



2 个芽变苹果品种枝条主要性状比较

李文芳, 任振硕, 李 龙, 马宗桓, 毛 娟, 陈佰鸿*

(甘肃农业大学 园艺学院, 兰州 730070)

摘 要:短枝型芽变品种是中国苹果矮化密植栽培可以利用的重要种质资源, 研究其形成的生理基础和相关基因, 为进一步探索苹果短枝型芽变形成机理奠定基础。以枝条快速生长期的普通型品种‘烟富 8 号’和短枝型品种‘惠民短枝’叶片、茎与茎尖作为试验材料, 测定枝条粗度和节间长度, 采用 HPLC 法测定内源激素 (IAA、GA₃ 和 ABA) 和可溶性糖 (葡萄糖、蔗糖、果糖、山梨糖醇) 含量, 应用实时定量 qRT-PCR 技术比较分析激素相关基因在不同品种中的表达特性, 为研究苹果枝条发育调控机理提供支撑。结果表明, ‘烟富 8 号’的节间长度高出‘惠民短枝’1.2 倍, 而枝条粗度显著低于‘惠民短枝’; 茎中的蔗糖和山梨糖醇含量分别显著高于‘惠民短枝’2.5 倍和 1.3 倍, 茎尖中的葡萄糖含量仅为‘惠民短枝’的 0.3 倍; 茎和茎尖中的 GA₃ 和 IAA 含量、*TIR1* 和 *GA20ox* 基因的表达水平显著高于‘惠民短枝’, 而 ABA 含量、*SnRK2* 和 *PYL* 基因表达水平显著低于‘惠民短枝’; 叶片中 *GA20ox* 基因的表达水平显著高于‘惠民短枝’。研究推测, 较低浓度的 GA₃、IAA、蔗糖和山梨糖醇, 及较高浓度的 ABA 和葡萄糖与短枝型苹果品种的形成密切相关。

关键词:短枝型; 芽变品种; 内源激素; 可溶性糖; 基因表达

中图分类号: S661.1

文献标志码: A

Comparative Analysis on Main Characters of Shoots from Two Apple Bud Sport Mutants

LI Wenfang, REN Zhenshuo, LI Long, MA Zonghuan, MAO Juan, CHEN Baihong*

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Spur-type bud mutation varieties are important germplasm resources that could be utilized in the dwarfizing and close planting of apple in China. Studying their physiological basis and related genes lays the foundation for further exploring the formation mechanism of apple spur-type bud mutation. In this study, the leaves, stems and stem tips of the common cultivar ‘Yanfu No. 8’ and the spur-type ‘Huimin Fuji’ during the rapid growth period were used as experimental materials to measure the branch thickness and internode length. The contents of endogenous hormones (IAA, GA₃ and ABA) and soluble sugars (glucose, sucrose, fructose, and sorbitol) were determined by high performance liquid chromatography (HPLC), and the expression characteristics of hormone-related genes in different varieties were compared and analyzed by real-time quantitative qRT-PCR, providing support for the study of the regulation mechanism of branch development in apple. The results showed that the internode length of ‘Yanfu No. 8’ was 1.2-fold higher than that of ‘Huimin Fuji’, while the branch diameter was significantly lower than that of ‘Huimin Fuji’. The contents of sucrose and sorbitol in stems of ‘Yanfu No. 8’ were 2.5- and 1.3-fold

收稿日期: 2023-01-01; 修改稿收到日期: 2023-04-01

基金项目: 甘肃省高校教师创新基金项目 (2023A-055); 甘肃省科技计划项目 (21JR7RA845)

作者简介: 李文芳 (1992—), 女, 博士研究生, 副教授, 主要从事果树栽培生理与生物技术研究。E-mail: liwenf@gsau.edu.cn

* 通信作者: 陈佰鸿, 教授, 主要从事果树栽培生理与生物技术研究。E-mail: bhch@gsau.edu.cn

higher than those in ‘Huimin Fuji’, respectively. The glucose content in stem tips of ‘Yanfu No. 8’ was only 0.3-fold of that in ‘Huimin Fuji’. The contents of GA_3 and IAA, and the expression levels of *TIR1* and *GA20ox* genes in stems and stem tips were significantly higher than those in ‘Huimin Fuji’. However, the content of ABA, and the expression levels of *SnRK2* and *PYL* were significantly lower than that in ‘Huimin Fuji’. The expression level of *GA20ox* in leaves was significantly higher than that in ‘Huimin Fuji’. The study shows that lower concentrations of GA_3 , IAA, sucrose and sorbitol, as well as higher concentrations of ABA and glucose, were closely related to the formation of spur-type apple varieties.

