain은 200으로 설정하였다. 최종 유리당 성분의 함량은 fructose, sorbitol, glucose, sucrose(Sigma-Aldrich Co. Ltd., USA) 각각의 표준품을 이용하여 검량선을 작성하였다.

3. 호르몬 분석

호르몬 분석 시료는 내재휴면기 온도에 따라 처리한 직후인 이듬해 1월 15일(1,656 CH) 가지의 눈을 채취하였으며, 분석용 시료는 액체질소로 동결시킨 후 시료 전 처리까지 -80°C로 유지하였다. 호르몬 분석은 Pan 등(2010)의 방법을 약간 수정하여 사용하였다. 각 시료는 액체 질소에서 분쇄하여 20mg을 2-propanol/H₂O/HCl(2:1:0.022, vol/vol/vol)을 함유한 추출 용매 500µL를 첨가한 후 4°C에서 100rpm의 속도로 30분간 진탕하였다. Dichloromethane 1mL를 첨가한 후 4°C에서 30분간 반응시킨 후 13,000×g로 5분간 원심분리하였다. 내부표준물질은 식물 호르몬 (±)9,10-Dihydrojasmonic acid(Sigma-Aldrich Co. Ltd., USA)를 사용하였다. 질량분석은 Agilent 1260 HPLC 시스템(Agilent Technologies, Boblingen, Germany)에 연결된 API4000 질량분석기(SCIEX, USA)에서 분석하였다. Turbo-spray가 부착된 API4000 질량분석기는 이온스프레이 전압을 -4.5KV(네거티브)로 유지하였으며, 가스 온도는 600°C로 설정하였다. 시료 10µL를 Esclipse plus C18 column(4.6×50 mm, 3.5µm, Agilent Technologies, Boblingen, Germany)에 주입하여 분석하였다. HPLC 분석 조건으로 이동상 A는 0.1% formic acid를 포함한 methanol, 이동상 B는 0.1% formic acid를 포함한 water를 사용하였으며, 이동상의 속도는 500µL/min, 컬럼 온도는 30°C를 유지하였다. 최종 호르몬 정량 분석을 위하여 2-cis,4-trans-Abscisic acid(ABA), indole-3-acetic acid(IAA), jasmonic acid(JA), salicylic acid(SA, Sigma-Aldrich Co. Ltd., USA) stock 용액을 100% methanol에 1mg/mL의 농도로 희석하여 사용하였다.

결과 및 고찰

1. 발아율검정

휴면 타파 여부를 확인하기 위한 방법은 일반적으로

절단한 가지를 항온상태에서 발아시켜 발아소요 일수가 15일 이내에 50% 이상 발아한 경우 내재휴면이 완료된 것으로 판단하며(Hauagge와 Cummins, 1991; Kweon 등 2013), 본 시험에서는 온도 처리구별로 조사한 결과 ‘홍로’-5°C 처리구를 제외한 모든 처리구의 발아율이 50% 이상이었다(Fig. 1).

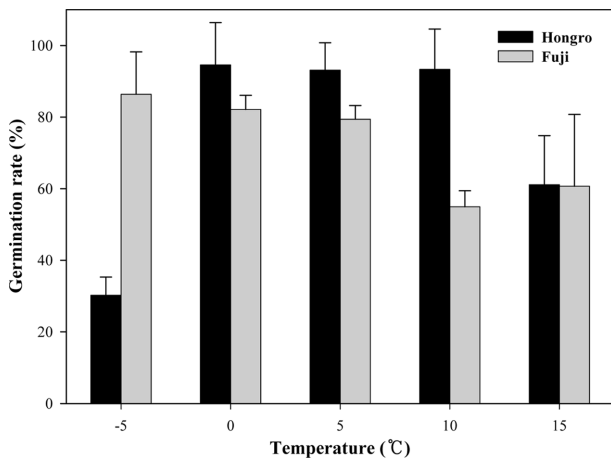


Fig. 1. Effect of thermal treatments (-5, 0, 5, 10, 15°C) on the germination rate of buds of ‘Hongro’ and ‘Fuji’ apple trees during endodormancy. Vertical bars represent the standard errors of the means.

