

外施赤霉素对‘峰后’葡萄坐果及 VvAG 基因表达的影响

鲁井云 卢龙 邢佳毅 舒晓娟 唐丁 胡建芳*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

摘要 为探明‘峰后’葡萄在赤霉素(GA₃)处理促使葡萄座果率增加原因和 VvAG 基因在葡萄坐果过程中的作用,在开花前 10 d 用 0.02 mg/g 的 GA₃ 和赤霉素合成抑制剂 PAC 处理葡萄花序并通过石蜡切片观察葡萄早期果实发育结构的变化,通过 RT-PCR 分析了 VvAG 基因的表达。结果显示:GA₃ 处理提高了葡萄座果率,PAC 处理则降低座果率,而 PAC+GA₃ 处理可以恢复葡萄正常坐果。GA₃ 处理在开花后 0~10 d 幼果纵横径大于对照,而 PAC 处理则小于对照。进一步分析发现,GA₃ 处理后中果皮细胞明显大于对照,而 PAC 处理则小于对照,说明 GA₃ 处理导致开花后 0~10 d 幼果增大的原因是由于细胞分裂和中果皮细胞增大的缘故。VvAG 基因的表达呈现出组织特异性,VvAG2 在叶片,茎和卷须中均有少量表达,VvAG1 和 VvAG3 则表达量很低,在花和果实中 VvAG1 和 VvAG2 有较高的表达,表明这 2 个基因对于葡萄花发育和坐果是必需的。VvAG3 在花和果实中的表达量相对较低,但在 GA₃ 处理后表达上调;相反,在 PAC 处理后,VvAG3 表达量下调,表明 VvAG3 在坐果过程中的表达可能受到赤霉素的调控。

关键词 葡萄;坐果;赤霉素(GA₃);VvAG 基因

中图分类号 S 663.1

文章编号 1007-4333(2015)01-0053-07

文献标志码 A

Improvement of fruit set and expression of VvAGs in ‘Fenghou’ grapevine with exogenous gibberellin

LU Jing-yun, LU Long, XING Jia-yi, SHU Xiao-juan, TANG Ding, HU Jian-fang*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract GA₃ (0.02 mg/g) and PAC (0.02 mg/g) were applied on inflorescence 10 days before anthesis in order to verify the improvement of fruit set and the role of VvAGs gene in fruit set of ‘Fenghou’ grapevine. The early berry development was observed with microscopy. The RT-PCR was used to analyze expression of VvAGs. The result showed that gibberellin improved fruit set percent, but PAC inhibited fruit set. The inhibition was fully reverted by GA₃ application. Both Transverse and longitudinal diameters upon GA₃ treatment were larger than those of the control at 0-10 days after anthesis. Further analysis showed that cells of mesocarp upon GA₃ treatment were larger than those of the control. But PAC treatment had the opposite effect, which might suggest that GA₃ improved cell expansion of mesocarp. The expression of VvAGs had a tissue specificity. VvAG2 was expressed in all organs including young and mature leaves, stems and tendrils. The expression of VvAG1 and VvAG3 was extremely low in tissues except inflorescences and fruits. Nevertheless, the expression of VvAG1 and VvAG2 was very high in inflorescences before anthesis and fruits, suggesting that the two genes were necessary for flower development and fruit set. VvAG3’s expression was lower than that of other two genes, but GA₃ application could elevate the expression, but PAC treatment had reverse effect, indicating that gibberellin might regulate the expression of VvAG3 gene.

