

刘 静,董 阳,农慧兰,等. GA_3 处理下葡萄果形变化及其生理和分子机制[J]. 江苏农业科学,2023,51(2):153-159.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.02.023

GA_3 处理下葡萄果形变化及其生理和分子机制

刘 静,董 阳,农慧兰,余 欣,黄丽媛,郑 焕,陶建敏

(南京农业大学园艺学院,江苏南京 210095)

摘要:为研究外源赤霉素(GA_3)处理对葡萄果形变化的影响,以指形葡萄品种金手指为试验材料,于盛花后 3 d 使用 25 mg/L 的 GA_3 溶液对葡萄幼果进行处理,以清水处理为对照。测量成熟期葡萄果实纵横径并计算果形指数;制作石蜡切片观察 7、14 d 后果实细胞形态变化;利用 ESI-HPLC-MS/MS 测定 48 h 和 4 d 后果实内源赤霉素、生长素(IAA)和 IAA-天冬氨酸(IAA-ASP)含量变化;通过 qRT-PCR 检测果实中生长素合成和信号转导相关基因的表达模式变化。研究表明,经 GA_3 处理的葡萄果实形状显著拉长,果形指数为 2.58,显著高于对照(1.81),细胞也明显变长,处理后 7、14 d 的细胞指数分别为 2.38、2.7,显著高于对照(1.67、1.5);果实中内源赤霉素、生长素和 IAA-ASP 的水平均显著升高;此外, GA_3 处理还可以显著促进葡萄果实中生长素合成和信号转导相关基因表达水平。

关键词:金手指葡萄;果实形状;赤霉素;生长素

中图分类号:S663.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)02-0153-07

葡萄是葡萄科葡萄属落叶果树作物,在世界范围内广泛种植,其栽培历史有 6 000 ~ 7 000 年^[1]。在我国,葡萄是深受人们喜爱的水果之一,是一种

较为畅销的水果种类,具有较高的经济价值。葡萄在我国果树生产中占有至关重要的地位,是加工深度最高和加工产品最丰富的水果之一^[2],其不仅可用于鲜食,还可用于制干、制汁、制醋、酿酒等。近些年来,中国葡萄的种植,无论是栽培面积,还是产量以及品质方面,发展都非常迅猛,中国已成为世界葡萄生产大国^[3]。

葡萄果实形状是葡萄重要的外观品质,被认为是育种的主要选择标准之一。根据葡萄果形特性,可将葡萄果粒形状分为不同的类型,如指形、圆形、卵形、束腰形、弯形等^[4-5]。由于消费者喜好不同,果实形状在很大程度上影响人们对于葡萄品种的

收稿日期:2022-03-14

基金项目:国家自然科学基金(编号:31901975、31972384);国家现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-29);江苏省农业产业技术体系项目(编号:JATS[2020]398);江苏省农业重大新品种创制项目(编号:PZCZ201723);江苏省农业科技自主创新资金[编号:CX(19)2029]。

作者简介:刘 静(1996—),女,江西萍乡人,硕士研究生,研究方向为果树分子生物技术。E-mail:2224522361@qq.com。

通信作者:陶建敏,教授,研究方向为葡萄栽培育种及分子技术。E-mail:taojianmin@njau.edu.cn。

对叶片养分的影响[J]. 土壤,2019,51(4):665-671.

[8]黄 霄,王化坤,渠慎春,等. 江苏东山地枇杷果实品质与果园土壤、叶片和果实矿质元素的关系[J]. 西北植物学报,2019,39(4):692-701.

[9]冯立娟,尹燕雷,杨雪梅,等. 不同石榴品种发育期叶片矿质营养动态变化与果实品质的关系[J]. 果树学报,2017,34(增刊1):95-102.

[10]周先艳,朱春华,高俊燕,等. 云南冰糖橙叶片矿质元素含量与果实品质关联性分析[J]. 江西农业学报,2018,30(6):12-16.

[11]黄秉智. 香蕉种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京:中国农业出版社,2006.

[12]郝建军,康宗利,于 洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京:化学工业出版社,2007.

[13]彭 婷,谢翠娟,苗诗雪,等. 猕猴桃叶片 10 种矿质元素含量的

动态变化、品种差异及相关性[J]. 中国南方果树,2020,49(1):115-119.

[14]杨苞梅,林 电,李家均,等. 香蕉营养规律的研究[J]. 云南农业大学学报,2007,22(1):117-121.

[15]冯立娟,尹燕雷,杨雪梅,等. 4 个石榴品种发育期叶片主要矿质元素含量动态变化[J]. 山东农业科学,2018,50(1):45-49.

[16]冀爱青,朱 超,彭功波,等. 不同早熟核桃品种叶片矿质元素含量变化及其与产量的关系[J]. 植物营养与肥料学报,2013,19(5):1234-1240.

[17]李瑞民,杨苞梅,梁华赐,等. 氮磷钾素对香蕉生长、抽蕾及产量的影响[J]. 广东农业科学,2011,38(4):72-73.

[18]涂玉婷,彭智平,黄继川,等. 施用不同品种硅钙钾镁肥对香蕉产量、品质及土壤养分的影响[J]. 中国农学通报,2019,35(4):40-45.