Key words: spur-type; bud sport mutant; endogenous hormones; soluble sugars; gene expression

苹果短枝型品种是普通型苹果品种在内、外因素综合作用下自发突变形成的天然矮化种源。其树冠矮小,树姿直立,萌芽率高,成枝力弱,短枝比例高,成花容易,坐果率高^[1-3],管理简便,具有较强的适应性、早果性、丰产性和稳定性的特点^[4]。此外,短枝型品种枝条粗而短,枝上芽间距较窄,单位长度枝条上的叶片数量多,加之叶片大而厚,具有较高的光饱和点和较低的光补偿点,光能利用率高、呼吸消耗少,光合制造能力强,能够积累更多的光合产物,有利于提升苹果品质,同时充足的养分积累保证了树体的营养^[5]。矮化密植是世界苹果栽培的发展方向,选用短枝型品种是苹果矮化密植的主要途径之一^[6]。

研究表明,植物枝条节间变短现象与赤霉素(GA)密切相关。GA能够参与调控植物茎的伸长、种子萌发、叶片展开和果实发育等多个生长发育过程^[7]。GA20-氧化酶(GA20ox)是植物GA合成途径中的关键酶,过量表达能导致赤霉素的过量合成和明显加快植株生长^[8]。脱落酸(ABA)对植物的生长发育的调节作用包括种子休眠、萌发、营养生长、环境胁迫反应等^[9]。

ABA信号通路的关键参与者是ABA结合受体(RCAR/PYR1/PYL),能够与蛋白磷酸酶(PP2C)一起形成功能性全受体,与Snf1相关激酶SnRK2蛋白家族在ABA信号转录途径和抗渗透胁迫中扮演着重要的角色^[10]。生长素IAA参与多种生理活动,包括细胞扩大、细胞周期调节和分化过程等^[11]。生长素极性运输抑制剂响应蛋白(TIR1)是F-box蛋白家族的一员,为植物生长素受体,是植物生长素信号转导途径的关键因子。

在植物中,光合作用和源库组织中的碳代谢产生不同的糖信号,以调节生长、发育和应激反应。果树不同器官中碳水化合物的种类和含量在很大程度上影响并维持着果树的生长发育以及其他生理代谢过程^[12],碳水化合物在果树体内主要以糖类物质及其代谢所产生的其他化合物的形式存在^[13]。糖不

仅为细胞碳和能量代谢提供燃料,而且作为信号分子发挥着关键作用。

可溶性糖如蔗糖、葡萄糖、果糖可以通过液泡膜上相应的转运蛋白运输到液泡中,液泡中糖浓度的增加会激活与糖代谢途径相关的酶和基因的表达,调节细胞不同腔室的渗透平衡^[14]。蔗糖在转化酶的催化不可逆水解为葡萄糖和果糖,作为植物生长、产量形成和胁迫响应的营养物质、能量来源以及信号分子^[15]。SnRKs蛋白激酶家族也在植物糖信号和碳代谢中起关键作用^[16]。

本研究通过分析内源激素和可溶性糖含量在普通型和短枝型富士苹果品种之间的差异,结合PCR荧光定量分析相关基因的表达差异,分析判断不同种类、不同浓度激素和可溶性糖与短枝型芽变品种形成的关系,为探索苹果短枝芽变品种的形成机理提供理论基础,从而为苹果定向芽变育种提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料与处理

供试材料选用普通型品种富士‘烟富8号’,短枝型品种‘惠民短枝’,砧木为山定子,树龄为10年,株行距为3 m×4 m,果园位于甘肃省天水市秦州区玉泉镇杨河村(34°34'N,105°50'E),常规管理。每个品种选取树势健壮、长势一致的苹果树9株,每3株为1个重复,在枝条快速生长期每株随机选取中上部外围1年生枝8~10个,同时随机采集一年生枝条中部的叶片、茎和茎尖,并将其速冻于液氮中2 h,−80℃冰箱保存备用。

1.2 试验方法

1.2.1 枝条数据测定 使用游标卡尺测量‘烟富8号’和‘惠民短枝’枝条中部的粗度;卷尺测定一年生枝条长度,统计一年生枝的节位数,根据节位数计算节间长度。

1.2.2 高效液相色谱(HPLC)法测定内源激素含量 称取0.5 g冷冻样品用于测定IAA、ABA和

GA₃。每个样品与 10 mL 80% 色谱纯甲醇(用无 DNase/RNase 双蒸馏水制备)混合,洗涤 3 次,转移到试管中,在 4 ℃ 的冰箱黑暗条件下保存 10 h,然后,高速(13 000g)冷冻(4 ℃)离心 20 min,将上清液转移到新的离心管中进行浓缩,在 40 ℃ 下通过旋转蒸发使甲醇挥发,获得 2 mL 浓缩液。用 50% 色谱纯甲醇连续洗涤蒸发瓶壁,定容至 10 mL,用 0.22 μm 有机相微孔滤膜过滤。用于 HPLC 的设备是 LC-20AD 系统(日本京都岛津),配备 Zorbax Eclipse Plus C₁₈ 柱(4.6 mm×250 mm×5.0 μm, Agilent, Palo Alto, CA, USA)和 SPD-20A UV 检测器。