Key words Grapevine (*Vitis × Labruscana* Bailey); fruit set; gibberellin; VvAG gene

收稿日期: 2014-02-27

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31471842)

第一作者: 鲁井云, 硕士研究生, E-mail: DoctorLu2013@163.com

通讯作者: 胡建芳, 教授, 主要从事果树生理与分子生物学研究, E-mail: hujf@cau.edu.cn

坐果通常是指发育成熟的花的子房经过授粉受精转变为发育着的果实的过程,这一过程包括胚珠转变为种子,同时伴随细胞分裂和膨大^[1]。在葡萄中,坐果与否同样取决于开花后子房能否进行快速的细胞分裂,这个过程大约在开花后7~15 d^[2]。目前,对果实发育分子水平的研究大多集中在果实发育后期和成熟期,而有关坐果分子机理的研究相对较少。

赤霉素(GA₃)在葡萄坐果中起十分重要的作用。生产中常利用外源 GA₃ 来提高葡萄坐果^[3]。在日本葡萄生产中 GA₃ 处理已是一种常规的生产栽培技术被广泛地应用。GA₃ 不仅促进坐果、还可以诱导无种子果实的形成、防止落花落果、提高果实品质等^[4-5]。但对 GA₃ 促进坐果的分子机理的研究还不清楚。

葡萄的果实结构分为外、中和内3层果皮,外果皮即表皮,是子房壁最外层的排列紧密的细胞,中果皮被子房壁外围的维管束分成内外2层。外侧中果皮和表皮构成成熟果实的果皮,果肉大部分为内侧中果皮^[6]。受精后15~30 d是子房壁细胞继续分裂的时期,其中中果皮细胞还进行旺盛的细胞分裂,但此时内侧中果皮的细胞膨大也很明显^[7]。

AGAMOUS(AG)基因是花器官同源异型基因中的C类基因,它编码的蛋白属于MADS-box转录因子。在拟南芥中,AG和其他MADS-box蛋白互作在生殖器官发育中起着重要的调控作用^[8]。在番茄坐果期间,TAG1和Agamous-like 6 (TAGL6)基因在坐果期间其表达发生了显著变化,认为这2个基因可能参与调控了坐果过程^[9]。此外,番茄的TM29基因沉默可导致单性结实,表明该基因在坐果中起到十分重要的作用^[10]。在苹果中,已经鉴别出6个Md-MADS基因(其中5个是API类基因一个是AG基因)参与了果实的早期发育^[11]。桃中的2个MADS-box基因TAG1和TAGL1也参与了果实发育^[12]。VvSEP3基因在葡萄的果实发育中具有重要作用^[13]。这些研究表明MADS-box基因在坐果和果实发育中其重要作用。在葡萄中有3个AG基因,即VvAG1(VvMADS1)、VvAG2(VvAG)和VvAG3(VvMADS5)^[14],然而,关于这3个基因在葡萄坐果中的作用还不清楚,有必要对此进行广泛和深入地研究。

峰后葡萄是北京市农林科学院林业果树研究所从巨峰葡萄的实生后代中选育出的优良品种,属于巨峰系葡萄(2n=4x),具有巨峰的优良生物学特点,但是与巨峰一样也容易落花落果。为了解坐果过程中果实发育的分子机制,通过比较赤霉素和其合成抑制剂多效唑(PAC)对葡萄坐果以及坐果期间果实发育结构的影响,并探讨VvAG基因在果实生长发育中的作用,以期为进一步说明赤霉素处理促进坐果的原因和相关基因在果实发育中的调控作用提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 植物材料

以15年生的‘峰后’葡萄植株为试材,2012—2013年在北京市温泉苗圃进行试验。在开花期采集叶片、卷须和茎等组织,在相同的节位采集不同发育时期的花和果实。采集的材料一部分在-80℃条件下保存以提取RNA;另一部分在室温条件下用FAA固定液固定,制备石蜡切片。

1.2 处理

分别在开花前和开花后10 d进行处理葡萄花穗,共设置4种处理:对照(Control),GA₃(0.02 mg/g),PAC(0.02 mg/g),PAC(0.02 mg/g)+GA₃(0.02 mg/g)处理。各处理药剂先用含有5%乙醇溶解,添加0.1%的Tween20。处理方法是花穗浸蘸30 s。