选择。人们会依据果实的大小和形状来评判其产量、质量以及营养价值等重要的经济性状。果实形状通常用果形指数(果实纵径与果实横径的比值)进行表示^[6]。随着社会的发展,人们的消费习惯也发生了改变,人们越来越不满足于当前常规的水果果形,在满足果实内在品质的同时,人们逐渐开始追求一些新奇、独特的高品质水果产品。葡萄的果实形状在一定程度上影响了葡萄的经济价值及人们的消费选择^[7]。因此,对葡萄果形的研究越来越有必要。

植物激素对果实的生长发育具有重要作用。从花到果的转变过程中,植物激素如生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)、细胞分裂素等起到了关键作用^[8-9]。赤霉素是植物五大激素之一,参与植物许多生长发育过程,例如开花和坐果^[10-11],生长素和赤霉素都是果实发育所需的主要激素^[12]。GA₃ 由于具有提高坐果、增大果实和提高品质等方面的作用而被广泛应用于果树生产实践中。研究表明,GA₃ 对果实生长发育的影响主要是通过促进植物细胞分裂和伸长而实现的^[13]。此外,GA₃ 处理后能增加生长素的含量,GA₃ 对生长素的调节机制可能是 GA₃ 通过促进蛋白质的降解,提高色氨酸的含量,进而促进生长素的合成;并且 GA₃ 也可能通过调节结合态生长素转化为游离态生长素、抑制生长素氧化酶来影响生长素水平^[14]。一方面,GA₃ 有调运、吸引营养物质的作用,对果实形状建成也具有一定的影响^[15],另一方面,GA₃ 还可以对生长素的含量进行调节,说明 GA₃ 对果实的生长发育具有显著的影响^[16-17]。

目前已经有研究表明 GA₃ 对于葡萄果形具有显著的调节作用,Dokoozlian 等发现 GA₃ 的施用可以增加葡萄果实长度^[18];Casanova 等在研究中进一步阐述了 GA₃ 对葡萄果实形状的影响主要是通过改变葡萄果实细胞形态而实现的,GA₃ 不影响果实果皮细胞数,但增加果皮细胞直径^[19];通过施用赤霉素生长抑制剂如 2-氯乙基三甲基氯化铵(CCC),还可以通过抑制赤霉素的合成,从而使果实变小^[20];此外,在其他物种上也有许多 GA₃ 对果形具有显著调节作用的实例,在 Chen 等的研究中分别对番茄施用 GA₃ 和赤霉素抑制剂 PAC,结果表明,GA₃ 处理的番茄果实果形指数为 1.25,显著高于对照(1.09),施用 PAC 使果形指数降至 0.87,说明 GA₃ 可以显著提高番茄果形指数^[21];Wang 等在草莓中发现了一种短果形的突变体 *sf*,其研究推测

该突变体可能是由于 GA₃ 合成途径的缺乏而导致的^[22]。Ahmed 等研究发现,在枣树上施用 GA₃,可以增加果长和果径^[23]。总之,大量研究结果表明,GA₃ 在调控果实形状方面具有重要的作用。但现有的研究大多是研究外施 GA₃ 对果实外部特征的影响,深入到分子层面上进行探究的研究相对较少,目前对 GA₃ 调控果形变化的内部分子机制研究还相对空白。本研究旨在探究 GA₃ 对果形影响的内部分子机制,挖掘其潜在的调控基因,为葡萄果实形状调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料及其处理方法

试验于 2020 年在南京农业大学汤山葡萄试验基地进行,以金手指葡萄为试验材料。采用平棚架避雨栽培,株行距为 3.0 m×6.0 m。土肥水管理及病虫害防治同常规管理。以花序穗肩的第 1 个小穗上 50% 的小花开放为盛花期。于盛花后 3 d,选取 3 株树势健壮且相近的金手指葡萄植株,使用 25 mg/L GA₃ 溶液对幼果进行处理,每个处理选取 60 穗左右,并做好标记,以清水作为对照。分别于处理后 6 h、12 h、24 h、48 h、4 d、7 d、14 d 采集处理及对照的幼果。处理后 7、14 d 的样品置于 FAA 固定液中,4 ℃ 保存,用于后续石蜡切片的制作;处理后 6 h、12 h、24 h、48 h、4 d、7 d 的样品立即用液氮速冻,保存于 -80 ℃ 冰箱中,用于后续总 RNA 的提取,其中,部分处理后 48 h、4 d 的样品用于后续内源 GA₃、生长素和 IAA-ASP 含量的测定。

1.2 成熟期葡萄表型观察

以处理组(T)和对照组(CK)在成熟期的果实为样品。测量样品的纵径和横径并计算果形指数,处理组及对照组均含有 20 个样品。

1.3 果实细胞的形态观察

以处理组和对照组在 7、14 d 时采集的果实为样品制作成石蜡切片。样品采集之后立即放在 FAA 固定液中进行固定,并置于 4 ℃ 下进行保存。样品以乙醇/二甲苯系列脱水,石蜡包埋,切成 3 μm 厚的切片,干燥后用甲苯胺蓝进行染色。采用正置荧光显微镜显微成像系统观察细胞形态,测量细胞的纵径和横径并计算细胞指数(细胞纵径与细胞横径的比值),每次测量使用来自 3 个不同样品的 3 个切片^[24]。