配制不同浓度梯度的 IAA、ABA 和 GA₃ 的标样,绘制标准标曲。进样量为 2 μL;流速为 1 mL/min;柱温 30 ℃;流动相为 A : B=(甲醇/0.1%甲酸) : (水/0.1%甲酸)。

1.2.3 HPLC 法测定可溶性糖含量 冷冻样品加液氮快速研磨后,准确称取 0.5 g 至离心管中,加入

5 mL 80% 的乙醇,35 ℃ 超声提取 20 min,4 ℃ 13 000g 离心 15 min,吸取上清液至新的 10 mL 离心管中。

用 80%乙醇重复提取 2 次,每次加 2 mL,最后定容至 10 mL。用真空离心浓缩仪(60 ℃)旋转蒸发,除去多余的乙醇,旋转蒸发结束后,用 1 mL 超纯水 1 mL 乙腈复溶,然后过 0.22 μm 有机相微孔滤膜,至棕色进样品瓶中待测。配制不同浓度梯度的果糖、蔗糖、葡萄糖和山梨糖醇的标样,绘制标准标曲。进样量为 10 μL,流速为 0.8 mL/min,柱温 40 ℃,流动相为乙腈(75%)+三乙胺(0.2%)+超纯水(24.8%)。

1.2.4 实时定量 qRT-PCR 引物设计 根据 GenBank 与苹果参考基因组上查询的苹果基因 *TIR1* (MD11G1299000)、*PYL* (MD10G1257900)、*SnRK2* (NM_001301724.1)和 *GA20ox* (XM_008378277.3)的 CDS 序列设计特异性引物(表 1)。通过上海生物工程有限公司进行引物设计并合成。

表 1 试验所用引物序列
Table 1 Primer sequences in the experiment

基因 Gene	上游引物 Forward sequence (5'→3')	下游引物 Reverse sequence (5'→3')
<i>TIR1</i>	AGAGTGATGTGGAGGACCTAAGTGG	AGGCAGGCAATGTTGAGGGAAAC
<i>PYL</i>	CAGCAGCAGCAGCAATTAGTTGATC	TGGCATAGCGATGTGACGACTTG
<i>SnRK2</i>	GCAAGGCTGTAGTGGTCTCTGTG	GGCTGTCCATCCATCATCATAGGC
<i>GA20ox</i>	ACTTCTGGGACTGAGCCTTGGAG	CTGGCATGGTGGGTAGTAGTTAAGC

1.2.5 RNA 提取和 cDNA 合成 使用 RealPure 普通植物 RNA 提取试剂盒[中科瑞泰(北京)生物科技有限公司]提取总 RNA,RNase-free DNase I [宝日医生物技术(北京)有限公司]用于纯化 RNA。使用琼脂糖凝胶(1% W/V)分析评估 RNA 质量,Pultton P200 超微量分光光度计(Pultton Technology Limited)测量 RNA 纯度($D_{260/280}$),测定 260 nm 处的吸光值对 RNA 定量。之后,定量的 RNA 使用 SuperScript™ III 第一链合成 SuperMix In-vitrogen™[赛默飞世尔科技(中国)有限公司]逆转录成 cDNA。

1.2.6 实时定量 qRT-PCR 分析 以苹果 *GAD-PH* 为内参基因,用 LightCycler96 实时荧光定量 PCR 仪进行荧光定量,对激素相关基因进行特异性表达分析。反应体系参照苏丽艳^[17]的方法进行,具体为 2 μL cDNA,上下引物各 1 μL,SYBR Green Pro Taq HS 10 μL,6 μL ddH₂O 补足 20 μL。反应

程序为:95 ℃ 30 s,95 ℃ 10 s,58 ℃ 30 s,72 ℃ 20 s 共 40 个循环,3 次重复,采用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法对基因相对表达量进行计算^[18]。

