



刘巧,彭家清,程均欢,等.植物生长调节剂在葡萄生产中的应用研究进展[J].黑龙江农业科学,2019(8):169-174.

植物生长调节剂在葡萄生产中的应用研究进展

刘巧,彭家清,程均欢,肖涛,朱先波,夏宏义

(十堰市经济作物研究所,湖北 十堰 442714)

摘要:本文介绍了赤霉素、脱落酸、乙烯利、单氰胺、氯吡苯脲等5类植物生长调节剂的理化性质和作用机理,总结了植物生长调节剂在葡萄生产中的应用现状、研究进展及存在的主要问题,并提出科学合理的使用建议。

关键词:葡萄;植物生长调节剂;作用机理;生产应用

植物生长调节剂是从生物中提取的天然植物激素和仿天然人工合成的化合物的总称,能通过调控植物开花、休眠、生长、萌发等过程中植物内源激素表达水平^[1],促使作物生长发育进程向预期目标或方向发展,起到“提质增效”的作用。植物生长调节剂在葡萄生产中应用较为广泛,如促根、控旺、保花保果、无核化、着色、调控成熟期、打破或延长休眠、提高抗逆性等^[2],对推动葡萄产业健康、高效和可持续发展起到重要的作用。目前,在葡萄生产中应用较多的主要为赤霉素(GAs)、脱落酸(ABA)、乙烯利(ETH)、单氰胺(HC)和氯吡苯脲(CPPU)等5类,本文着重对其作用机理、在葡萄生产中的应用现状及存在的问题进行概述,并提出科学合理的使用建议。

1 五类主要植物生长调节剂的作用机理

1.1 赤霉素

赤霉素(Gibberellins, GAs)参与调控植物生长发育的各个阶段,如种子的萌发、幼苗的生长、茎和根的生长、开花和果实的生长发育等过程^[3]。GAs目前已检测到130多种,但只有GA₁、GA₃、GA₄和GA₇在植物体内具有生物活性^[4]。GA₃又叫赤霉酸,是生物活性最强的一种赤霉素,也是广泛应用的植物生长调节剂之一^[5]。Lijuan等^[6]通过转录组测序技术,首次提供了外源GA₃诱导浆果增大的序列转录图谱。Achari等^[7]研究发现,DELLA蛋白可以响应逆境或激素信号,是GA信号传导途径的核心作用元件^[8]。葡萄基因组中含有3个DELLA蛋白基因家族成员,分别为

VvGAI1(VIT_201s0011g05260)、VvRGA(VIT_214s0006g00640)及VvSLR1(VIT_211s0016g04630),GA₃通过负调控这3个成员参与葡萄果皮、果肉和种子区的发育,且3个成员均可通过应答GA₃信号调控葡萄无核果实的发育^[9]。最新研究发现,miR061(VvmiR061)是赤霉素响应的miRNA。Mengqi Wang^[10]克隆了VvmiR061的两个靶基因REV(VvREV)和HOX32(VvHOX32),通过实时荧光定量PCR检测葡萄花和果实发育过程中VvmiR061及其靶基因在GA₃处理下的表达谱,结果表明GA₃处理上调VvREV和VvHOX32的转录,下调VvmiR061的表达。随后,Anuradha U等^[11]分别采集汤姆森无核葡萄在用GA₃处理后6和24 h的花序轴;在完全开花后6、24和48 h以及3~4 mm浆果阶段采集花序和浆果样本进行RNA转录组测序,结果表明有733个基因在GA₃处理的样品中有差异表达,通过功能分类和聚类分析表明,GA₃涉及蔗糖和己糖代谢、激素和次生代谢、非生物和生物刺激等多个过程。

1.2 脱落酸

脱落酸(Abscisic acid, ABA)参与果实发育和成熟过程中多方面的生理调控,包括果实的大小、着色、糖分积累、酸性下降及果实的软化等^[12],是触发葡萄成熟过程开始的主要信号,并调节葡萄果皮的次生代谢^[13]。Nicolas等^[14]研究表明,ABA诱导葡萄转录因子VvABF2的表达,显著增加了二苯乙烯类化合物(白藜芦醇和苦参碱)的积累,促使果实软化。Ferrara G等^[15]研究发现,ABA浓度在葡萄果实始熟时增加,参与调节花青素积累。张培安等^[16]研究表明,ABA对果实成熟起到调控作用,主要表现为对葡萄果实花色苷、可溶性固形物和香气成份的形成和积累具有一定程度的促进作用,并降低可滴定酸的含量;再者,施加外源ABA,可促进果实内源ABA