1.4 内源 GA₃、生长素和 IAA - ASP 含量的测定

以处理组和对照组在 48 h 和 4 d 时采集的果实为样品,采用高效液相色谱电喷雾串联质谱法(ESI - HPLC - MS/MS)测定样品内源 GA₃、IAA 和 IAA - ASP 的含量。样品洗净后在液氮中研磨成粉末,称取 0.5 g 样品粉末,加入 4 mL 提取缓冲液(柠檬酸、2,6 - 二叔丁基 - 4 - 甲基苯酚和甲醇)。4 ℃ 振荡过夜后,10 000 g 离心 15 min,取出上清液。沉淀反复浸提 2 次,合并所得上清液。在 4 ℃ 摇动 1 h,转速为 120 r/min,10 000 g 离心 15 min。然后将上清液在氮气下干燥,300 μL 甲醇(0.1% 甲烷酸)复溶,并通过 0.22 μm 的滤膜。色谱条件:采用 poroshell 120 SB - C₁₈ 反相色谱柱(2.1 mm × 150 mm,2.7 μm),进样量为 2 μL。质谱条件:喷雾电压 4 500 V,气幕、雾化器和辅助气体压力分别为 15、65、70 psi。雾化温度为 400 ℃,进行 3 次独立的生物重复试验^[24]。

1.5 葡萄果实总 RNA 的提取

以处理组和对照组在 6 h、12 h、24 h、48 h、4 d、7 d 时采集的果实为样品,进行总 RNA 提取,总 RNA 的提取采用多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司],按照说明书进行操作。取 2 μL RNA 样品进行琼脂糖凝胶电泳,对 RNA 样品的质量进行检测。用 Nanodrop ND - 1000 分光光度计检测 RNA 浓度。

1.6 荧光定量 PCR

采用 Q5 荧光定量仪进行 qRT - PCR 分析。使用 snapgene 软件设计引物,引物见表 1。所有引物均使用 PCR 扩增、电泳以及溶解曲线进行测试,以保证引物特异性。以 *VvUbiquitin* 作为内参基因,反应体系按 SYBR Green PCR Master Mix(TaKaRa)试剂盒说明书进行操作,进行 3 个生物学重复试验,使用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 公式计算相对表达量^[25]。

1.7 统计分析

用 Excel 2010 和 SPSS 17.0 进行统计分析,Adobe Photoshop CC 2019 作图,SPSS 进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 GA₃ 处理葡萄成熟期果实形态观察

如图 1 所示,金手指葡萄果实成熟后,使用 GA₃ 处理的金手指葡萄外观出现了明显的变化:GA₃ 处理的葡萄果形伸长,串型较对照组更为松散,且处

表 1 荧光引物设计序列

引物名称	引物序列 (5'→3')	NCBI 登录号
<i>YUCCA6</i> - 1 - F	TAAGCAGTTCTGCGAACTCCC	LOC100252539
<i>YUCCA6</i> - 1 - R	CCGTTGTCTCGGTTTTTCACG	
<i>AUX22D</i> - F	GCACAAGTAGTAGGGTGGC	LOC100262403
<i>AUX22D</i> - R	CTCTGGATAGCCTTTGTACACC	
<i>AUX22A</i> - F	CACTTGTGAACGGAAGCCC	LOC100854934
<i>AUX22A</i> - R	CCTTGGTGGGAAGCTCAAATCG	
<i>IAAI</i> - F	TACGGATCAGCTAGCAATCC	LOC100258296
<i>IAAI</i> - R	TAAATACGGAGCTCCGTCAC	
<i>YUCCA6</i> - 2 - F	GGAGAACTGTATGGCCTCCT	LOC100252977
<i>YUCCA6</i> - 2 - R	ACATGGGCTCAATTGAGAAGC	
<i>YUCCA2</i> - F	AGCAGTTCTGCGAACTCCC	LOC100256048
<i>YUCCA2</i> - R	AGCGTGTGGTCTACTCTG	
<i>VvUbiquitin</i> - F	GTGGTATTATTGAGCCATCCTT	BN000705
<i>VvUbiquitin</i> - R	AACCTCCAATCCAGTCATCTAC	

理组葡萄果穗变长(图 1 - A);果粒形状较对照组明显拉长(图 1 - B),处理组果粒的纵径为 40.31 mm,显著大于对照组(28.2 mm)(图 1 - C),但果粒的横径无显著差异(图 1 - D)。计算果形指数可知,处理组果形指数为 2.58,显著高于对照组(1.81)(图 1 - E)。结果表明,适当 GA₃ 处理可以显著拉长葡萄果实,增加葡萄果形指数。此外,GA₃ 处理对葡萄果穗也具有一定的拉长作用。