1.3 石蜡切片的制作及显微观察

在开花前10、6和2 d,开花日和开花后2、6和10 d采集对照(CK),赤霉素处理和多效唑(PAC)处理的样品用FAA固定液固定。固定24 h后酒精系列脱水、包埋和切片,切片厚度为10 μm。番红-固绿染色,封片。显微镜下观察,并测定果皮厚度、果实横纵经以及细胞横纵经。

1.4 RNA提取及半定量PCR

采用CTAB法^[15]提取葡萄各组织的总RNA。根据NCBI上的VvAG1(AF265562.1),VvAG2(AF265562.1),VvAG3(AF373604.1)序列在其特异性区域设计RT-PCR引物。引物序列和扩增片段长度见表1。RT-PCR的反应,产物用1%的琼脂糖凝胶电泳检测,拍照分析结果。每个处理重复3次。

表 1 VvAGs 基因的 RT-PCR 引物序列

Table 1 Sense and antisense primers of VvAG1, VvAG2 and VvAG3

引物名称 Primers	引物序列 Sequences
VvAG1 上游	5'-GCCGTCAAATCAGGGATATA-3'
VvAG1 下游	5'-GCAAGTTTTGAGAGTCGTATGG-3'
VvAG2 上游	5'-TGGGTGAGTCTCTGGGC-3'
VvAG2 下游	5'-GAGTATGATTGATTTGGTTGC-3'
VvAG3 上游	5'-ATGGGTGATTCCTTGCTT-3'
VvAG3 下游	5'-AGAAATTGCGAGAACTAACG-3'

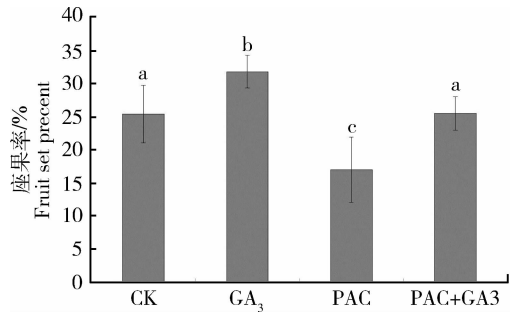
2 结果与分析

2.1 GA₃ 及 PAC 处理对峰后葡萄座果率的影响

GA₃ 和 PAC 处理对峰后葡萄座果率的影响如图 1 所示,GA₃ 处理座果率明显高于对照,而 PAC 处理座果率明显低于对照,但在 PAC 处理后再施加 GA₃ 处理其座果率与对照处理差别不大。

2.2 GA₃ 及 PAC 处理对峰后葡萄果实性状的影响

从开花日至开花后 10 d 对不同处理幼果的果实横径、纵径以及各果皮厚度进行观察,开花后 10 d



不同小写字母表示 0.05 差异水平显著。

Capital and small letters mean significances at 0.05 levels.

图 1 GA₃ 和 PAC 处理对峰后葡萄座果率的影响

Fig. 1 Effects of different treatments on fruit set in 'Fenghou' grapevine

GA₃ 处理果实横径与对照没有差异,但纵径略高于对照。而 PAC 处理果实横径和纵径都低于对照。表皮和内果皮厚度在 GA₃、PAC 处理与对照之间没有差异。但内侧和外侧中果皮厚度在 GA₃ 处理后都略大于对照,而 PAC 处理则低于对照(表 2)。

对各处理后不同果皮的细胞层数和细胞大小进行测定结果如表 3 所示。不同处理间在开花后 10 d 细胞层数方面并没有明显差异,但在在开花后 10 d 中果皮和内果皮细胞横径对照与 GA₃ 处理都略大于