收稿日期:2019-03-14

基金项目:中国农业科学院科技创新工程协同创新任务(CAAS-XTX2016015)。

第一作者简介:刘巧(1988-),女,硕士,助理农艺师,从事果树栽培生理研究与示范推广。E-mail:330166912@qq.com。

通讯作者:彭家清(1979-),男,学士,高级农艺师,从事果树与茶叶及中药材等研究与推广工作。E-mail:sypjq@126.com。

含量增加和 *VvOPR3*、*VvACO1* 和 *VvSUT11* 的表达。

1.3 乙烯类

乙烯(Ethylene)作为一种气态的植物内源激素,广泛调节植物的生长发育、防御反应及次生代谢产物的合成^[17],调控种子萌发、幼苗生长,叶片与花脱落、果实成熟、单性花的性别决定等过程^[18]。乙烯的生物合成途径也十分简单,S-腺苷甲硫氨酸在 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶(ACS)的催化下转变为 ACC。随后 ACC 在 ACC 氧化酶(ACO)的催化下生成乙烯,ACC 是乙烯合成的直接前体。ACC 被 ACO 氧化,生成乙烯、CO₂ 和氰化物^[19]。乙烯对植物次生代谢产物合成的双重调控机制已经有了深入的研究^[20],乙烯合成后的信号转导途径受到多种因子的调控^[21],如转录因子、其他激素、信号分子、miRNA 和金属离子等,还包括泛素蛋白酶体系统(UPS)调控相应蛋白的降解作用^[22]。由于乙烯是一种气体,在应用上有很大的局限性,乙烯利则成为一种很好的替代品。乙烯利处理可以促进果实花色苷的合成已经在葡萄研究中得到证实^[23]。于森等^[24]研究表明,在京优葡萄果实成熟过程中,乙烯利处理能够增强花色苷合成相关基因的转录,使其转录时期前移和转录水平提高,其中对花色苷合成过程相关的结构基因 *GST*、*UFGT* 和转录因子 *MybA1* 转录的促进作用最明显。慕茜^[25]利用生物信息学工具,已经验证了葡萄 23 个乙烯生物合成和信息转导途径相关基因。

1.4 单氰胺

单氰胺(Hydrogen cyanamide,HC)又名氢氰胺,在农业上主要用作破眠剂,促进果树提早萌芽,果实提前成熟、上市^[26]。用 HC 打破葡萄花蕾休眠,效果显著^[27]。Or E 等^[28]研究表明,HC 通过抑制葡萄花蕾过氧化氢酶基因的表达促使过氧化氢酶含量水平和活性下降,并诱导丙酮酸脱羧酶(PDC)和酒精脱氢酶(ADH)的合成。Keilin T 等^[29]研究表明,HC 通过上调氧化应激相关基因的表达水平,如硫氧还蛋白 h (Trxh)、谷胱甘肽 s-转移酶(GST)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)和缺氧相关基因,促使植物进入短暂的氧化胁迫状态,再通过系列信号转导,调控相关基因表达,促使葡萄打破休眠。Francisco 等^[30]研究发现,HC 和叠氮钠(Na₃N₃)能抑制葡萄芽线粒体对氧气的吸收,诱导抗氧化酶谷胱甘肽还原酶和葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(G6PD)转录表达,分别上调抗坏血酸-谷胱

甘肽循环(AGC)和戊糖磷酸途径;AGC 激活后,还原性谷胱甘肽与氧化性谷胱甘肽(GSH/GSSG)的比值升高,促使休眠的关键酶释放,由于缺氧的结果,糖酵解和乙醇发酵的增加可能打破休眠。