2.2 GA₃ 处理葡萄果实组织学观察

为进一步观察 GA₃ 处理对细胞发育的影响,以处理后 7、14 d 的金手指葡萄果实为样品制备石蜡切片。观察发现,GA₃ 处理的葡萄果实细胞明显大于对照组,且处理组细胞较对照组明显拉长(图 2 - A、2 - B);相同的视野内处理组所能看到的细胞数明显少于对照组,说明处理后葡萄果实内部细胞面积增大(图 2 - A、图 2 - B)。细胞纵横径测量结果显示,处理后 7 d,处理组细胞平均纵径为 49.02 μm,对照组为 32.87 μm;处理后 14 d,处理组细胞平均纵径 121.88 μm,对照组为 56.98 μm、处理后 7、14 d 的金手指葡萄果实细胞纵径均显著变大,其中处理后 14 d 细胞纵径变化更大,但细胞横径变化均不显著。经计算细胞指数可知,处理后 7 d,处理组细胞指数为 2.38,对照组为 1.67;处理后 14 d,处理组细胞指数为 2.70,对照组为 1.48,细胞指数均显著增大。这些结果表明,GA₃ 在果实发育早期通过促进细胞膨胀和细胞伸长来增大果实,从而起到拉长葡萄果实的效果。

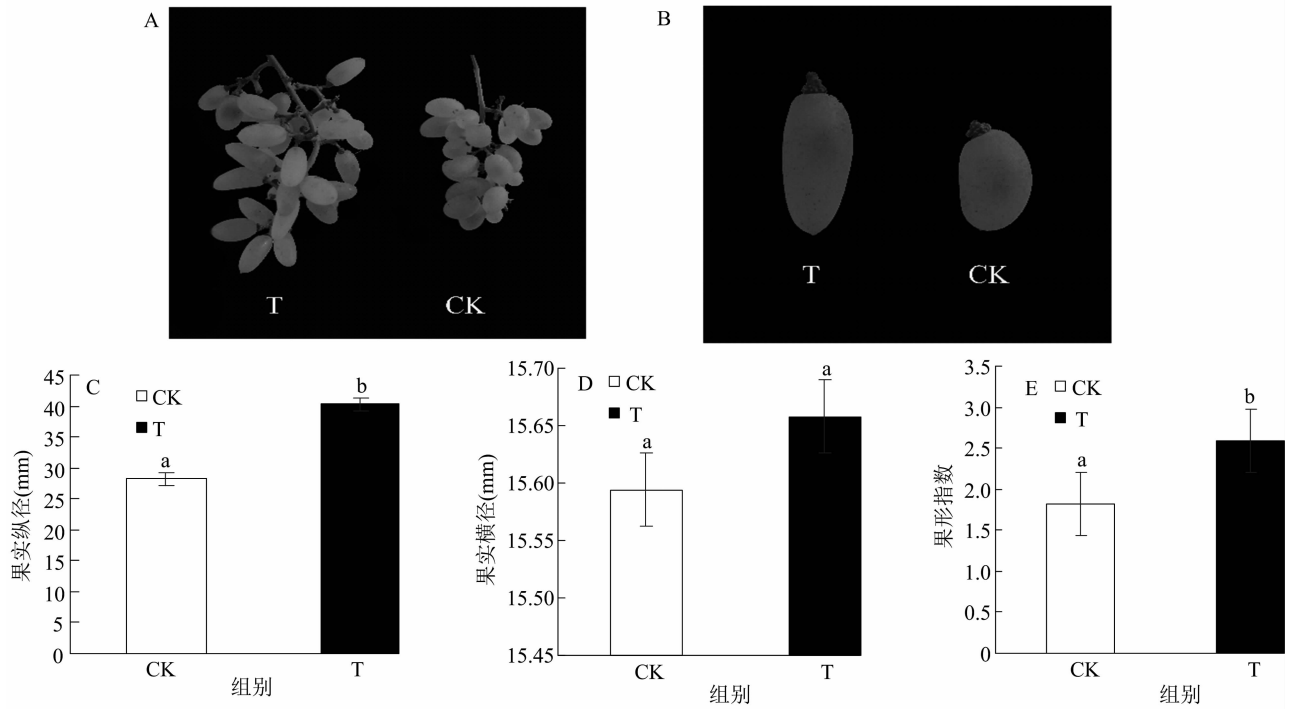


图1 GA_3 处理对成熟期金手指葡萄果实形状的影响

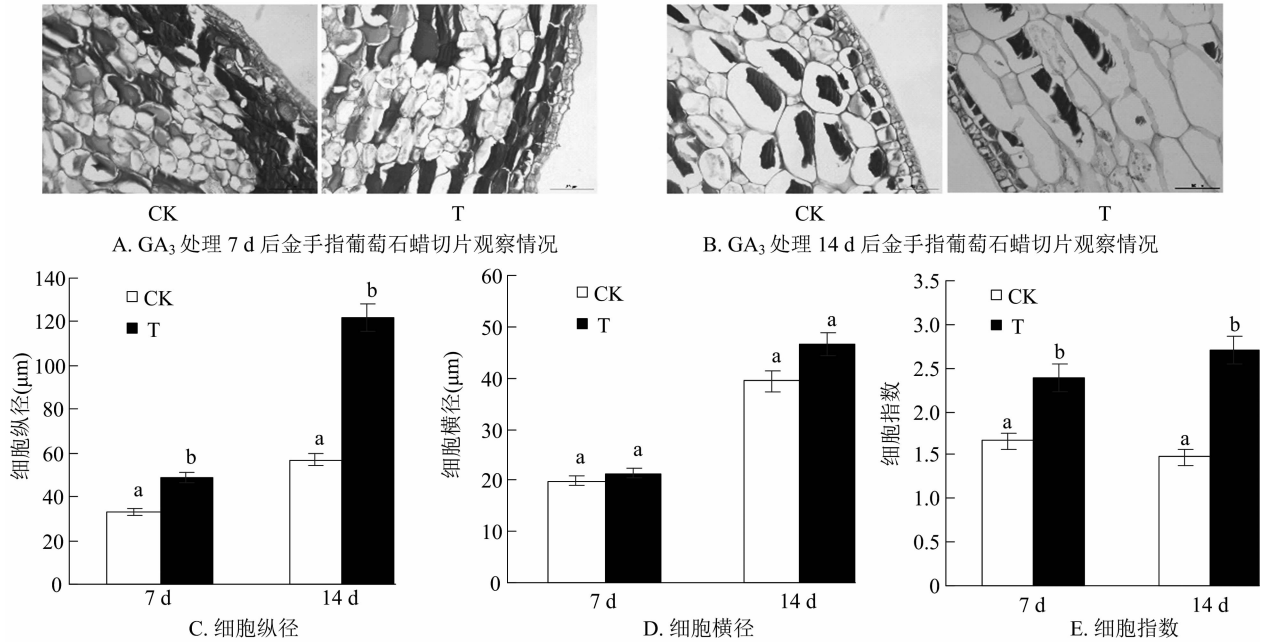


图2 GA_3 处理后金手指葡萄果实内部组织学变化情况

2.3 GA_3 处理对金手指葡萄果实中内源赤霉素、生长素和 IAA - ASP 含量水平的影响

通过 ESI - HPLC - MS/MS 方法测定 GA_3 处理组和清水对照组样品中内源赤霉素 (GA_3)、生长素 (IAA) 以及 IAA - 天冬氨酸 (IAA - ASP) 的含量。

结果表明, GA_3 处理 48 h、4 d 后, 处理组葡萄果实中内源赤霉素含量分别为对照组的 4.2、4.3 倍 (图 3 - A); GA_3 处理 48 h 后, 葡萄果实中 IAA 和 IAA - ASP 含量开始较对照组升高, 且处理后 4 d 处理组 IAA 和 IAA - ASP 含量与对照组之间的差异显著增