表 2 不同处理对果径和果皮厚度的影响

Table 2 Effects of different treatments on berry size and pericarp thickness

处理 Treatments	花后 时间/d Days after anthesis	果径/ μm Berry size		果皮厚度/ μm Pericarp thickness			
		横径 Transverse diameter	纵径 Longitudinal diameters	表皮 Epidermis	外侧中果皮 Outer mesocarp	内侧中果皮 Inner mesocarp	内果皮 Endocarp
CK	0	1 711.3 \pm 145.0	2 563.8 \pm 147.5	18.9 \pm 1.5	142.0 \pm 24.0	120.5 \pm 20.1	44.0 \pm 3.6
	2	2 517.5 \pm 88.8	2 688.8 \pm 131.3	19.3 \pm 1.5	259.5 \pm 23.0	168.0 \pm 12.5	43.9 \pm 3.7
	6	3 622.5 \pm 112.5	4 197.5 \pm 128.8	21.1 \pm 1.8	425.5 \pm 18.5	429.5 \pm 14.2	46.0 \pm 4.5
	10	5 071.3 \pm 225.0	5 346.3 \pm 235.1	22.6 \pm 1.6	475.0 \pm 26.0	805.1 \pm 43.0	43.5 \pm 3.4
GA ₃	0	1 717.5 \pm 91.3	2 631.3 \pm 96.3	19.1 \pm 1.1	144.0 \pm 11.5	137.5 \pm 10.5	42.3 \pm 3.3
	2	2 530.0 \pm 106.3	2 755.0 \pm 102.5	20.3 \pm 1.0	260.5 \pm 25.5	173.5 \pm 10.5	43.1 \pm 3.3
	6	3 645.0 \pm 67.5	4 405.0 \pm 135.0	20.3 \pm 0.8	422.0 \pm 18.1	433.5 \pm 20.5	44.8 \pm 3.4
	10	5 086.3 \pm 101.3	5 537.5 \pm 161.3	20.4 \pm 1.4	486.0 \pm 23.5	815.0 \pm 47.0	42.1 \pm 3.4
PAC	0	1 566.3 \pm 68.8	2 396.3 \pm 236.3	19.6 \pm 1.5	121.1 \pm 10.0	110.5 \pm 9.0	33.3 \pm 4.8
	2	2 457.5 \pm 107.5	2 666.3 \pm 158.8	19.1 \pm 1.1	237.5 \pm 13.0	167.0 \pm 11.5	43.4 \pm 2.8
	6	3 535.0 \pm 92.5	4 051.3 \pm 118.8	21.1 \pm 2.0	414.0 \pm 21.5	423.5 \pm 23.0	44.4 \pm 3.1
	10	4 853.8 \pm 141.3	5 167.5 \pm 169.3	21.9 \pm 1.3	462.5 \pm 25.5	783.5 \pm 39.1	42.1 \pm 3.5

PAC 处理,表皮细胞横径在各处理间没有差异。在开花后 10 d 内侧中果皮细胞纵径高于对照和 PAC 处理,外侧中果皮细胞纵径在对照与 GA_3 处理略大于 PAC 处理,但表皮和内果皮细胞纵径在各处理间没有差异(表 3)。

2.3 *VvAGs* 基因在葡萄不同组织器官中的表达

不同基因在幼叶、成熟叶、茎与卷须中的表达如图 2 所示,*VvAG1* 和 *VvAG3* 在不同器官中的表达量非常低,只有 *VvAG2* 在叶片、茎与卷须中都有表达,并且叶片中的表达量要多于茎和卷须。

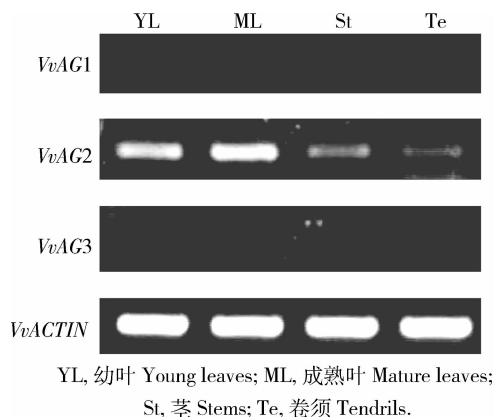


图 2 *VvAGs* 基因在葡萄不同器官中的表达

Fig. 2 Expression of *VvAGs* genes in different tissues of 'Fenghou' grapevine.