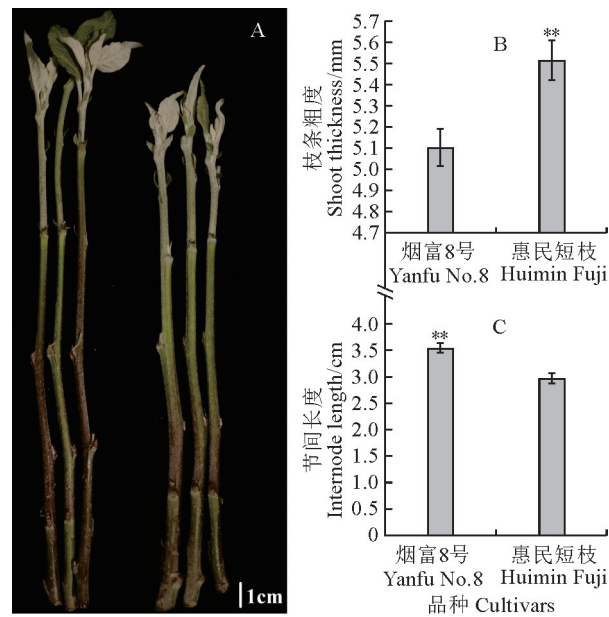
1.3 数据处理

使用 Excel 2007 进行数据统计分析,IBM SPSS statistics 22 软件对均值之间的所有差异采用双向 ANONA 和 Fisher's least significant difference(LSD)进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 ‘烟富 8 号’与‘惠民短枝’枝条表型差异

从表型来看,‘烟富 8 号’的节间长度大于‘惠民短枝’突变体,而茎粗小于‘惠民短枝’(图 1,A)。统计分析发现,‘烟富 8 号’的枝条粗度为 5.10 mm,极显著低于‘惠民短枝’(5.51 mm)(图 1,B),而节间长度为 3.54 cm,极显著高于‘惠民短枝’1.2 倍(图 1,C)。



* 和 ** 分别表示 2 个品种间 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平的差异。下同。

图 1 2 个苹果品种枝条的表型性状

* and ** indicate differences at 0.05 and 0.01 levels between two cultivars. The same as below.

Fig. 1 Phenotypic traits of branches from two cultivars

2.2 内源激素和可溶性糖含量分析

在茎中,GA₃ 含量最高,ABA 次之,IAA 含量最低。其中,‘烟富 8 号’的 GA₃ 和 IAA 含量分别为 54.72 μg/g 和 4.79 μg/g,是‘惠民短枝’的 2.7 倍和 9.8 倍,2 个品种间达到极显著水平,而 ABA 含量仅为‘惠民短枝’的 0.6 倍(图 2,A)。茎尖中,IAA 含量最高,GA₃ 次之,ABA 含量最低。‘烟富 8 号’的 GA₃ 和 IAA 含量分别为 30.52 μg/g 和 48.66 μg/g,为‘惠民短枝’的 1.5 倍和 1.4 倍,而 ABA 含量为‘惠民短枝’的 0.7(图 2,B)。

在茎中,山梨糖醇含量最高,果糖次之,蔗糖和葡萄糖含量较低(图 3,A)。其中,果糖和葡萄糖在‘烟富 8 号’和‘惠民短枝’之间无显著差异,而‘烟富 8 号’的蔗糖和山梨糖醇含量分别为‘惠民短枝’的 2.5 倍和 1.3 倍,在 2 个品种间达到极显著水平。茎尖中,山梨糖醇和果糖含量较高,蔗糖和葡萄糖含量较低(图 3,B)。其中,果糖、蔗糖和山梨糖醇在‘烟富 8 号’和‘惠民短枝’之间无显著差异,而‘烟富 8 号’的葡萄糖含量仅为 0.82 mg/g,是‘惠民短枝’的 0.3 倍。

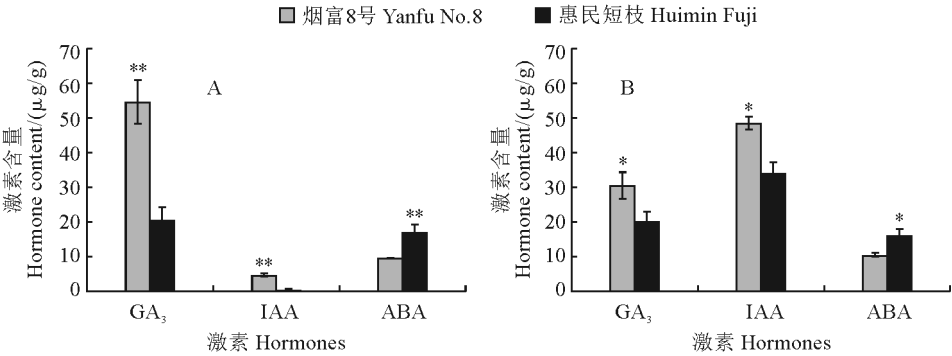


图 2 2 个品种茎(A)和茎尖(B)中不同激素含量比较

Fig. 2 Contents of GA₃, IAA and ABA in stems (A) and stem tips (B) of two cultivars

