

白榆 D33 雄性不育花芽发育的形态及内源激素的动态变化

王晓叶^{1,2}, 王力源^{1,2}, 刘兴菊^{1,2}, 贾泽云^{1,2}, 杨春弟^{1,2}, 梁海永^{1,2*}

(1. 河北农业大学 林学院, 河北 保定 071000; 2. 河北省林木种植资源创新与保护实验室, 河北 保定 071000)

摘 要:为了探究榆树雄性不育系花芽形态的特征及内源激素在榆树雄性不育系花芽中的调控作用,在花芽发育的不同时期,观察白榆 D33 雄性不育株和可育株 Y3、Y4 的花芽形态特征,并利用石蜡切片对其花药的内部形态进行观察;采用高效液相色谱法,对不育植株和可育植株花芽发育过程的玉米素(ZT)、赤霉素(GA₃)和生长素(IAA)含量的动态变化进行比较分析。结果表明,与可育株 Y3、Y4 相比,不育系白榆 D33 在花蕾发育期间,花丝不伸长,花药干瘪,不能形成正常的花粉,但其雌蕊发育正常,能接受花粉而形成翅果;不育系白榆 D33 的 ZT 含量明显高于 Y3、Y4,GA₃ 含量动态变化较大,IAA 含量出现下降趋势,并且在 D33 中 GA₃/IAA 和 GA₃/ZT 值动态变化幅度较大。不育系白榆花芽雄蕊发育不正常,花药不能产生花粉进行自花授粉,但其雌蕊发育正常;不育系白榆花芽的 ZT、GA₃ 和 IAA 含量不稳定。

关键词:白榆 D33; 雄性不育; 花芽形态; 内源激素; 动态变化

中图分类号:S792.19 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2019)04-0076-06

Morphological Development and Dynamic Changes of Endogenous Hormones
in Male Sterile Buds of D33 of *Ulmus pumila*

WANG Xiao-ye^{1,2}, WANG Li-yuan^{1,2}, LIU Xing-ju^{1,2}, JIA Ze-yun^{1,2}, YANG Chun-di^{1,2}, LIANG Hai-yong^{1,2*}

(1. College of Forestry, Agricultural Univeristy of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China;

2. Forest Resources Innovation and Protection Laboratory of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: In order to explore the characteristics of flower bud morphology and the regulation of endogenous hormones in flower buds of eucalyptus male sterile lines, during different periods of flower bud development, the morphological characteristics of flower buds were observed, and the internal morphology of anthers was observed through paraffin section. High performance liquid chromatography (HPLC) was used to compare and analyze the content dynamic changes of ZT, GA₃, IAA between sterile plants and fertile plants. The results indicated that compared with fertile Y3 and Y4, during flower bud development of male sterility D33 the filaments were not elongated, the anthers were dry and could not form normal pollen, but their pistils developed normally and could receive pollen to form samara. The ZT content of the male sterility D33 was significantly higher than Y3 and Y4. The GA₃ content changed dynamically, and the IAA content showed a downward trend, and the dynamic changes of GA₃/IAA and GA₃/ZT values were high in D33. It was concluded that sterile buds of white buds were not normal. The anthers could not produce pollen for self-pollination, but their pistils developed normally. The contents of ZT, GA₃ and IAA in sterile buds were not stable.

Key words: *Ulmus pumila* D33; male sterility; flower bud morphology; endogenous hormone; dynamic change

收稿日期:2018-09-17 修回日期:2018-12-28

基金项目:河北省科技计划项目“利用白榆雄性不育系进行榆树种质创新研究”(7226312D);河北省科技计划项目“河北省重要乡土树种种质资源创制与利用技术研究(16226309D)”。

作者简介:王晓叶,女,在读硕士,研究方向:林木遗传育种。E-mail:919578281@qq.com

*通信作者:梁海永,男,副教授,研究方向:林业生物技术育种。E-mail:lianghy@hebau.edu.cn

榆树(*Ulmus pumila*),榆科落叶乔木,产自北半球。榆属植物我国有 25 种,分布广泛,抗性强,是北方平原、干旱草原、滨海盐碱地、沙荒地营建用材林和防护林的主要树种,白榆为其中一种。白榆作为华北地区的乡土树种,具有很高的经济价值和药用价值^[1],并且具有很好的固水效果^[2]。目前除了少数地区外,大规模榆林已不多见,但人类对榆树种质新资源的需求不断提高,杂交培育榆树新品种,已成为林木育种工作者亟需解决的问题。

榆树自花授粉,所以杂交较为困难,要先去除雄蕊授目的花粉。由于没有特定的去雄仪器,人工去雄费时费力,雄蕊若去除不完全,会降低结实率和杂交效率,难以获得优势杂种^[3],故实现种间杂交最为困难的就是去雄。利用雄性不育进行杂交育种,可以合理的利用营养,降低损耗,与人工去雄技术相比,雄性不育植株产生的杂交种能获得比较高的产量^[4]和较强的杂种优势,在实践生产中有非常重要的意义。