2.4 GA_3 和 PAC 处理对 *VvAGs* 基因表达的影响

VvAG 基因在开花坐果期间以及 GA_3 和 PAC 处理后对其在花和果实中表达的影响如图 3 所示,*VvAG1* 基因从开花前 6 d 至开花日其表达量较高,开花后 2 d 表达量有所下降,开花后 6~20 d 其表达又维持较高水平。 GA_3 和 PAC 处理后,*VvAG1* 基因从开花前 6 d~开花后 20 d 一直维持较高的表达,并且在不同处理间没有差异。*VvAG2* 基因从开花前 6 d~开花后 20 d 其表达量一直较高, GA_3 和 PAC 处理后对其表达量也没有影响。而 *VvAG3* 基因与 *VvAG1* 和 *VvAG2* 相比从开花前 6 d~开花后 10 d 其表达量较低,但从花后 15 d~20 d 其表达量明显上升。 GA_3 处理后开花前 6 d~开花后 15 d *VvAG3* 基因的表达量比对照有所增加,而花后 15~20 d 其表达量与对照没有差异。PAC 处理后开花前 6 d~开花后 15 d *VvAG3* 基因的表达量明显低于 GA_3 处理,开花后 20 d 的表达与 GA_3 处理和对照没有差异(图 3)。

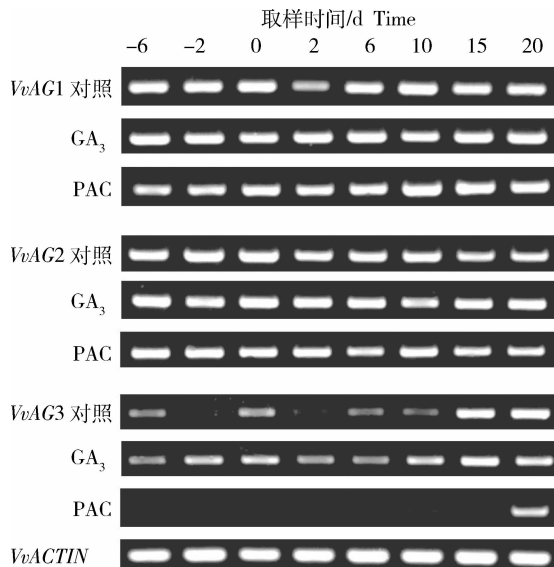


图 3 GA_3 和 PAC 处理对 *VvAGs* 基因表达的影响

Fig. 3 Effects of different treatments on *VvAGs*' expression

3 讨论

外源生长调节剂对促进葡萄坐果具有显著的作用,赤霉素在促进葡萄单性结实、果实膨大、拉长果穗和促进坐果等方面都有大量报道^[16-18]。此外,外源赤霉素能够提高梨和柑橘等果树的座果率^[19-21]。本研究外施 GA_3 能够有效地提高葡萄的座果率,说明赤霉素在葡萄坐果过程中起着重要的调控作用,这一结果与番茄相似^[22]。

外源赤霉素处理对不同种类果实形状和大小的影响有所不同。赤霉素处理魏可葡萄可显著拉长花穗,增加无核果同时增加果实纵径使果实形状变长^[23]。但 GA_3 处理西农早蜜桃可以明显促进果实横径、纵径生长并增加果重^[24]。在番茄中认为生长素主要调控细胞分裂,赤霉素则主要促进果肉细胞膨大^[25]。而果肉细胞分裂和膨大被认为是 2 个相对独立的过程,在花后 10~14 d 主要是细胞分裂,其后的几周果实主要是细胞膨大^[26]。本研究结果从开花日~花后 10 d,子房横径与纵径都快速增加,其中子房横径平均增加了 2.9 倍,纵径增加了 2.1 倍,并且 GA_3 处理的果实纵径大于对照和 PAC 处理。子房壁表皮和内果皮细胞层数在开花日到花后 10 d 变化不明显,但外侧中果皮和内侧中果皮细胞层数明显增加,同时外侧和内侧中果皮细胞横径和纵径在开花后 10 d GA_3 处理高于对照和 PAC 处理,