‘후지’의 발아율은 모든 처리구에서 50% 이상이였으며 ‘홍로’ 품종과는 다르게 -5°C 처리구에서도 86.3%로 매우 높게 나타났으며, 고온 처리인 15°C에서도 60.7%로 휴면이 타파된 것으로 나타났다. 일반적으로 널리 쓰이고 있는 저온요구도 모델들인 Chilling Hours model(Bennett, 1949; Weinberger, 1950), Utah model(Richardson 등, 1974) North Carolina model(Shaltout과 Unrath, 1983)에서 0°C 이하의 온도는 저온축적에 영향을 주지 않는 것으로 알려져 있으나, 사과 ‘후지’의 경우 0°C 이하의 온도에서도 발아율이 높게 나타나 저온 축적의 효과가 있을 것으로 판단된다. 이러한 결과는 2°C가 휴면 타파에 가장 효과적인 온도이며(Thompson 등, 1975), 0°C에 가까운 온도가 사과 잎눈의 휴면 타파에 효과적이라는 결과와 유사하였다(Naor 등, 2003). ‘홍로’의 발아율은 0, 5, 10°C 처리구에서 각각 94.6, 93.1, 93.3%로 나타나 휴면이 타파된 것으로 판단되며, -5°C 처리구에서는 30.3%로 휴면이 타파되지 않은 것으로 판단된다. 본 시험 결과는 앞선 보고들(Anderson과 Seely, 1992; Hauagge와 Cummins, 1991; Kim 등, 2006; Kweon 등, 2013)과 같이 품종에 따라 저온 축적 양상이 다소 차이가 있다는 것과 유사하였다.

2. 탄수화물 및 유리당 변화

내재휴면 기간 중 온도 처리에 따른 일반성분을 분석

Table 1. Comparison of total carbonate and mineral concentrations in buds of ‘Hongro’ and ‘Fuji’ apple trees at different thermal treatments during endodormancy.

Cultivars	Treatments ^z (°C)	Concentration(%)					
		Total C	Total N	P	K	Ca	Mg
Hongro	-5	31.91a-c ^y	0.80ab	0.148a	0.68a	0.73b	0.13c
	0	32.29a	0.74cd	0.136b	0.64ab	0.69bc	0.12d
	5	30.57ef	0.69f	0.129c	0.63b	0.74b	0.13c
	10	32.12ab	0.77bc	0.138b	0.57c	0.83a	0.12d
	15	30.72d-f	0.73de	0.134bc	0.62b	0.70bc	0.13c
Fuji	-5	31.04c-f	0.70ef	0.120de	0.53de	0.80a	0.14b
	0	31.21b-f	0.76cd	0.133bc	0.55cd	0.80a	0.16a
	5	31.44a-e	0.63g	0.123d	0.54ce	0.67c	0.14b
	10	30.24f	0.67f	0.115e	0.41f	0.58d	0.13c
	15	31.69a-d	0.83a	0.129c	0.50e	0.84a	0.16a
ANOVA							
Cultivars (A)		ns	**	**	**	ns	**
Treatments (B)		**	**	**	**	**	**
A×B		ns	ns	ns	ns	ns	ns

^zTreatments were controlled temperature at -5, 0, 5, 10, and 15°C in low temperature incubator.

^yDifferent letters within the same column show a significant difference according to Tukey’s studentized range test (honest significant difference) at the 5% level.

ns, non-significant; **, significant differences at the 5% levels according to two-way analysis of variance(ANOVA).

하여 수체 내 휴면 타파에 대한 영향을 알아보았다. 탄수화물 분석 결과 처리간에 유의한 차이는 있었으나 일정한 경향을 나타내지는 않았으며, 특히 사과 ‘홍로’와 ‘후지’ 품종간에 차이는 인정되지 않았다(Table 1). 또한 무기성분인 N, P, K, Ca, Mg의 경우 일정하게 증가하거나 감소하는 경향은 없었으며, 유의한 범위 안에 특이한 변화는 나타내지 않았다. 이러한 결과는 일반성분의 경우 휴면기간 중 온도처리에 의해 뚜렷하게 변화하지 않는 것으로 판단되며 추후 검토가 필요한 부분이다.