大,处理组分别为对照组的 2.7、18.4 倍(图 3-B、图 3-C)。说明外源 GA_3 处理会使金手指葡萄果

实中的内源赤霉素、IAA 和 IAA-ASP 含量升高。

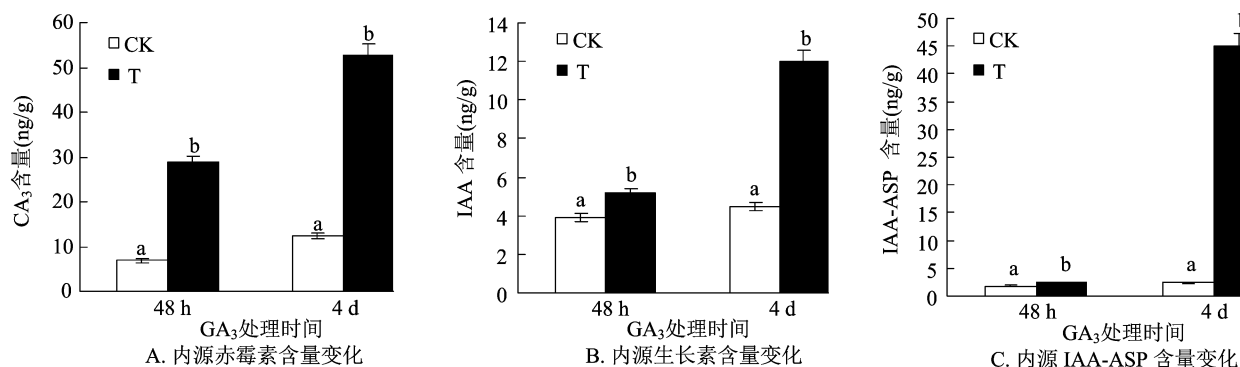


图3 GA_3 处理后金手指葡萄果实中内源赤霉素、生长素和 IAA-ASP 的含量变化

2.4 GA_3 处理对金手指葡萄果实中生长素生物合成和信号转导相关基因表达模式变化的影响

为了进一步探究生长素对果实形状的影响,本研究测定了葡萄果实中生长素生物合成和信号转导相关基因的表达。*YUCCA* 是生长素合成过程中的关键基因,挑选 3 个 *YUCCA* 基因家族的成员 *VvYUCCA2*、*VvYUCCA6-1* 及 *VvYUCCA6-2* 进行 qRT-PCR 检验。qRT-PCR 结果显示,与对照组相比,金手指葡萄中生长素合成相关基因 *VvYUCCA* 表达量呈升高趋势,在处理 24 h 时达到最高且与对照组含量差异最大。3 个基因表达趋势较为一致。 GA_3 处理后 24 h 时,金手指葡萄中 *VvYUCCA2*、*VvYUCCA6-1* 表达量为对照组的 4~5 倍,并随着时间的推移,处理组与对照组之间的差异逐渐减小,表明 GA_3 处理可能会提高金手指葡萄中 *VvYUCCA2*、*VvYUCCA6-1* 及 *VvYUCCA6-2* 基因的表达水平,从而提高生长素的含量(图 4-A、图 4-B、图 4-C)。*IAA1* 是生长素/吲哚-3-乙酸基因家族成员,是一种生长素信号转录调控基因,与对照组相比,*VvIAA1* 在处理 6 h 后表达量无明显差异,在处理 12 h~7 d 后,表达水平显著升高。说明 GA_3 处理会影响金手指葡萄中的生长素信号转导(图 4-D)。*AUX22A* 和 *AUX22D* 是 2 个生长素响应基因, GA_3 处理后 *VvAUX22A* 表达量较对照组呈升高的趋势,然而 *VvAUX22D* 表达量却表现出先下降后升高的趋势,但整体上 GA_3 处理会显著上调 *VvAUX22A* 和 *VvAUX22D* 基因的表达。*VvAUX22A* 和 *VvAUX22D* 处理组表达量与对照组差异最大的时期都为处理后 24 h,此趋势与 3 个 *VvYUCCA* 基因的表达一致(图 4-E、图 4-F)。

3 讨论

葡萄果形是葡萄重要的外观品质,生产上常用各种植物生长调节剂对葡萄果实形状进行调节。 GA_3 常在生产上被用于果实品质的调节,是一种应用较为广泛的植物生长调节剂。但其具体作用机制现在还不明晰,本研究以此为出发点,选择长形葡萄品种金手指为试验材料,探究 GA_3 对葡萄果形的影响。结果表明,在盛花期后 3 d 施用 GA_3 可以显著拉长金手指葡萄果粒,这与谢周等的研究结果^[26]一致。同时,葡萄果穗也有一定程度的拉长,葡萄整体串形更为松散,果粒生长空间大,更适于葡萄生长,这与李蕊蕊等的研究结果^[27]一致。依据试验结果推测, GA_3 的拉长作用可能不仅限于果实,它对其他植物器官可能也具有拉长作用,并可能通过改变植物组织的内部细胞结构而发挥作用。

GA_3 已被证实具有促进细胞伸长的作用^[28],但其对葡萄果实的拉长作用是否是通过促进果实内部细胞伸长而实现尚不清楚。因此,本研究选择 GA_3 处理后 7、14 d 的果实为样品制作石蜡切片,观察果实内部细胞形态,测量细胞纵径、横径并计算细胞指数。结果表明,处理组果实内部细胞确实较对照组大且长;细胞纵横径及细胞指数规律进一步验证了“果实细胞显著伸长”这一结论,据此可初步验证 GA_3 对金手指葡萄果形的影响是通过改变细胞形状而实现的。植物激素共同作用于植物器官生长^[29],赤霉素可能会通过与其他激素共同作用来促进葡萄果实伸长,生长素是与果实发育息息相关的植物激素^[30],IAA-ASP 是生长素的主要储存形式^[31]。本研究利用 ESI-HPLC-MS/MS 方法测定