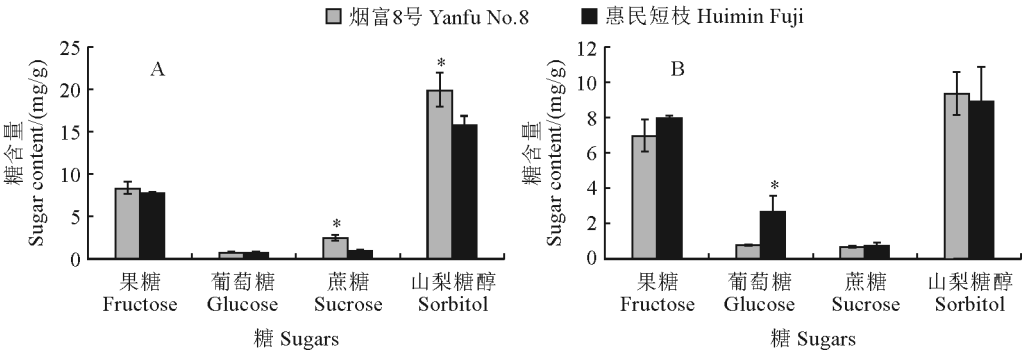


图 3 2 个品种茎(A)和茎尖(B)中可溶性糖含量

Fig. 3 Sugar content in stems (A) and stem tips (B) of two cultivars

2.3 激素相关基因的表达分析 GA₃

图 4 显示:茎尖中,‘烟富 8 号’*TIR1* 和 *GA20ox* 基因的表达水平均显著高于‘惠民短枝’,分别达 54.5 倍和 1.2 倍,而 *SnRK2* 和 *PYL* 分别为‘惠民短枝’的 0.3 倍和 0.5 倍。茎中,‘烟富 8 号’*TIR1* 和

GA20ox 基因的表达水平分别为‘惠民短枝’的 3.1 倍和 1.6 倍,而 *SnRK2* 和 *PYL* 仅为‘惠民短枝’的 0.1 倍和 0.2 倍。叶片中,‘烟富 8 号’*GA20ox* 基因的表达水平为‘惠民短枝’的 7.0 倍,达显著水平,而 *TIR1*、*SnRK2* 和 *PYL* 在 2 个品种间无显著差异。

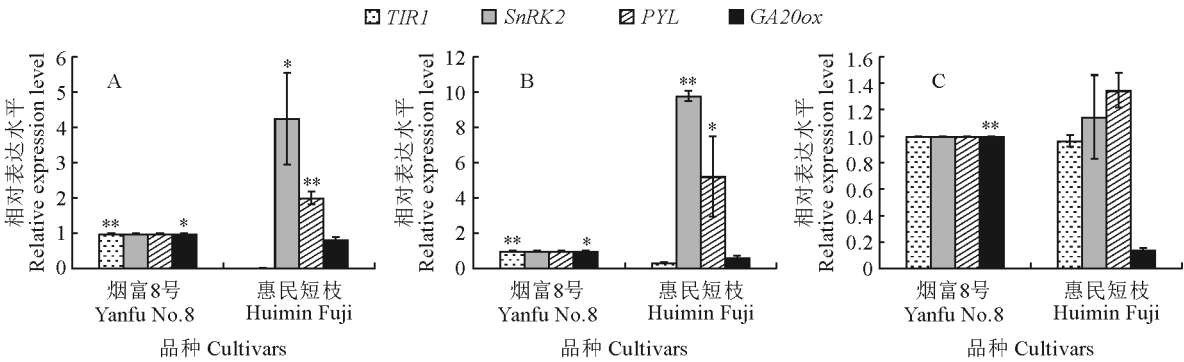


图 4 2 个品种茎尖(A)、茎(B)和叶片(C)中相关基因的表达
Fig. 4 Expression of related genes in stem tips (A), stems (B) and leaves (C) of two cultivars

3 讨论

‘惠民短枝’是一种短枝型自然芽变突变体,具有树势强,树冠小,萌芽率高,成枝力弱,以短果枝结果为主,结果早,易丰产,果实较大,色泽鲜艳,风味好等特点,通过缩短茎部营养生长的时间和缩短节间长度,使树木矮小、适应性强^[2]。