1.5 氯吡苯脲

氯吡苯脲(Forchlorfenuron, CPPU)又名是氯吡脲,一种苯基脲类合成细胞分裂素,主要作用是促进细胞分裂和组织分化,在促进果实膨大发育方面效果显著^[31]。最新研究获得了用 CPPU 处理葡萄果实的序列转录图谱,Wang 等^[32]通过 RNA 测序鉴定 CPPU 诱导的差异表达基因(DEGs),特别是与挥发性生物合成相关的基因,研究表明 *CPPU0-vs-CPPU5*、*CPPU0-vs-CPPU10*、*CPPU5-vs-CPPU10* 处理共检测出 494、1 237、1 085 个 DEGs,这些差异基因涉及细胞组分、分子功能及生物学过程,大量基因富集于脂肪酸降解和生物合成、苯丙烷代谢和生物合成、类胡萝卜素生物合成以及植物激素信号转导通路。用 qRT-PCR 方法对筛选的 12 个差异基因进行验证,结果与测序结果吻合。此外还发现类胡萝卜素裂解二氧合酶(CCDs)、脂氧合酶(LOX)、二磷酸还原酶(GGDP)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)基因和一些激素相关基因密切相关。冯娇等^[33]研究表明,CPPU 显著抑制苯丙烷及类黄酮合成相关基因表达,降低葡萄果锈生成路径中相关酶活性,抑制果锈生成。

2 植物生长调节剂在葡萄生产中的应用

2.1 打破休眠

自然休眠是落叶果树生长发育过程中不可或缺的阶段,对自然休眠进程的调控是果树设施栽培研究的主要方向。在葡萄设施栽培和南方暖冬地区种植葡萄,若扣棚时间不当或冬季温度高,不能满足品种的需冷量,就好引起发芽率低、发芽不整齐、花期不一致和开花少等现象,影响果实品质和产量,因此打破休眠、提早萌芽是葡萄促成栽培,提早成熟的关键措施之一。大量研究表明,石灰氮、单氰氨、噻苯隆、赤霉素等氰氨类、硝酸盐类及植物生长调节剂等化学物质有代替部分低温的作用,对打破葡萄休眠和促进成熟均有一定的效果^[34-35]。田莉莉等^[36]研究表明,在大棚中应用单氰氨打破休眠效果显著,可提早萌芽、开花、成熟 10~14 d。李鹏飞等^[37]研究表明 2% 单氰氨能够打破霞多丽葡萄休眠,提早萌芽。孟凡丽^[38]研究表明用 25 倍 52% 单氰氨溶液处理植株,能够有效打破辽峰葡萄休眠,提供萌芽率和花芽率。

任俊鹏等^[39]用 1%~2% 单氰胺溶液在阳光玫瑰萌芽前 30 d 左右进行处理,可使萌芽率达 96% 以上,在该浓度范围内喷施 1 次即可达最佳效果。韩真等^[40]研究表明用 1% 单氰胺、4 倍破眠 1 号处理可以使藤稔葡萄萌芽提前 10 d,提高萌芽率,可溶性固形物含量明显提高,可滴定酸含量降低,提高固酸比。

2.2 抑制枝梢生长、增产

叶片是葡萄进行光合作用,制造养分的主要器官,影响葡萄果实质量及树体营养的积累,与花芽分化质量息息相关。Bhat 等^[41]研究了 CPPU、油菜素甾醇(Brassinosteroid)、GA₃对无核葡萄叶片数、叶面积和叶片干物质等营养特性的影响。结果表明较高的 CPPU(3 mg·L⁻¹)和 BR 可获得最大叶面积(129.70 cm²)和干物质含量(26.51%)。油菜素甾醇类和 CPPU 均能增加果实的叶数、叶面积和干物质,从而间接影响果实的产量和品质。Quiroga 等^[42]在赤霞珠葡萄上喷布 250 mg·L⁻¹ ABA 后发现,植株节间缩短,叶面积减少,ABA 抑制了葡萄新梢生长,但是结实率和产量却显著增加。王海波等^[43]通过喷施外源 6-BA 和氨基酸硒,明显提高了玉米素核苷(ZR)和 GA₃ 含量和 ZR/ABA、GA₃/ABA、(ZR+GA₃)/ABA 比值,显著降低了 ABA 含量,提高了葡萄叶片的叶绿素含量和净光合速率,延长了叶片功能期。