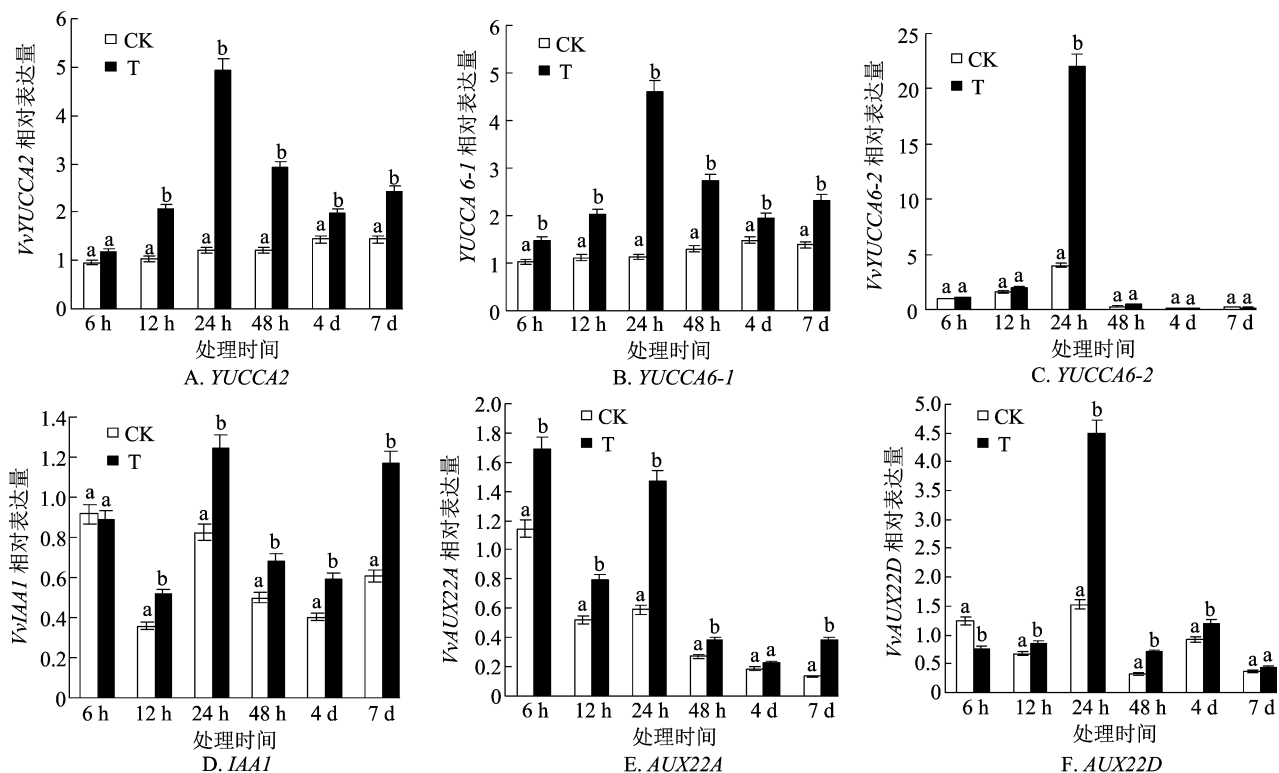


图4 GA₃处理后金手指葡萄果实中生长素合成和响应相关基因表达模式变化情况

了金手指葡萄果实中的内源赤霉素、生长素和 IAA-ASP 含量。结果表明, GA₃ 处理可以提高果实内源赤霉素、生长素及 IAA-ASP 含量,这与前人的研究结果^[32-33]相近,推测 GA₃ 作用于金手指葡萄果实后可能会引起果实内源激素的变化,从而调节果形变化。此外, GA₃ 处理 48 h 后 IAA 和 IAA-ASP 含量差异较小,但处理后 4 d 的 IAA 和 IAA-ASP 含量较对照组差异极显著,据此推测 GA₃ 对 IAA 和 IAA-ASP 含量的促进作用可能是在处理后 48 h 这段时间内逐渐发生的。

YUCCA 作为生长素合成过程中的关键基因, *YUCCA* 基因的激活或者过表达都会导致游离的生长素含量升高,且 *YUCCA* 基因家族多功能冗余,可能需多个基因协同发挥作用^[34]。本研究中选择 3 个 *YUCCA* 基因家族的基因进行 qRT-PCR 验证,结果表明 3 个基因家族表达趋势基本一致,说明这 3 个基因可共同作用于生长素的合成。推测 GA₃ 处理可以通过提高 *YUCCA* 基因表达水平来提高游离态 IAA 的含量,从而促进果实伸长。处理组与对照组中 *YUCCA* 基因的含量及含量差异均在 24 h 处达到最高值,推测 GA₃ 对果实伸长的促进作用可能主要发生在处理后 12~48 h 之间。根据 *IAA1* 的表达

趋势也可以推测 GA₃ 处理可能通过影响上游生长素信号转导物质的含量来调控果形变化。通过 qRT-PCR 技术对 2 个生长素响应基因 *AUX22A* 和 *AUX22D* 的验证推测 GA₃ 处理也可能通过影响下游生长素响应基因的表达来调控果形变化。此外, GA₃ 处理后 *VbAUX22A* 表达量较对照组呈升高的趋势,但 *VbAUX22D* 表达量却表现出先下降后升高的趋势,然而整体趋势与 *VbAUX22A* 相似,推测 2 种响应基因之间可能存在着先后关系。

4 结论

在金手指葡萄盛花期后 3 d,使用 25 mg/L GA₃ 溶液浸泡幼果,可显著拉长葡萄果实,同时果实内部细胞发生膨大且细胞指数变大。外源赤霉素处理可能通过调节葡萄果实中内源生长素的合成和信号转导途径来影响葡萄果实形状。

参考文献:

- [1] 柳子明. 葡萄栽培历史及发展简况[J]. 湖南农学院学报, 1983, 9(2): 103-106.
- [2] 裴丹, 刘众杰, 葛孟清, 等. 葡萄重要性状基因定位及其应用[J]. 南京农业大学学报, 2022, 45(2): 205-213.
- [3] 田淑芬, 苏宏, 聂松青. 2018 年中国鲜食葡萄生产及市场形势