表3 不同处理对果实细胞层数和细胞大小的影响

Table3 Effects of different treatments on cell size and layer

果实 Fruit	花后时间/d Days after anthesis		细胞层数 Cell layer		细胞横径/ μm Transverse diameter				细胞纵径/ μm Longitudinal diameters				
	CK	GA ₃	CK	GA ₃	CK	GA ₃	PAC	CK	GA ₃	PAC	CK	GA ₃	PAC
表皮	0	1	1	1	15.0±2.5	14.8±1.6	12.6±1.6	19.1±2.4	20.1±3.5	18.5±1.5	19.1±2.4	20.1±3.5	18.5±1.5
	2	1	1	1	14.8±2.1	14.6±2.3	13.4±1.8	19.1±1.9	19.5±1.7	18.6±1.7	19.1±1.9	19.5±1.7	18.6±1.7
	6	1	1	1	16.4±2.2	17.5±2.2	14.7±2.6	19.9±2.7	19.6±1.5	18.8±2.2	19.9±2.7	19.6±1.5	18.8±2.2
	10	1	1	1	15.3±2.6	15.1±1.6	15.5±2.2	19.0±1.4	20.2±2.7	19.1±1.3	19.0±1.4	20.2±2.7	19.1±1.3
外侧中果皮	0	9.3±0.9	9.1±0.7	7.5±0.7	16.9±2.3	17.1±4.6	15.4±1.9	39.9±5.5	40.8±3.9	29.9±4.6	39.9±5.5	40.8±3.9	29.9±4.6
	2	13.9±1.6	13.8±1.1	12.3±1.5	20.7±4.4	20.7±3.6	17.6±2.7	41.1±5.3	46.1±3.3	34.5±5.3	41.1±5.3	46.1±3.3	34.5±5.3
	6	18.0±1.6	18.2±1.1	17.2±1.1	30.3±5.1	30.6±3.3	27.9±3.2	42.0±4.2	49.1±4.7	37.3±4.7	42.0±4.2	49.1±4.7	37.3±4.7
	10	23.4±1.3	22.3±1.3	22.9±1.0	32.6±3.8	33.9±4.7	30.6±3.3	59.7±9.4	60.9±9.6	56.4±8.2	59.7±9.4	60.9±9.6	56.4±8.2
内侧中果皮	0	6.9±1.0	7.6±0.7	6.3±1.2	30.5±4.2	31.2±2.6	28.2±2.9	49.4±5.2	51.0±4.2	47.5±5.7	49.4±5.2	51.0±4.2	47.5±5.7
	2	8.5±1.4	9.4±1.3	8.1±0.9	33.8±4.5	34.6±5.2	28.3±3.8	55.4±7.1	58.0±6.4	52.5±5.9	55.4±7.1	58.0±6.4	52.5±5.9
	6	14.2±0.6	13.8±1.0	13.8±0.6	39.2±7.1	41.9±4.4	37.4±3.7	61.5±7.5	63.9±7.9	56.6±5.5	61.5±7.5	63.9±7.9	56.6±5.5
	10	15.9±1.1	15.7±0.7	15.6±1.2	54.1±6.9	55.3±5.5	51.6±6.1	83.8±8.0	88.9±7.9	83.3±7.2	83.8±8.0	88.9±7.9	83.3±7.2
内果皮	0	3.5±0.5	3.3±0.5	3.2±0.4	14.4±2.3	15.2±2.0	13.5±2.2	23.9±5.0	24.1±5.8	23.9±5.3	23.9±5.0	24.1±5.8	23.9±5.3
	2	3.7±0.5	3.4±0.5	3.3±0.5	14.6±2.4	13.4±1.6	13.4±2.0	24.4±3.5	28.6±6.3	27.5±3.6	24.4±3.5	28.6±6.3	27.5±3.6
	6	3.4±0.5	3.3±0.5	3.5±0.5	13.5±1.9	13.5±1.6	12.6±1.5	26.4±3.0	29.4±3.0	27.8±3.1	26.4±3.0	29.4±3.0	27.8±3.1
	10	3.5±0.4	3.4±0.5	3.7±0.7	15.1±1.9	14.7±2.0	12.9±1.4	27.1±3.6	28.0±3.7	28.2±3.2	27.1±3.6	28.0±3.7	28.2±3.2