已有关于植物雄性不育系花芽结构研究中,雄性不育的原因多表现为花粉败育。Zhang^[5]等研究发现,西瓜的雄性不育发生与花粉母细胞减数分裂过程中染色体的不完全联会、染色体落后与形成单价体等导致花粉败育。Song^[6]等研究小麦雄性不育系时发现,大部分不育株不能正常进行减数第 2 次分裂,不能产生正常的花粉。叶要妹^[7]等研究了百日草的雄性不育结构类型,发现其雄性不育的花没有花瓣,雄蕊退化成绒毛状,无花粉粒形成。

植物激素是代谢反应的产物,它们在植物组织内普遍存在,并且参与了几乎所有生理过程的调节^[8]。在板栗^[9]、小麦^[10]、甜菜^[11]、萝卜^[12]、烟草^[13]等作物研究雄性不育和内源激素关系中发现,可育株和不育株内源激素含量存在着明显的差异,激素在不同植物上的含量变化也不同。

试验以榆树雄性不育株白榆 D33 和可育株 Y3、Y4 为材料,对其不同时期花芽的形态特征进行了观察,并采用高效液相色谱方法,对其花芽中玉米素(zeatin, ZT)、赤霉素(gibberellins, GA₃)和内源激素生长素(indole-3-acetic acid, IAA)的动态变化进行比较分析,揭示雄性不育系白榆 D33 中的激素调控机理,为白榆 D33 雄性不育在榆树杂交育种的进一步应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以河北农业大学三分厂苗圃 5 年生白榆雄性不育系 D33 与可育植株 Y3 和 Y4 为研究材料,于 3 月

6 日、3 月 10 日、3 月 12 日和 3 月 14 日采集 D33、Y3 和 Y4 的花芽,进行形态特征的观察和内源激素的测定。

1.2 方法

1.2.1 花芽发育及开花过程的形态学比较观察 从 2017 年 2 月 15 日至 3 月 4 日,每隔 2 d 采集白榆雄性不育 D33、Y3 和 Y4 的花芽进行对比观察。在实验室内通过在体式显微镜对榆树发芽及开花过程进行形态观察,比较不育系与可育系的雄蕊的区别,以及授粉结实特性,采集照片。

1.2.2 花芽内源激素的测定方法 测定激素含量时首先进行样品处理,将雄性不育植株白榆 D33 和雄蕊发育正常的 Y3 和 Y4 采集发育的花芽,将花芽去除外苞片,每种榆树花芽分别取 0.6 g,每样品进行 3 次重复,并放入 5 mL 甲醇中浸泡后于 -20℃ 下保存待测(注意避光)。参考张雪^[14]等方法,将待测样品研磨,用 1 200 rpm 离心 10 min,取 2 mL 上清液转移至烧杯中,加入 0.03 g PVP 抽滤,之后用 7 500 rpm 离心 5 min,取 1 mL 上清液加入 3 mL 1%的乙酸超纯水,将溶液过 SPE-PAK C₁₈ 固相萃取小柱,用 4 mL 10%的甲醇淋洗,之后用 1 mL 含 5g/L NaOH 80%甲醇洗脱,收集,溶液过 0.45 μm 滤膜,即为待测液。最后将待测液放到 Waters 高效液相色谱上进行测定。

1.3 数据处理

用 Microsoft Excel 2010 软件整理数据、计算平均值和绘制图表;用 DPS7.0 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不育植株和可育植株花芽发育期间的形态结构特征

2.1.1 花芽萌动时期形态观察 从图 1 可以看出,正常的榆树为两性花,D33 花蕾小,只能看到伸出的绿色的雌蕊柱头,其花丝不伸长;而 Y3 和 Y4 花蕾较大,花丝开始逐渐伸长,花药发育饱满的同时,雌蕊开始发育,呈现绿色,雌蕊的 2 个柱头逐渐向外伸展。将榆树花蕾进一步解剖,从图 2 可以看出,小花没有花瓣。将花萼去掉,可以清晰的看出 D33 花药发育不正常,颜色较深,呈瘦小干瘪状;而 Y3 和 Y4 都有 4 个发育饱满的紫红色花药,直径大约为 1 mm 左右,都具有逐渐伸长的绿色的雌蕊。

2.1.2 开花散粉期形态观察 从图 3 可以看出,不育株 D33、可育株 Y3 和 Y4 的雌蕊均呈现绿色,雌蕊的 2 个柱头向外伸展,发育正常。而 D33 的花没有展开,没有花丝伸出;Y3 和 Y4 的花逐渐展开,花丝较长且伸出花萼外,花药开裂,且花药上分散着黄色花粉。