2.3 提高植株抗逆性

葡萄在生长过程中受温度影响较大,尤其是冬季低温,有些品种易遭受冷害,导致植株生长受阻及果实的产量和品质受到严重影响。姜寒玉^[44]在不同浓度 ABA 和 Ca²⁺ 处理,5℃ 低温及 5℃ 低温后 25℃ 恢复(5℃ 和 5℃/25℃)两种条件下碳水化合物积累及蔗糖代谢关键酶活性的变化,结果表明两种处理条件下,随着外源 ABA 和 Ca²⁺ 浓度的逐渐升高,植株内蔗糖,果糖,葡萄糖和淀粉含量不断增加,并且在 5 mg·L⁻¹ ABA 或 15 mmol·L⁻¹ CaCl₂ 浓度处理下植株内碳水化合物含量积累至最高,说明适宜浓度的 ABA 及 Ca²⁺ 处理可增强蔗糖代谢酶活性,促进蔗糖转化,提高碳水化合物含量,从而增强幼苗的抗寒能力。

2.4 无核化、保果和膨果

无核葡萄深受消费者喜爱。植物调节剂在有核葡萄无核化和无核葡萄膨大的应用上发挥着至关重要的作用。张瑛等^[45]用 4 种不同浓度、配比的植物生长调节剂 GA₃、CPPU、ABA 和激动素(KT-30)对玫瑰香葡萄进行无核化处理,结果表明生产上宜在玫瑰香葡萄开花前 2 d 用 20 mg·L⁻¹

GA₃ 处理花穗,15 d 后再用 10 mg·L⁻¹ GA₃ + 2 mg·L⁻¹ KT-30 + 10 mg·L⁻¹ ABA 处理一次,能获得与常规有核栽培大小及品质基本一致的无核化果实。任俊鹏等^[46]于盛花期用 50 mg·L⁻¹ GA₃、花后 14 d 用 50 mg·L⁻¹ GA₃ + 3 mg·L⁻¹ GA₃ 噻苯隆(TDZ)处理夏黑葡萄时效果最好,果实品质显著提高。GA₃ 与 CPPU 配合使用可有效增加葡萄的单果质量和果粒纵横径,提高果形指数,但效果与处理浓度和处理时间密切相关^[47]。何伟^[48]研究表明盛花末期,采用 20 mg·L⁻¹ GA₃ + 花后 7 d 采用 50 mg·L⁻¹ GA₃ 对夏黑葡萄果穗进行浸蘸,能够显著增加果实单粒重、果粒纵横径及穗重,其可溶性固形物、可溶性糖及糖酸比等内在品质也得到提升。赵佳等^[49]分别于不同时期用不同浓度 GA₃ 对着色香葡萄进行处理,结果表明在盛花前 7~10 d 和盛花后 10~15 d 使用 75 mg·L⁻¹ GA₃ 处理着色香的效果最佳,果实的无核化效果理想,葡萄的单粒重为最大,显著提高了着色香葡萄果实的商品价值。有核葡萄无核化处理,同时也具有保果和膨果作用;在一定浓度范围内,部分须保果的有核葡萄品种进行保果处理时,也可起到无核化和膨果作用。在葡萄生产栽培中,葡萄无核化、保果和膨果处理还须结合花穗整形进行,且有核结实、有核无核化和无核品种的葡萄花穗整形技术各有差异。

2.5 改善葡萄品质

研究发现,在日本葡萄品种阳光玫瑰花后两周用 25 mg·L⁻¹ GA₃ + 10 mg·L⁻¹ CPPU 浸蘸果穗能够有效防止果实变褐,提高果品质量^[50]。Bhat 等^[51]用 CPPU 和油菜素内酯在汤姆森无核葡萄坐果后 7 和 15 d 单独或者组合进行浸蘸,结果表明这两种激素进行组合浸蘸效果较好,能显著提高座果率、穗重和单果重,并且提高果实的可溶性固形物含量,降低有机酸含量。在着色期用乙烯利处理葡萄可以提高果实着色效果^[52]。高长达等^[53]研究表明,用 250 mg·L⁻¹ 的乙烯利处理巨峰葡萄,能促进巨峰葡萄物候期提前,提高葡萄果实的总糖含量,降低有机酸含量,增大糖酸比,提高维生素 C 含量。林玲等^[54]用 150 mg·L⁻¹、200 mg·L⁻¹ 的水杨酸和 300 mg·L⁻¹ 乙烯利在葡萄浆果期处理后,其果实的总糖含量达到 180~190 g·L⁻¹,且糖酸比(S/A)在 40 左右,说明 150 mg·L⁻¹、200 mg·L⁻¹ 的水杨酸和 300 mg·L⁻¹ 乙烯利处理能明显促进果实中糖分的积累,有利于提高桂葡 3 号果实的品质。张燕等^[55]在梅鹿辄葡萄浆果生长期喷施不同质量浓度的水杨酸和乙烯利,结