说明从开花日到花后 10 d 子房壁中果皮细胞进行着旺盛的细胞分裂,并且 GA₃ 处理在早期促进了幼果的膨大,这可能是细胞分裂和中果皮细胞膨大共同作用的结果。

AG 基因作为 C 类基因调控雄蕊和心皮的发育。大量研究表明 AG 基因除了在花器官发育中起着重要作用外,也参与果实发育过程^[27]。番茄中的 AG 基因参与了坐果、果实发育和成熟等过程^[28]。而苹果,香蕉果树中的 AG 同源基因也调控果实发育和成熟^[11,29]。葡萄中的 *VvAG1*, *VvAG2* 和 *VvAG3* 在果实中的表达量均较高^[30]。另外 AG 基因的表达还受到赤霉素的调控^[31]。本研究结果 *VvAG1* 和 *VvAG3* 在营养器官和卷须中都没有表达,但 *VvAG2* 在营养器官中有表达。而 *VvAG1* 和 *VvAG2* 在开花前 6 d~花后 20 d 的生殖器官中都有较高表达,同时这种表达并不受 GA₃ 和 PAC 处理的影响。*VvAG3* 在花前至花后 10 d 其表达量没有 *VvAG1* 和 *VvAG2* 高,但从花后 15 d 开始其表达量明显增高,GA₃ 处理后 *VvAG3* 在花前至花后 10 d 的表达量高于对照,同时 PAC 处理则明显低于对照。说明 *VvAG1* 只在生殖器官(花和果)发育中起作用,*VvAG2* 不仅参与生殖器官发育也影响营养器官的发育。*VvAG3* 参与了生殖器官的发育,并且 *VvAG3* 基因的表达可能受到赤霉素的调控。GA₃ 处理之所以提高了座果率,可能是通过影响 *VvAG3* 基因的表达而实现的。