通过对榆树花解剖后得到图 4,可以看出,不育株 D33、可育株 Y3 和 Y4 的小花均有 4 枚雄蕊,花萼颜色稍有差异。D33 雄性不育花的花丝没有伸长,花药表现为干瘪状,瘦小且不开裂;而 Y3 和 Y4 花丝伸长,花药呈紫色,逐渐开裂散出花粉。图 5 和图 6 分别为不同无性系花药和花粉囊的石蜡切片局部纵切图,通过切片观察发现,在散粉前期 D33 花粉母细胞

发育受阻,绒毡层细胞发育不完全,散粉期 D33 花粉母细胞和内含物逐渐降解,最后花药成熟花粉囊解体,形成一个大的空腔,而 Y3 和 Y4 在散粉期绒毡层细胞完整且明显,花药母细胞发育良好,有完整的外壁细胞,产生许多成熟花粉粒。由此可见 D33 不育的原因是花药内绒毡层解体,不能形成正常的花粉,导致花药不开裂。



注:1. D33;2. Y3;3. Y4。下同。

图 1 不同无性系花芽萌动期外部形态观察

Fig. 1 Outer morphological observation of flower bud sprouting period of different clones

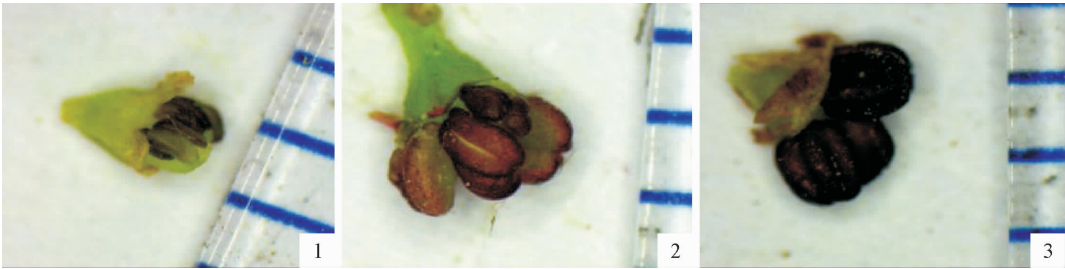


图 2 不同无性系花芽萌动期小花外部形态观察

Fig. 2 Observation on the external morphology of florets in different clonal flower buds



图 3 不同无性系开花散粉期外部形态观察

Fig. 3 Morphological observation of the external pollen of different clones



图 4 不同无性系开花散粉期小花外部形态观察

Fig. 4 Morphological observation on the exterior of flowering florets of different clones

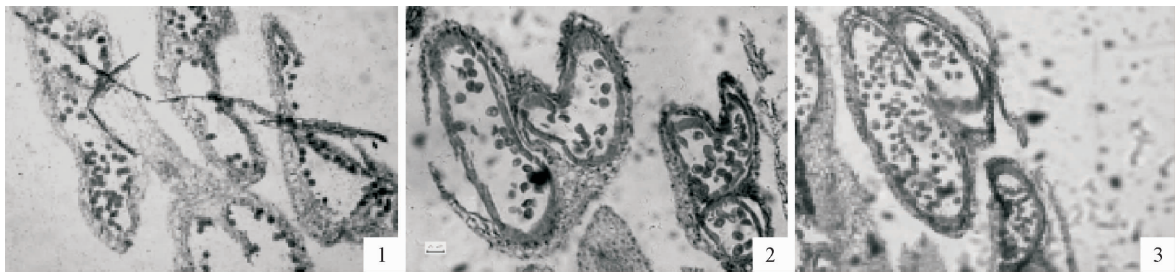


图 5 开花散粉前期不同无性系花药局部纵切

Fig. 5 Local longitudinal section of anthers of different clones before flowering florets

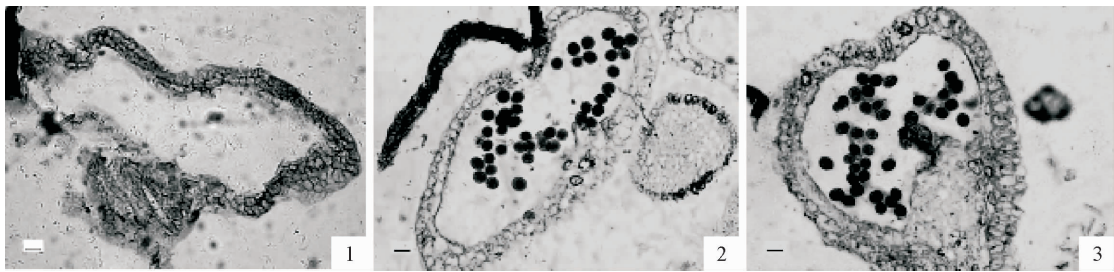


图 6 开花散粉期不同无性系花粉囊局部纵切

Fig. 6 Local longitudinal section of anthers of different clones on flowering florets