- 分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒,2019(2):95–98.
- [4]张培安,樊秀彩,刘众杰,等. 葡萄种质资源果形性状的分析[J]. 园艺学报,2018,45(8):1456–1466.
- [5]余欣,董阳,刘静,等. 葡萄 *VvIQD10* 果形相关基因定位及其互作研究[J]. 西北植物学报,2021,41(6):899–909.
- [6]Pan Y P, Wang Y H, McGregor C, et al. Genetic architecture of fruit size and shape variation in cucurbits: a comparative perspective[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(1):1–21.
- [7]张亚光,袁月,高世敏,等. 葡萄 *VvSUN* 基因的克隆及其控制果形功能初探[J]. 西北植物学报,2017,37(7):1271–1277.
- [8]钟晓红,马定渭,黄远飞. 草莓果实发育过程中内源激素水平的变化[J]. 江西农业大学学报,2004,26(1):107–111.
- [9]丁长奎,章恢志. 植物激素对枇杷果实生长发育的影响[J]. 园艺学报,1988,15(3):148–154.
- [10]Mariotti L, Picciarelli P, Lombardi L, et al. Fruit – set and early fruit growth in tomato are associated with increases in indoleacetic acid, cytokinin, and bioactive gibberellin contents[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2011, 30(4):405–415.
- [11]Serrani J C, Sanjuan R, Ruiz – Rivero O, et al. Gibberellin regulation of fruit set and growth in tomato[J]. Plant Physiology, 2007, 145(1):246–257.
- [12]Azzi L, Deluche C, Gévaudan F, et al. Fruit growth – related genes in tomato[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(4):1075–1086.
- [13]胡友军. 赤霉素对 8611 葡萄果粒的影响[J]. 安徽农业技术师范学院学报,2000,14(4):43–44.
- [14]郑焕,任俊鹏,贾玥,等. 葡萄雌能花新种质(‘2004–6–12’)花蕾发育过程中植物内源激素的变化[J]. 果树学报,2012,29(3):350–354.
- [15]陶建敏,韩传光,章镇,等. GA_3 在葡萄生产上的应用[J]. 中外葡萄与葡萄酒,2003(6):33–35.
- [16]程大伟,何莎莎,谷世超,等. GA_3 和 TDZ 对‘红艳无核’葡萄果实品质的影响[J]. 果树学报,2021,38(2):212–221.
- [17]Abu – Zahra T R. Erry size of Thompson seedless as influenced by the application of gibberellic acid and cane girdling[J]. Pakistan Journal of Botany, 2010, 42(3):1755–1760.
- [18]Dokoozlian N K, Peacock W L. Gibberellic acid applied at bloom reduces fruit set and improves size of ‘Crimson Seedless’ table grapes[J]. HortScience, 2001, 36(4):706–709.
- [19]Casanova L, Casanova R, Moret A, et al. The application of gibberellic acid increases berry size of “Emperatriz” seedless grape[J]. Spanish Journal of Agricultural Research, 2009, 7(4):919.
- [20]Coombe B G, Hale C R. The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments[J]. Plant Physiology, 1973, 51(4):629–634.
- [21]Chen S, Wang X J, Tan G F, et al. Gibberellin and the plant growth retardant paclobutrazol altered fruit shape and ripening in tomato[J]. Protoplasma, 2020, 257(3):853–861.
- [22]Wang S C, Chang Y, Guo J J, et al. *Arabidopsis* Ovate Family Protein 1 is a transcriptional repressor that suppresses cell elongation[J]. The Plant Journal, 2007, 50(5):858–872.
- [23]Ahmed M A, Hassan H S A, Soliman S S. Effect of some growth regulators on yield and fruit quality of ‘Samani’ date palm[J]. Acta Horticulturae, 2010(882):745–754.
- [24]Cong L, Wu T, Liu H T, et al. CPPU may induce gibberellin – independent parthenocarpy associated with PbRR9 in ‘Dangshansu’ pear[J]. Horticulture Research, 2020, 7:68.
- [25]Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real – time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method[J]. Methods, 2001, 25(4):402–408.
- [26]谢周,李小红,程媛媛,等. 赤霉素对魏可葡萄果穗及果实生长的影响[J]. 江西农业学报,2010,22(1):50–53.
- [27]李蕊蕊,王霄倩,管雪强. 赤霉素处理对赤霞珠葡萄果实和葡萄酒品质的影响[J]. 酿酒,2015,42(6):62–64.
- [28]de Lucas M, Davière J M, Rodríguez – Falcón M, et al. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation[J]. Nature, 2008, 451(7177):480–484.
- [29]尹培培,包日双,戴佳锟,等. 植物激素对植物器官发生影响的研究进展[J]. 江西农业学报,2012,24(6):37–41.
- [30]高婧,田守蔚,张洁,等. 生长素酰胺水解酶基因在西瓜果实发育过程中的表达[J]. 黑龙江农业科学,2018(3):19–25.
- [31]Hayashi K I, Arai K, Aoi Y, et al. The main oxidative inactivation pathway of the plant hormone auxin[J]. Nature Communications, 2021, 12:6752.
- [32]吴月燕,李波,朱平,等. 植物生长调节剂对西洋杜鹃花期及内源激素的影响[J]. 园艺学报,2011,38(8):1565–1571.
- [33]黎正英,丘立杭,闫海锋,等. 外源赤霉素信号对甘蔗分蘖及其内源激素的影响[J]. 热带作物学报,2021,42(10):2942–2951.
- [34]Kim J I, Baek D, Park H C, et al. Overexpression of *Arabidopsis YUCCA6* in potato results in high – auxin developmental phenotypes and enhanced resistance to water deficit[J]. Molecular Plant, 2013, 6(2):337–349.