GA 作为植物六大激素之一,在植物的生长发育和环境适应等多个途径中起着重要作用^[19]。GA₃ 是植物的生长调节剂,可以加快茎与幼枝的生长,具有促进植株生长发育的作用。适当浓度 GA 能够促进植物的伸长生长,植物体内若缺乏 GA,则导致植物矮化。GA 含量差异和 GA 合成关键酶基因差异表达与短枝型苹果枝条节间长度相关联,低 GA 含量和 GA 合成关键酶基因的下调表达抑制了‘龙富短枝’苹果枝条的伸长^[20]。IAA 具有调节植物生长的作用,在适宜的浓度下可以促进植物生长,当浓度过高或过低时会抑制植物生长。脱落酸 (ABA)能够促进种子发芽与幼苗生长,促进光合效率与幼胚发育,短枝型苹果植株的 ABA 含量是普通型苹果的 2.6 倍以上^[21]。同时 GA₃、IAA、ABA 之间还具有协调作用,不同浓度的激素协同对植物的影响不同,具体的影响还需要进行数据分析才能证明。本研究中,茎和茎尖中的 GA₃、IAA 含量显著高于‘惠民短枝’,而 ABA 含量显著低于‘惠民短枝’。这一结果与‘长富 2 号’嫩枝中的 GA 和 ABA 含量显著高于短枝型品种‘神富 6 号’,而 IAA 含量

无明显差异^[22]的研究结果有出入。说明这 3 种植物激素在短枝型性状的形成中均扮演着非常重要的角色,但是三者之间的协同机制还有待进一步研究。

拟南芥中 *GA20ox1*、*GA20ox2* 和 *GA20ox3* 的沉默会导致植株矮化,影响生长发育^[23]。棉花 *Gh-GA20ox6* 基因过表达拟南芥能显著增加株高,且抽薹提前^[24]。*MdGA20ox1* 的表达量在半矮化类型砧木 SH28 嫁接‘嘎啦’的茎尖、幼叶、成熟叶和枝皮中均高于矮化类型 SH40 嫁接‘嘎啦’^[25]。*TIR1* 家族基因作为生长素受体,处于生长素信号通路中关键位置,参与调控植物生长与发育过程中生长素反应^[26]。*AtPYL4*, *AtPYL5*, *AtPYL8* 和 *AtPYL9* 转基因拟南芥对 ABA 的敏感性提高主要表现在种子萌发、幼苗的生长、气孔开闭及提高植物的抗旱能力等方面^[27]。研究者还发现过表达 *OsPYL5* 的转基因水稻抗胁迫能力增强,但株高和总产量略有下降^[28]。*SnRK2* 是生长促进与胁迫应激信号通路交汇的关键调控因子。在拟南芥中,*SnRK2* 蛋白激酶可以通过调节蔗糖 6-磷酸合酶的活性来调节蔗糖代谢,以及植物生长和种子形成过程中的光合作用和碳固定^[29]。同样,在本研究中,茎和茎尖中的 *TIR1* 和 *GA20ox* 基因的表达水平显著高于‘惠民短枝’,而 *SnRK2* 和 *PYL* 显著低于‘惠民短枝’,叶片中的 *GA20ox* 基因的表达水平显著高于‘惠民短枝’。说明较低表达水平的 *TIR1* 和 *GA20ox*,以及较高表达水平的 *SnRK2* 和 *PYL* 是短枝性状形成的关键因子。

可溶性糖各个组分的含量对苹果短枝芽变都有重要作用。植物体内蔗糖转化酶可以吸收和利用蔗糖,且在高等植物蔗糖代谢中起着关键的作用^[30]。研究表明,转化酶参与植物的生长、器官建成、糖分运输、韧皮部卸载及调节库组织糖分构成及水平,近年来关于该酶的生化特性、基因表达与调控以及结构与功能等的研究取得了重要进展^[31]。因而蔗糖对于苹果枝条的发育和芽变具有重要作用。山梨糖醇在蔷薇科植物中,主要是作为光合产物,运输物质和储藏物质,在许多植物中作用与蔗糖相同,也经常被用于植物组培中来与蔗糖混用^[32]。前人研究发现,山梨糖醇有利于芽的增值而不利于芽的生长,利于茎干物质的增加而不利于叶片的扩大^[33]。研究发现,高氮条件下苹果茎尖积累的山梨醇和蔗糖为苹果茎尖的快速生长发育提供了充足的物质和能量^[34]。葡萄糖则主要用于转变为纤维素,扩大树干和枝叶、根部的生长,会在花芽分化后期大量生

成^[35]。与本研究结果一致,茎中的蔗糖和山梨糖醇含量分别显著高于‘惠民短枝’,茎尖中的葡萄糖显著低于‘惠民短枝’。因此,可推断较高含量的蔗糖和山梨糖醇对于枝条快速生长期的伸长生长提供了能量。此外,研究发现,小麦 *TaSnRK2s* 参与了小麦的糖代谢和胁迫信号传递,过表达 *TaSnRK2s* 可以改善根的生长和发育^[30]。本研究中,*SnRK2* 在‘惠民短枝’茎和茎尖中的表达水平显著高于‘烟富8号’,与 ABA、蔗糖和山梨糖醇的变化一致。综合以上结果推测,*SnRK2* 在糖代谢和激素信号中可能具有关键的介导作用,但它们之间的联合参与调控机理目前还不清楚,有待进一步研究。

综上所述,蔗糖、山梨糖醇和葡萄糖对苹果短枝形成具有主要影响,果糖则影响较小或无影响。但内源激素之间的协同作用及其与可溶性糖之间的相互调控对短枝型芽变品种产生的作用机制还有待研究。

参考文献:

[1] CHAUHAN J S, SHARMA L K. Productivity and fruit quality of some spur type apple cultivars under a high density system[J]. *Acta Horticulturae*, 2008(772): 195-198.