2.1.3 幼果期形态观察 从图 7 可以看出,D33 与 Y3 和 Y4 均能形成翅果。但在幼果期外部表现有所不同, D33 结果后花药干瘪萎焉,而 Y3 和 Y4 结果后,翅果上留有干瘪的黑色花粉囊。由此可见,

D33 雄蕊未能正常发育,但其雌蕊发育正常,可正常接受花粉进行受精从而结果;而可育品种 Y3 和 Y4 的雄蕊和雌蕊均发育正常,产生正常的花粉,可通过自花或异花授粉,完成受精,形成果实。

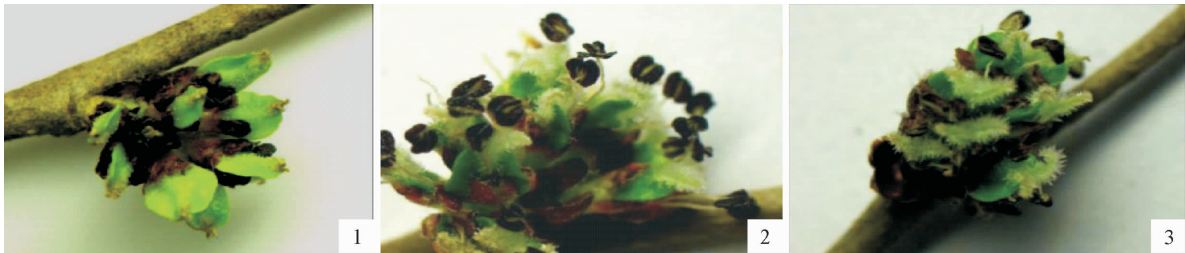


图 7 不同无性系初果期外部形态观察

Fig. 7 Morphological observation of the outer fruits of different clones in the early fruit stage

2.2 不育植株和可育植株花芽发育期间内源激素的动态变化

2.2.1 不同无性系花芽发育过程中 ZT 含量及其变化 由图 8 可以看出,在 3 月 6 日,3 个无性系的 ZT 含量均较低,仅在 10.05~21.38 $\mu\text{g/g}$;在 3 月 6—10 日迅速上升,以不育系 D33 上升最快,其在 3 月 10 日 ZT 含量达到 52.59 $\mu\text{g/g}$,极显著高于可育植株 Y3 和 Y4;3 月 12 日 D33 的 ZT 含量达到最大值 56.27 $\mu\text{g/g}$,而 Y3 和 Y4 仅为 31.84 $\mu\text{g/g}$ 和 35.26 $\mu\text{g/g}$ 。整体来看,在整个花芽发育过程中,不育系 D33 的 ZT 含量均高于可育植株 Y3 和 Y4。

2.2.2 不同无性系花芽发育过程中 GA₃ 含量及其变化 由图 9 可以看出,D33 的 GA₃ 含量变化趋势与 Y3 和 Y4 的明显不同,Y3 和 Y4 的 GA₃ 含量变

化均呈现上升下降再上升的趋势,而 D33 则是下降后上升的“v”型变化趋势。Y3 和 Y4 在 3 月 10 日和 3 月 14 日均保持较高值,3 月 12 日在最低值,其最大值分别为 99.60 $\mu\text{g/g}$ 和 86.97 $\mu\text{g/g}$;D33 的 GA₃ 含量在 3 月 6 日明显高于 Y3、Y4,达到最大值为 104.01 $\mu\text{g/g}$,之后呈现下降趋势,并且在 3 月 12 日下降到最低值 53.98 $\mu\text{g/g}$ 后上升。

2.2.3 不同无性系花芽发育过程中 IAA 含量及其变化 由图 10 可以看出,D33、Y3 和 Y4 在 3 月 6—10 日 IAA 含量都逐渐升高,但以 D33 升高最多为 283.82 $\mu\text{g/g}$,3 月 10—12 日 IAA 含量都下降,以 D33 下降最多为 177.83 $\mu\text{g/g}$ (FW);在 3 月 12—14 日,Y3、Y4 的 IAA 含量都呈现上升的趋势,而 D33 的 IAA 含量仍在下降。