参 考 文 献

- [1] Coombe B. The effect of removing leaves, flowers and shoot tips on fruit-set in[J]. *Vitis Vinifera*, 1962, 37: 1-15
- [2] Kühn N, Arce-Johnson P. Pollination: A key event controlling the expression of genes related to phytohormone biosynthesis during grapevine berry formation [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(1): 7-11
- [3] Halbrooks M, Mortensen J. Effects of gibberellic acid on berry and seed development in 'Orlando Seedless' grape[J]. *Hort Science*, 1988, 23: 409
- [4] Shiozaki S, Ogata T, Horiuchi S, et al. Involvement of polyamines in gibberellin-induced development of seedless grape berries[J]. *Plant Growth Regulation*, 1998, 25: 187-193
- [5] 陈晓东, 孙其宝, 俞飞飞, 等. 花期不同 GA₃ 处理对巨峰葡萄果实及种子的效应[J]. *安徽农业科学*, 2006, 35(30): 9522-9523
- [6] Fougère-Rifot M, Benharbit E I, Alami N, et al. Ontogenesis of the gynoecium of *Vitis vinifera* L var. Chardonnay in relation to the appearance of tannic vacuoles[J]. *J Int Sci Vigne Vin*, 1995, 29: 105-30
- [7] Hardie W, O'Brien T, Jaudzems V. Morphology, anatomy and development of the pericarp after anthesis in grape, *Vitis vinifera* L [J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 1996, 2(2): 97-142
- [8] Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs[J]. *Nature*, 2001, 409: 525-529
- [9] Wang H, Schauer N, Usadel B, et al. Regulatory features underlying pollination-dependent and-independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling[J]. *The Plant Cell Online*, 2009, 21: 1428-1452
- [10] Ampomah-Dwamena C, Morris B A, Sutherland P, et al. Down-regulation of TM29, a tomato SEPALLATA homolog, causes parthenocarpic fruit development and floral reversion[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 605-617
- [11] Yao J L, Dong Y H, Kvarnheden A, et al. Seven MADS-box genes in apple are expressed in different parts of the fruit[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1999, 124: 8-13
- [12] Tadiello A, Pavanello A, Zanin D, et al. A PLENA-like gene of peach is involved in carpel formation and subsequent transformation into a fleshy fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 651-661
- [13] 杨玉艳, 王建楼, 鲁井云, 等. '峰后'葡萄果实发育与赤霉素 GA₃ 处理以及 *VvSEP3* 基因表达的关系[J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(1): 72-79
- [14] Boss P K, Vivier M, Matsumoto S, et al. A cDNA from grapevine (*Vitis vinifera* L), which shows homology to Agamous and Shatterproof, is not only expressed in flowers but also throughout berry development [J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 45: 541-553
- [15] Murray M, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. *Nucleic Acids Research*, 1980, 8: 4321-4326
- [16] 陈发河, 蔡慧农, 冯作山, 等. 葡萄浆果发育过程中激素水平的变化[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(5): 391-395
- [17] 饶景萍, 任小林, 童斌. 葡萄果实生长发育中形态组织结构及生理变化[J]. *西北农业大学学报*, 1998, 26(2): 99-103
- [18] Coombe B G. Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera* [J]. *Plant Physiology*, 1960, 35: 241
- [19] Agusti M, Garcia-Mari F, Guardiola J. Gibberellic acid and fruit set in sweet orange[J]. *Scientia Horticulturae*, 1982, 17: 257-264
- [20] Yamada H, Nakajima K, Yamazawa Y, et al. Effect of pollination and gibberellin treatments on fruit set and development of the European pear (*Pyrus communis* L var sativa DC) cv Le Lectier[J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1991, 60: 267-273

- [21] Talon M, Zacarias L, Primo-Millo E. Gibberellins and parthenocarpic ability in developing ovaries of seedless mandarins[J]. *Plant Physiology*, 1992, 99: 1575-1581
- [22] Olimpieri I, Siligato F, Caccia R, et al. Tomato fruit set driven by pollination or by the parthenocarpic fruit allele are mediated by transcriptionally regulated gibberellin biosynthesis [J]. *Planta*, 2007, 226: 877-888
- [23] 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
- [24] 党云萍, 王延峰, 常海飞, 等. 赤霉素对西农早蜜桃果实发育的影响[J]. *延安大学学报*, 2003, 22: 65-66
- [25] De Jong M, Mariani C, Vriezen W H. The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1523-1532
- [26] Bunger-Kibler S, Bangerth F. Relationship between cell number, cell size and fruit size of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and those induced parthenocarpy by the application of plant growth regulators [J]. *Plant Growth Regul*, 1982, 1(3): 143-154
- [27] Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development[J]. *Nature*, 1991, 353: 31-37
- [28] Pan I L, McQuinn R, Giovannoni J J, et al. Functional diversification of AGAMOUS lineage genes in regulating tomato flower and fruit development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61: 1795-1806
- [29] Choudhury S R, Roy S, Nag A, et al. Characterization of an AGAMOUS-like MADS Box protein, a probable constituent of flowering and fruit ripening regulatory system in banana[J]. *PLoS One*, 2012, 7: e44361
- [30] Yu H, Ito T, Zhao Y, et al. Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 7827-7832
- [31] Cheng C, Xu X, Singer S D, et al. Effect of GA₃ treatment on seed development and seed-related gene expression in grape [J]. *PLoS One*, 2013, 8: e80044

责任编辑：王燕华