사과나무와 같은 장미과(Rosaceae) 식물은 일반적으로 동화산물로 유리당 중에서 소비톨(sorbitol)을 1차 생성하며, 총 유리당의 대부분을 sorbitol이 차지하고 있다(Loescher 등 1990). 유리당은 과수의 휴면과 관련이 있으며 휴면이 진행되면서 증가하고 겨울철 내한성을 증가시키는 것으로 알려져 있으며(Kim 등, 2006), 특히 사과의 유리당 함량은 휴면 심도가 깊어질수록 증가하고 휴면이 타파되면 눈의 발달과 발아가 이루어지게 되며 감소하게 된다(Sivaci, 2006). 본 시험에서는 사과 휴면 타파에 필요한 저온 축적에 유효한 온도 범위에 따라 유리당 함량의 변화를 알아보았다(Table 2). 사과 ‘홍로’의 sorbitol 함량은 발아율이 가장 낮은 -5°C 처리구에서 29.62mg/g으로 높게 나타났으며, 발아율이 60%로 낮았던 15°C 처리구에서는 39.22mg/g으로 가장 낮게 나타났

다. 이러한 결과는 배 ‘행수’에서 휴면에 들어가면서 sorbitol이 증가하며 저온에 감응하여 휴면이 타파되는 경우 감소하는 것(Ito 등, 2013)과 유사하였으며, 본 시험에서는 ‘홍로’ -5, 15°C 처리구에서 저온 축적이 원활하게 이루어지지 않아 상대적으로 sorbitol 함량이 높게 유지된 것으로 추정된다. 이러한 결과로 보아 sorbitol 함량은 저온 축적에 의한 휴면 타파와 관련이 있으며 눈의 발아로 인하여 감소하는 것으로 추정되며, sorbitol 함량의 변화 관찰로 휴면 타파 여부를 파악할 수 있을 것으로 판단된다. 그러나 본 시험에서 포도당(glucose), 자당(sucrose) 및 과당(fructose)의 변화는 온도처리에 따른 휴면 타파 여부와 일정한 경향을 나타내지 않았다.

3. 호르몬 변화

온대과수의 성장과 발달 조절에 있어 식물생장조절물질 중 하나인 호르몬은 매우 중요한 역할을 한다. 특히 휴면과 밀접한 관련이 있는 것으로 알려진 abscisic acid(ABA)는 식물체 내에서 수분 부족 시 이층형성을 유도하며(Zhu, 2002; Zhang 등, 2006), 식물체 내의 생리적인 변화를 유발하여 저온, 염 피해, 수분 부족과 같은 환경스트레스에서 저항성을 향상시킨다(Boneh 등, 2012; Davies, 2012). 본 시험에서는 내재휴면 기간 -5°C에서 15°C까지 온도 처리를 하여 휴면과 연관된 호르몬의 변

Table 2. Concentrations of glucose, fructose, sorbitol, and sucrose in ‘Hongro’ and ‘Fuji’ apple buds at different thermal treatments during endodormancy.

Cultivars	Treatments ² (°C)	Concentration(mg/g)			
		Glucose	Fructose	Sorbitol	Sucrose
Hongro	-5	6.14b ³	7.50b	29.62b	17.28a
	0	7.57a	8.36a	25.12b-d	18.54a
	5	3.73c	4.11c	25.57b-d	8.07bc
	10	3.17c	3.37cd	27.36bc	7.80bc
	15	3.70c	3.17de	39.22a	7.12c
Fuji	-5	2.92c	3.16de	22.56c-e	8.18bc
	0	2.91c	2.40e	19.67e	9.62b
	5	2.67cd	2.71de	21.40de	5.98c
	10	0.51de	1.11f	13.39e	3.50d
	15	1.63de	1.39f	25.38b-d	6.40c
ANOVA					
Cultivars (A)		**	**	**	**
Treatments (B)		**	**	**	**
A×B		ns	ns	ns	ns

²Treatments were controlled temperature at -5, 0, 5, 10, and 15°C in low temperature incubator.

³Different letters within the same column show a significant difference according to Tukey’s studentized range test (honest significant difference) at the 5% level.

ns, non-significant; **, significant differences at the 5% levels according to two-way analysis of variance(ANOVA).

Table 3. Concentrations of ABA, JA, IAA and SA in ‘Hongro’ and ‘Fuji’ apple buds at different thermal treatments during endodormancy.

Cultivars	Treatments ^z (°C)	Concentration(ng/g)			
		ABA ^y	JA	IAA	SA
Hongro	-5	176.48a ^x	15.72a	11.57cd	102.59d
	0	22.62g	9.93b	11.90bc	102.59d
	5	76.67d	7.19c	13.11a-c	102.96d
	10	119.62b	4.20ef	13.74ab	154.44c
	15	87.41c	8.87b	9.69de	237.22a
Fuji	-5	40.37f	5.34de	13.39a-c	62.59g
	0	39.20f	5.16de	12.85a-c	67.22fg
	5	52.02e	5.91cd	14.57a	90.92e
	10	76.11d	3.31f	12.33bc	76.67f
	15	42.17f	5.89cd	8.46de	193.70b
ANOVA					
Cultivars (A)		**	**	ns	**
Treatments (B)		**	**	**	**
A×B		ns	ns	ns	ns

^zTreatments were controlled temperature at -5, 0, 5, 10, and 15°C in low temperature incubator.