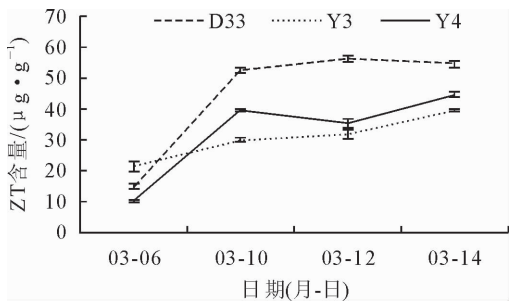


图 8 花芽发育过程中 ZT 含量的变化

Fig. 8 Changes of ZT content during flower bud development

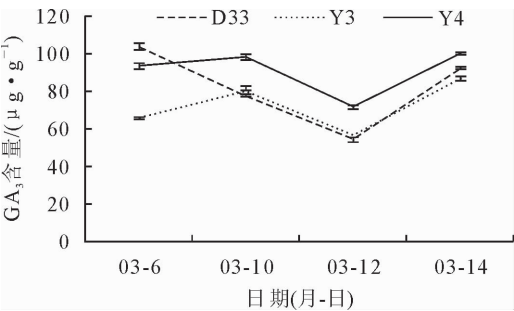


图 9 花芽发育过程中 GA₃ 含量的变化

Fig. 9 Changes of GA₃ content during flower bud development

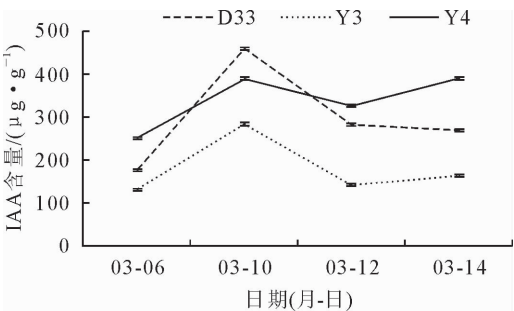


图 10 花芽发育过程中 IAA 含量的变化

Fig. 10 Changes of IAA content during flower bud development

2.3 不育植株和可育植株花芽发育期间内源激素的平衡关系

2.3.1 不同无性系花芽发育过程中 GA₃/IAA 值的变化 由图 11 可以看出, D33 测定期间 GA₃/IAA 值变化幅度较大, D33 在 3 月 6—10 日 GA₃/IAA 值下降, 从最大值 0.61 降至最小值 0.14, 在 3 月 10—14 日呈现上升趋势; Y3 和 Y4 的 GA₃/IAA 值变化幅度较小, Y3 的变化范围仅在 0.28~0.52, Y4 的变化范围仅在 0.2~0.37。

2.3.2 花芽发育过程中 GA₃/ZT 值的变化 由图 12 可以看出, D33 与可育植株的 GA₃/ZT 值变化趋势不同, D33 在 3 月 6—12 日呈现下降的趋势, 从最大值 2.08 降低到最小值 0.94, 变化幅度为 1.14, 3 月 12—14 日呈现上升趋势; Y3 和 Y4 的 GA₃/ZT 值变化趋势一致, 3 月 6—10 日呈现上升趋势, 3 月

10—12 日呈现下降趋势, 到 3 月 12—14 日又呈现上升的趋势, 但其变化幅度较小, Y3、Y4 仅 0.95、0.83。

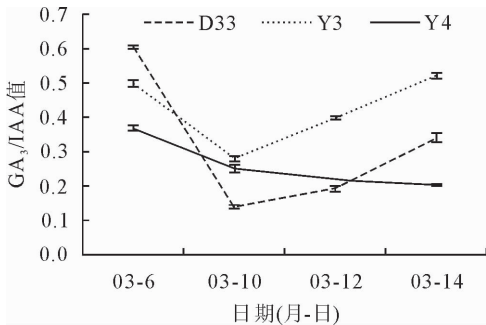


图 11 花芽发育过程中 GA₃/IAA 值的变化

Fig. 11 Changes in GA₃/IAA values during flower bud development

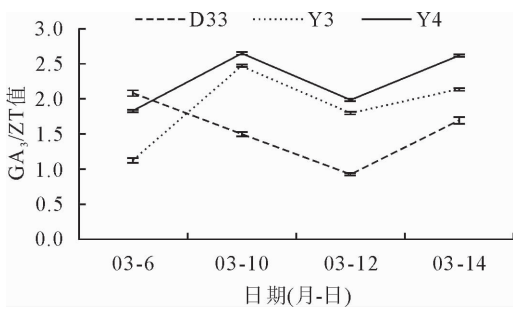


图 12 花芽发育过程中 GA₃/ZT 值的变化

Fig. 12 Changes of GA₃/ZT values during flower bud development

3 结论与讨论

通过观察榆树的花芽不同发育时期的形态发现, 不育系 D33 雄蕊有正常的花丝和花药, 能接受花粉完成受精并形成果实, 但其成熟的花药外形干瘪不开裂, 内部绒毡层解体, 无花粉粒散出, 导致其不能完成自花授粉过程。此研究结论与以往的研究结论基本相同, 如梅德勇^[15]等发现了甘蓝型油菜中无花粉囊的败育; 万正杰^[16]等研究芥菜型油菜时发现了雄蕊花瓣状的不育系; 胡永敏^[17]等对 5 种甘蓝型油菜雄性不育的研究发现微粉现象, 表现为少数花药会继续发育产生有活力的花粉; 郭伟^[18]等也观察到了芝麻雄性不育系的微粉现象。