[2] COSTES E, LAURI P É, REGNARD J L. Analyzing fruit tree architecture: Implications for tree management and fruit production[M]// Horticultural reviews. Oxford, UK: John Wiley & Sons, Inc., 2010: 1-61.

[3] 袁继存,程存刚,赵德英,等. 不同中间砧木对寒富苹果生长、产量和果实品质的影响[J]. 应用生态学报, 2021, 32(9): 3 145-3 151.

[4] YUAN J C, CHENG C G, ZHAO D Y, et al. Effects of different interstocks on the growth, yield, and fruit quality of Hanfu apple[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(9): 3 145-3 151.

[5] 杨代全. 短枝红富士苹果栽培技术[J]. 农民致富之友, 2015(10): 192-193.

[6] YANG D Q. Cultivation techniques of short-branch red Fuji apple[J]. *Nongmin Zhifuzhiyou Yuekan*, 2015(10): 192-193.

[7] 马利萍,李 凯,杨天一,等. 不同砧木对普通型和短枝型‘富士’苹果树体生长生理特性和果实品质的影响[J]. 果树资源学报, 2022, 3(2): 27-31.

[8] MA L P, LI K, YANG T Y, et al. Effect of different rootstocks on the growth, physiological characteristics and fruit quality of common and short branch ‘Fuji’ apple trees[J]. *Journal of Fruit Resources*, 2022, 3(2): 27-31.

[9] 韩明玉. 苹果矮砧集约高效栽培模式[J]. 果农之友, 2009(9): 12.

[10] HAN M Y. Intensive and efficient cultivation mode of apple dwarf rootstock[J]. *Fruit Growers’ Friend*, 2009(9): 12.

[11] AYA K, UEGUCHI-TANAKA M, KONDO M, et al. Gibberellin modulates anther development in rice via the transcriptional regulation of GAMYB[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(5): 1 453-1 472.

[12] HUANG S, RAMAN A S, REAM J E, et al. Overexpression of 20-oxidase confers a gibberellin-overproduction phenotype in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(3): 773-781.

[13] SU W, HUANG K, SHEN R S, et al. Absciscic acid affects floral initiation in *Polianthes tuberosa* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159(5): 557-559.

[14] HALFORD N G, HEY S, JHURREEA D, et al. Metabolic signalling and carbon partitioning: Role of Snf1-related (SnRK1) protein kinase[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(382): 467-475.

[15] ISHTIAQ H, BHARDWAJ S, ASHRAF A, et al. Versatile role of auxin and its crosstalk with other plant hormones to regulate plant growth and development[J]. *Plant Archives*, 2021, 21(1): 1 621-1 627.

[16] 田登娟,白双成,聂恺宏,等. 平茬高度对中国沙棘萌枝能力及非结构性碳水化合物积累与分配的影响[J]. 西北植物学报, 2021, 41(4): 627-634.

[17] TIAN D J, BAI S C, NIE K H, et al. Effects of stubble height on sprouting ability and non-structural carbohydrates accumulation and distribution of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(4): 627-634.

[18] WANG L, RUAN Y L. Shoot-root carbon allocation, sugar

signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation[J]. *Functional Plant Biology*, 2016, **43**(2): 105.

[14] HEDRICH R, SAUER N, NEUHAUS H E. Sugar transport across the plant vacuolar membrane: Nature and regulation of carrier proteins[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, **25**: 63-70.

[15] WAN H, WU L, YANG Y, *et al.* Evolution of sucrose metabolism: The dichotomy of invertases and beyond [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, **23**(2): 163-177.

[16] 刘子茜,朱雅欣,伍国强,等. SnRK2 在植物响应逆境胁迫和生长发育中的作用[J]. *生物工程学报*, 2022, **38**(1): 89-103. LIU Z X, ZHU Y X, WU G Q, *et al.* The role of SnRK2 in the response to stress, the growth and development of plants[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2022, **38**(1): 89-103.

[17] 苏丽艳. 猕猴桃 *Aux/IAA* 基因家族的鉴定与表达[J]. *西北植物学报*, 2023, **43**(1): 55-65. SU L Y. Identification and expression analysis of *Aux/IAA* gene family in *Actinidia chinensis*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, **43**(1): 55-65.

[18] 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.