^yABA, abscisic acid; JA, jasmonic acid; IAA, indole-3-acetic acid; SA, salicylic acid.

^xDifferent letters within the same column show a significant difference according to Tukey's studentized range test (honest significant difference) at the 5% level.

ns, non-significant; **, significant differences at the 5% levels according to two-way analysis of variance(ANOVA).

화를 알아보았다(Table 3). 사과 ‘홍로’는 발아율 조사 결과 -5°C 처리구에서 가장 낮게 나타났는데(Fig. 1), 호르몬 분석 결과에서 abscisic acid (ABA)과 jasmonic acid(JA) 함량은 각각 176.48, 15.72ng/g으로 가장 높게 나타났다. 또한 ‘후지’의 경우 ABA, JA, SA 함량은 전체적으로 ‘홍로’보다 유의하게 낮았으며 IAA는 유의한 차이가 없었다. Salicylic acid(SA)는 개화를 촉진하며 인위적인 SA 처리에 의해 산화적 스트레스를 유발하여 내재휴면이 타파되는 것으로 알려져 있으며(Horvath, 2009), 본 시험 결과 휴면타파에 따라 SA 함량이 유의한 경향을 나타내지 않은 것은 온도처리 직후 개화가 유도되지 않은 상태에서 분석하였기 때문으로 판단된다. ABA는 온대과수에서 휴면이 유지되는데 관여하며 일반적으로 내재휴면이 개시될 때 높고 휴면이 타파되면서 수준이 감소하는 것으로 알려져 있으며(Lavee, 1973; Powell, 1986), 본 시험에서도 앞선 연구와 유사하게 휴면 타파에 따라 ABA는 감소하고, 휴면이 타파되지 않았을 때는 높게 나타나는 것을 확인할 수 있었다. 그러나 이러한 ABA, JA, SA 함량의 변화가 눈의 휴면 타파에 어떠한 역할을 하는지는 아직까지 명확하게 밝혀지지 않았으며(Horvath, 2009), 휴면기 저온의 축적이 호르몬에 어떻게 작용하는지는 향후 연구가 더 필요한 부분이다.

적 요

본 연구는 사과나무 ‘홍로’와 ‘후지’의 내재휴면 기간 중 휴면타파에 유효한 한계온도 범위를 알아보고자 수행하였다. 저온 축적에 의한 내재휴면 타파 여부를 확인하기 위하여 온도 처리구별로 발아율을 조사한 결과 ‘홍로’ -5°C 처리구를 제외한 모든 처리구에서 발아율이 50% 이상으로 나타났다. 또한 ‘후지’의 온도 처리구별 발아율은 -5°C 처리구에서도 86.3%로 휴면이 타파되었다. 탄수화물과 무기성분의 변화는 처리간 유의한 차이는 있었으나 일정한 경향이나 특이한 변화를 나타내지 않았다. 그러나 유리당 분석 결과 sorbitol 함량은 휴면 타파 여부에 따라 휴면이 타파되지 않은 ‘홍로’ -5°C 처리구의 경우 29.62mg/g으로 높게 나타났으며, 휴면이 타파된 것으로 판단되는 처리구는 낮은 수준이었다. 호르몬 분석 결과 휴면이 타파되지 않은 ‘홍로’ -5°C 처리구의 경우 ABA (abscisic acid)와 JA (jasmonic acid)는 각각 176.48, 15.72ng/g으로 높게 나타났으며, 모든 처리구에서 휴면이 타파된 것으로 나타난 ‘후지’의 경우 ABA, JA, SA(salicylic acid) 함량이 ‘홍로’ 품종보다 유의하게 낮게 나타났다. 본 연구 결과 휴면 타파에 유효한 한계 온도 범위는 품종에 따라 다르며 ‘홍로’는 -5°C에서 발

아율이 30.3%로 휴면이 타파되지 않은 것으로 나타났으며, '후지'는 0°C 이하인 -5°C에서도 86.3%로 높게 나타나 저온 축적의 효과가 있는 것으로 판단된다.