ZT 是细胞分裂素的一种, 高含量水平的 ZT 抑制组织和离体线粒体的抗氧呼吸和总呼吸, 导致呼吸系统、能量代谢的紊乱以及物质合成的不足^[8]。本研究结果表明, 不育系白榆 D33 在整个花芽发育期内 ZT 含量均高于其他可育品种。与汪炳良^[19]等、隗微^[20]关于榨菜和板栗不育原因的研究有相似的结论。巴青松^[20]等认为, 赤霉素诱导大麦中的 GAMYB, 当 GAMYB 表达量降低时, 会导致绒毡

层活动异常,花粉壁形成受阻,导致大麦雄性不育的产生。王华忠^[11]等认为在甜菜不育植株中,低水平的 GA₃ 含量抑制水解酶的活性,从而影响小孢子育性。但刘丽华^[9]等研究认为,雄性不育品种浮来无花 GA₃ 含量较高,这种高 GA₃ 含量可能导致浮来无花雄花序脱落,并且在油菜^[22]和萝卜^[12]上也发现相似的结果。本试验中 D33 的 GA₃ 含量在整个花芽发育过程中与可育株相比较主要是前期 D33 的花芽中 GA₃ 呈现下降趋势,在之后的花芽发育过程中 D33 与可育株变化趋势相同。故考虑 GA₃ 的含量过高或过低都会影响花粉的正常发育,导致绒毡层提前降解。IAA 作为促进植物维管束正常发育的重要激素之一,花药中 IAA 的严重亏损会阻碍营养物质的运输,阻碍花粉正常发育,导致植物雄性不育。在不同的研究中结果也不尽相同,本研究结果表明,D33 的 IAA 含量后期呈现下降趋势,IAA 含量降低,与夏涛^[23]、游年顺^[24]关于 CMS 玉米、水稻等研究结果相似。在植物生命周期中,单个的激素很难调控基因的表达,植物的代谢、生长是多种激素共同调控的结果。V. K. Sawhney^[25]等认为,在雄蕊发育过程中,环境条件对各激素间的平衡关系有很大影响,激素间的含量失衡,会导致不育的产生。李英贤^[10]等认为,激素平衡对雄性正常生长有重要的调控作用,所以激素间的平衡关系和作物的育性有着密切的关系。本研究中不育系白榆 D33 的 GA₃/IAA 和 GA₃/ZT 值的动态变化较大。因此,考虑不平衡的激素水平可能对花芽正常发育具有一定影响,激素含量的高低对雄性不育的影响还需要利用外源补充激素的方法进行深入研究。

参考文献:

[1] 蔺鑫,李想,王安宁,等. 冀东滨海盐碱地造林密度对白榆生长和土壤理化性质的影响[J]. 西北林学院学报,2018,33(5):66-74.
LIN X,LI X,WANG A N,*et al.* Effects of planting densities on the growth and soil physico-chemical properties of *Ulmus pumilain* seashore saline-alkali land of Jidong[J]. Journal of Northwest Forestry University,2018,33(5):66-74. (in Chinese)

[2] 李一为,周心澄,张启生,等. 11 个造林树种在京北荒滩应用固体水效果比较研究[J]. 西北林学院学报,2007,22(2):91-93.
LI Y W,ZHOU X C,ZHANG Q S,*et al.* Comparison of eleven afforestation tree species using solid water on wasteland in the North of Beijing[J]. Journal of Northwest Forestry University,2007,22(2):91-93. (in Chinese)

[3] 桂明珠,李景富,李鹏. 番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 雄性不育系花器形态解剖的初步研究[J]. 东北农学院学报,1982(2):46-52.
GUI M Z,LI J F,LI P. A preliminary investigation on morphological and anatomical characters of sterile flowers in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. Journal of Northeast Ag-

ricultural University,1982(2):46-52. (in Chinese)

[4] 朱丽梅. 红麻细胞质雄性不育系小孢子败育的形态解剖观察 [D]. 南宁:广西大学,2007.

[5] ZHANG Y,CHENG Z,MA J,*et al.* Characteristics of a novel male-female sterile watermelon (*Citrullus lanatus*) mutant [J]. Scientia Horticulturae,2012,140(6):107-114.

[6] SONG X Y,QIAN H H,ZHANG L L. Cytogenetic analysis of cytoplasmic male sterility in wheat line KTP116A and molecular mapping of two thermo-sensitive restoration genes[J]. Euphytica,2014,196(1):129-136.