[19] BINENBAUM J, WEINSTAIN R, SHANI E. Gibberellin localization and transport in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2018, **23**(5): 410-421.

[20] 宋 杨,张艳敏,刘 金,等. GA 含量与其合成酶基因在‘长富 2 号’苹果及其短枝型芽变品种之间的比较分析[J]. *中国农业科学*, 2012, **45**(13): 2 668-2 675. SONG Y, ZHANG Y M, LIU J, *et al.* Comparison of gibberellin acid content and the genes related to GA biosynthesis between ‘Changfu 2’ apple (*Malus domestica* Borkh.) and its spur sport[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, **45**(13): 2 668-2 675.

[21] 张朝红,赵同生,陈东玫,等. 短枝型苹果研究进展[J]. *北方园艺*, 2015(18): 206-210. ZHANG C H, ZHAO T S, CHEN D M, *et al.* Research advances on spur-type apple[J]. *Northern Horticulture*, 2015(18): 206-210.

[22] 杨金香,张 强,隋秀奇,等. 苹果短枝型芽变品种神富 6 号的生物学特性分析[J]. *落叶果树*, 2019, **51**(3): 16-18. YANG J X, ZHANG Q, SUI X Q, *et al.* Analysis on biological characteristics of apple short branch bud mutant variety Shenfu 6[J]. *Deciduous Fruits*, 2019, **51**(3): 16-18.

[23] PLACKETT A R G, POWERS S J, FERNANDEZ-GARCIA N, *et al.* Analysis of the developmental roles of the *Arabidopsis* gibberellin 20-oxidases demonstrates that GA20ox1, -2, and-3 are the dominant paralogs[J]. *The Plant Cell*, 2012, **24**(3): 941-960.

[24] 杨炳磊,许好标,李黎贝,等. 陆地棉株高相关基因 *Gh-GA20ox6* 的克隆及功能初探[J]. *棉花学报*, 2022, **34**(4): 275-285. YANG B L, XU H B, LI L B, *et al.* Cloning and preliminary functional analysis of plant height related gene *Gh-GA20ox6* in upland cotton[J]. *Cotton Science*, 2022, **34**(4): 275-285.

[25] 姜志昂,孙建设,彭建营,等. 苹果 *MdGA20ox1* 基因的克隆、亚细胞定位及表达分析[J]. *园艺学报*, 2013, **40**(12): 2 373-2 381. JIANG Z A, SUN J S, PENG J Y, *et al.* Isolation, subcellular location and expression of *MdGA20ox1* gene from apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, **40**(12): 2 373-2 381.

[26] GREENHAM K, SANTNER A, CASTILLEJO C, *et al.* The AFB4 auxin receptor is a negative regulator of auxin signaling in seedlings[J]. *Current Biology*, 2011, **21**(6): 520-525.

[27] SAAVEDRA X, MODREGO A, RODRÍGUEZ D, *et al.* The nuclear interactor PYL8/RCAR3 of *Fagus sylvatica* FsPP2C1 is a positive regulator of abscisic acid signaling in seeds and stress [J]. *Plant Physiology*, 2010, **152**(1): 133-150.

[28] KIM H, LEE K, HWANG H, *et al.* Overexpression of *PYL5* in rice enhances drought tolerance, inhibits growth, and modulates gene expression[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(2): 453-464.

[29] ZHENG Z, XU X, CROSLLEY R A, *et al.* The protein kinase SnRK2. 6 mediates the regulation of sucrose metabolism and plant growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2010, **153**(1): 99-113.

[30] JI Z, LIU Z, HAN Y, *et al.* Exogenous dopamine promotes photosynthesis and carbohydrate metabolism of downy mildew-infected cucumber[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, **295**: 110 842.

[31] LUGASSI N, STEIN O, EGBARIA A, *et al.* Sucrose synthase and fructokinase are required for proper meristematic and vascular development[J]. *Plants*, 2022, **11**(8): 1 035.

[32] BIANCO R L, RIEGER M, SUNG S J S. Effect of drought on sorbitol and sucrose metabolism in sinks and sources of peach[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, **108**(1): 71-78.

[33] KADOTA M, IMIZU K, HIRANO T. Double-phase *in vitro* culture using sorbitol increases shoot proliferation and reduces hyperhydricity in Japanese pear[J]. *Scientia Horticulturae*, 2001, **89**(3): 207-215.

[34] ZHANG H, MAO X, JING R. SnRK2 acts within an intricate network that links sucrose metabolic and stress signaling in wheat[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, **6**(5): 652-654.

[35] ESHGHI S, TAFAZOLI E, DOKHANI S, *et al.* Changes in carbohydrate contents in shoot tips, leaves and roots of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) during flower-bud differentiation[J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, **113**(3): 255-260.

(编辑:韦青侠)