추가 주제어: 내재휴면, 사과나무, 저온요구도, 호르몬

사 사

본 연구는 농촌진흥청 공동연구사업 '과수의 저온요구도 산출을 위한 평가기준 수립 연구(PJ01340701)'연구 과제의 지원에 의해 수행되었음.

Literature Cited

- Anderson, J.L. and S. D. Seeley. 1992. Modeling strategy in pomology: Development of the Utah models. *Acta. Hort.* 313:297-306.
- Boneh, U., I. Biton, A. Schwartz, and G. Ben-Ari. 2012. Characterization of the ABA signal transduction pathway in *Vitis vinifera*. *Plant Sci.* 187: 89-96.
- Davies, P.J. 2012. Plant hormones and their role in plant growth and development. Springer.
- Faust, M., Shear, C.B. and Simth, C.B. 1968. Investigation of corking disorders of apples. II Chemical composition of affected tissues. *Pro. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92:82-88.
- Hauagge, R. and J.N. Cummins. 1991. Phenotypic variation of length of bud dormancy in apple cultivars and related *Malus* species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116:100-106.
- Heide, O.M. 2008. Interaction of photoperiod and temperature in the control of growth and dormancy of *Prunus* species. *Sci. Hort.* 115:209-314.
- Heide, O.M. and A. K. Prestrud. 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree physiology.* 25:109-114.
- Horvath, D. 2009. Common mechanisms regulate flowering and dormancy. *Plant Sci.* 177: 523-531.
- Ito, A., T. Sugiura, D. Sakamoto, and T. Moriguchi. 2013. Effects of dormancy progression and low temperature response on changes in the sorbitol concentration in xylem sap of Japanese pear during winter season. *Tree Physiol.* 33:398-408.
- Kerepesi, I., M. Tóth, and L. Boross. 1996. Water-soluble carbohydrates in dried plant. *J. Agric. Food Chem.* 44:3235-3239.
- Kim, J.H., J.C. Kim, K.C. Ko, K.R. Kim, and J.C. Lee. 2006. General pomology. Hyangmoonsha Press, Seoul. P. 38-39, 175-180. (in Korean).
- Kweon, H.J., D.H. Sagong, Y.Y. Song, M.Y. Park, S.I. Kwon, and M.J. Kim. 2013. Chilling requirement for breaking of internal dormancy of main apple cultivars in Korea. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 31:666-676. (in Korean).
- Lang, G.A., J.D. Early, G.C. Martin, and R. L. Darnell. 1987. Endo-, para-, and eco-dormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22:371-377.
- Lavee, S. 1973. Dormancy and bud break in warm climates; considerations of growth regulator involvement. *Acta Horticulturae.* 34: 225-232.
- Loescher, W.H., T. McCamant and J.D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience.* 25:274-281.
- Naor, A., M. Fhaishman, R. Stern, A. Moshe, and A. Erez. 2003. Temperature effects on dormancy completion of vegetative buds in apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 128:636-641.
- Pan, X. Q., R. Welti, and X.M. Wang. 2010. Quantitative analysis of major plant hormones in crude plant extracts by high-performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Nature Protocols.* 5: 986-992.
- Powell, L.E. 1986. The chilling requirement of apple and its role in regulating time of flowering in cold-winter climates. *Acta Hort.* 179:129-139.
- Richardson, E.A., S.D. Seeley, and D.R. Walkre. 1974. A model estimating the completion of the rest for 'Redhaven' and 'Elberta' peach trees. *Hortscience* 9:331-332.
- Saure, M.C. 1985. Dormancy release in deciduous fruit trees. *Hort. Rev.* 7:239-300.
- Seo, H.H. 2007. Changes of full bloom date of apple 'Fuji' and pear 'Niitake' recently from 30 years. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 22. (in Korean).
- Shaltout, A.D. and C.R. Unrath. 1983. Rest completion prediction model for 'Starkrimson Delicious' apples. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108:957-961.
- Sivaci, A. 2006. Seasonal changes of total carbohydrate contents in three varieties of apple (*Malus sylvestris* Miller) stem cuttings. *Sci. Hort.* 109:234-237.
- Tomson, W.K., D.L. Jones, and D.G. Nicholes. 1975. Effects of dormancy factors on the growth of vegetative buds of young apple trees. *Austral. J. Agr. Res.* 26:989-996.
- Zhang, J.H., W. S. Jia, J.C. Yang, and A.M. Ismail. 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research.* 97: 111-119.
- Zhu, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 247-273.