[7] 叶要妹,陈天天,胡秋实,等. 百日草雄性不育系的获得及其细胞学观察[J]. 中国农业科学,2008,41(5):1436-1443.

[8] 李英贤,张爱民. 植物雄性不育激素调控的研究进展[J]. 中国农学通报,1995,11(3):25-28.

[9] 刘丽华,李保国,顾玉红,等. 雄性不育板栗雄花序败育过程中的形态学特征及内源激素含量的变化[J]. 中国园艺文摘,2009,25(4):21-28.

[10] 李英贤,张爱民. 小麦雄性不育与叶片中内源激素含量的关系 [J]. 农业生物学报,1998,6(2):185-189.
LI Y X,ZHANG A M. The relationship between wheat male sterility and the content of endogenous hormones in leaves[J]. Journal of Agricultural Bio technology,1998,6(2):185-189. (in Chinese)

[11] 王华忠,吴则东,韩英,等. 甜菜细胞质雄性不育与内源激素含量的关系[J]. 中国农业科学,2008,41(4):1134-1141.

[12] 孙希禄,许小勇,张鲁刚. 萝卜雄性不育系花蕾发育过程中内源激素分析[J]. 北方园艺,2011(19):11-15.

[13] 彭妙,朱列书,陈建国,等. 烟草草质雄性不育系与其保持系内源激素的平衡关系[J]. 烟草科学,2016,49(9):15-21.

[14] 张雪,刘志民,陈华君,等. 桃果实缝合线软化过程中内源激素的变化[J]. 果树学报,2008,25(2):172-177.

[15] 梅德勇,董振生. 三种甘蓝型油菜 CMS 花药发育研究[J]. 中国油料作物学报,2009,31(2):243-248.
MEI D Y,DONG Z S. Anther development of three CMS male sterility lines in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2009,31(2):243-248. (in Chinese)

[16] 王正杰,王显军,傅廷栋,等. 芥菜型油菜细胞质雄性不育系 6-102A 的细胞学观察[J]. 中国油料作物学报,2006,28(3):268-271.
FANG Z J,WANG X J,FU T D,*et al.* Cytology study on the cytoplasmic male sterile line 6-102A in *B. juncea* [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2006,28(3):268-271. (in Chinese)

[17] 胡永敏,董军刚,孟倩,等. 5 种甘蓝型油菜细胞质雄性不育系的细胞学观察[J]. 西北农业学报,2012,21(7):95-99,106.
HU Y M,DONG J G,MENG Q,*et al.* Cytological observation on anther development of five CMS lines in *Brassica napus* [J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica,2012,21(7):95-99,106. (in Chinese)

[18] 郭伟,苗红梅,张体德,等. 芝麻核雄性不育系 ms86-1 微粉发生的细胞学观察[J]. 植物学报,2014,49(1):87-97.
GUO W,MIAO H M,ZHANG T D,*et al.* Cytological observation of partial sterility of nucleic male sterile line ms86-1 in sesame (*Sesamum indicum*) [J]. Chinese Bulletin of Botany,2014,49(1):87-97. (in Chinese)

关系[J]. 河北农业大学学报,1964,3(1):1-15.

[5] 张怀龙,马峰秀. 枣果实发育动态规律与优化栽培的相关性[J]. 林业科技通讯,1997(3):22-23.

[6] 费光雪. 骏枣果实糖分积累及相关代谢酶活性变化的研究[J]. 新疆农垦科技,2018,41(4):36-39.

[7] 林思思,蒲小秋,费光雪,等. 冬枣和骏枣果实发育过程中糖组分及代谢酶活性变化的研究[J]. 黑龙江农业科学,2018(7):8-11.

[8] SHI Q Q,ZHANG Z,SU J J,*et al.* Comparative analysis of pigments,phenolics,and antioxidant activity of Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) during fruit development[J]. Molecules,2018,23(8):1917.

[9] 张琼,周广芳,沈广宁,等. 冬枣果皮着色过程中类黄酮类物质成分及含量的变化[J]. 园艺学报,2010,37(2):193-198. ZHANG Q,ZHOU G F,SHEN G N,*et al.* The flavonoids in the fruit peel of *Ziziphus jujuba* Mill. ‘Dongzao’ during coloring process [J]. Acta Horticulturae Sinica,2010,37(2):193-198. (in Chinese)

[10] 张春梅. 枣糖酸代谢及其驯化的分子机制研究[D]. 杨陵:西北农林科技大学,2016.

[11] 魏琦琦. 基于转录组测序的枣成花和果实品质重要基因的研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2017.

[12] 解振强,韩柏明,巫建华. 葡萄着色期果皮蛋白质组分析[J]. 园艺学报,2018,45(11):1-22. XIE Z Q,HAN B M,WU J H. Proteome analysis of during grape coloring period[J]. Acta Horticulturae Sinica,2018,45(11):1-22. (in Chinese)

[13] 董飞,王传增,孙秀东,等. 基于蛋白质组学研究红光对番茄果实糖代谢的影响[J]. 园艺学报,2018,45(10):78-88. DONG F,WANG C Z,SUN X D,*et al.* Studies on the sugar metabolism mechanism of tomato fruit under red light revealed by proteomic analysis[J]. Acta Horticulturae Sinica,2018,45(10):78-88. (in Chinese)

[14] 周凯凯,张胜,赵忠. 不同树龄银杏叶片差异蛋白组学研究[J]. 西北林学院学报,2018,33(1):105-112. ZHOU K K,ZHANG S,ZHAO Z. Proteomic analysis on ginkgo leaves with different ages[J]. Journal of Northwest Forestry University,2018,33(1):105-112. (in Chinese)

[15] PAN X Q,ZHU B Z,ZHU H L,*et al.* iTRAQ protein profile analysis of tomato green-ripe mutant reveals new aspects critical for fruit ripening [J]. Journal of Proteome Research,2014,13(4):1979-1993.

[16] 孙倩倩. 外源褪黑素对番茄果实采后成熟的影响[D]. 北京: 中国农业大学,2016.

[17] CHEN R H,CHEN G L,HUANG J. Shot-gun proteome and transcriptome mapping of the jujube floral organ and identification of a pollen-specific S-locus F-box gene[J]. Peerj,2017,5:e3588.

[18] HUANG J,ZHANG C,ZHAO X,*et al.* The jujube genome provides insights into genome evolution and the domestication of sweetness/acidity taste in fruit trees[J]. PLOS Genetics,2016,12(12):e1006433.

[19] STEFAN G,JUAN M G,TEROL J,*et al.* High-throughput functional annotation and data mining with the Blast2GO suite[J]. Nucleic Acids Research,2008,36(10):3420-3435.

[20] 曹尚银,沈程清,曹达,等. 盐胁迫下枣叶片蛋白质组差异的分析[J]. 果树学报,2013,30(1):43-47,185.

[21] 金大伟,杨军,李锋,等. 烟草非特异性脂质转移蛋白基因的克隆与表达分析[J]. 烟草科技,2015,48(1):12-20.

[22] 桑利丹. 甘油醛三磷酸脱氢酶参与蜡样芽孢杆菌 0-9 生物膜形成[D]. 开封:河南大学,2018.

[23] 卜娇迪,陈莹莹,刘孟军,等. 枣甘油醛-3-磷酸脱氢酶基因的克隆及表达分析[J]. 北方园艺,2015(13):102-106. BU J D,CHEN Y Y,LIU M J,*et al.* Cloning and expression analysis of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase from *Ziziphus jujuba* [J]. Northern Horticulture,2015(13):102-106. (in Chinese)

(上接第 81 页)

[19] 汪炳良,陈竹君,张明方,等. 榨菜胞质雄性不育系内源激素代谢特点的初步研究[J]. 园艺学进展,1998(Ⅱ):576-580.

[20] 隗微,韩宝,刘阳,等. 板栗‘短花云丰’雄花序发育期内内源激素变化[J]. 北京农学院学报,2017,32(4):42-45.

[21] 巴青松,张改生,李桂平,等. 赤霉素与小麦生理型雄性不育的关系[J]. 麦类作物学报,2017,37(3):344-348. BA Q S,ZHANG G S,LI G P,*et al.* Relationship between gibberellin and chemical-induced male sterility in wheat[J]. Journal of Triticeae Crops,2017,37(3):344-348. (in Chinese)

[22] 田长恩,张明永,段俊,等. 油菜细胞质雄性不育系及其保持系不同发育阶段内源激素动态变化初探[J]. 中国农业科学,1998,31(1):20-25.

[23] 夏涛,刘纪麟. 生长素和玉米素与玉米细胞质雄性不育性关系的研究[J]. 作物学报,1994,20(1):26-32. XIA T,LIU J L. Study on the relationship between auxin, zeatin and cytoplasmic male sterility in maize(*Zea mays* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica,1994,20(1):26-32. (in Chinese)

[24] 游年顺,雷捷成,黄利兴,等. 水稻同核异质体雄性不育系内源激素 IAA、GA₁₊₃₊₄₊₇ 比较分析[J]. 福建省农科院学报,1997,12(1):7-11. YOU N S,LEI J C,HUANG L X,*et al.* Comparing analysis of endogenous IAA、GA₁₊₃₊₄₊₇ in rice male-sterile line with all-oplasm-homokaryon[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences,1997,12(1):7-11. (in Chinese)

[25] SAWHNEY V K,SHUKLA A. Male sterility in flowering plants:are plant growth substances involved [J]. American Journal of Botany,1994,81(12):1640-1647.