果表明,喷施 $600 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 乙烯利能显著提高果实的总糖、总酚、总花色素含量,提高果品质量。

2.6 延长贮藏期

葡萄果实含水量高,采收后易受到病原菌等的侵染,不易贮藏。王有霞等^[56]研究表明, $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ GA_3 花前 10 d 处理 1 次或花前 10 d 和花后 10 d 各处理 1 次来提高葡萄的单果粒质量,保持果实较低的褐变率和腐烂率延长货架期。Marzouk 等^[57]在汤普森无核葡萄的浆果的坐果期和转色期喷施腐胺(Put)、 GA_3 、抗坏血酸(AA)、ETH、水杨酸(SA)、CPPU 和氯化钙(CaCl_2),结果表明喷施各种化学药剂,特别是 GA_3 、SA、CPPU、 CaCl_2 ,均能提高果实品质和产量。 GA_3 增加了果实重量,改善了果形。喷施 GA_3 、CPPU、SA 和 CaCl_2 喷雾剂均能显著提高果实硬度。除 ETH 外,所有喷洒的化合物均增加果粒果柄的粘着力,不容易脱离。在果品的贮藏期通过喷施、 GA_3 、SA、CPPU、 CaCl_2 等提高果实硬度,维持果品在采收后 7 d 内保持良好的商品性,从而提高果实货架期。

3 植物生长调节剂在应用中存在的问题

作为发展现代高效农业的一项重要措施,植物生长调节剂在葡萄生产上的应用,受到地区气候、品种、树体情况、栽培模式、肥水管理等多方面影响,在不同地区不同品种的应用技术还不成熟。目前,在葡萄生产中,主要存在以下问题。

3.1 药剂选择不当

植物调节剂种类多,结构和商品名繁杂,其理化性质、作用机理及用途各不相同。目前,新型职业农民培育工程尚处于起步阶段,职业农民文化知识结构和专业技能综合水平均较低,无法正确的认知和选择适当的植物调节剂。加之,不同厂家生产的植物调节剂有效活性成份和质量水平参差不齐,加大了种植户选择的难度和风险。植物调节剂的效果受气候、温度、立地条件、水肥管理及综合管理水平影响,无法形成固定的方案和成熟的模式,致使经营植物调节剂的经销商数量有限,也一定程度上加大了种植户选择的难度。

3.2 施用时期不当

葡萄植株不同生长进程中,不同时期对植物调节剂敏感程度不同。以葡萄无核化、保果和膨大为例, GA_3 处理效果与处理时间密切相关,自花前 14 d 至花后 14 d,随着时间的推延,无核化和保果作用效果递减,膨果作用效果显著递增。不同的品种、栽培方式和管理水平的葡萄施用时期均存在一定的差异。

3.3 施用浓度不当

植物生长调节剂属于激素类物质,使用浓度要求比较严格,浓度过小,达不到预期效果,随意加大浓度,增加使用次数,容易造成药害。曹雄军等^[58]研究表明,一定范围浓度的乙烯、脱落酸和茉莉酸可以提高巨玫瑰葡萄果实的可溶性固形物含量,而超过浓度范围的处理降低了可溶性固形物含量。郭西智等^[59]研究发现,乙烯利微量时具有良好的生理调节功能,个别地区果农擅自扩大使用范围、浓度和次数,造成果品质量下降,植株落叶、早衰、裂果、脱落等不良反应。植物调节剂施用浓度与温度、品种、树势和施用方法等密切相关,须因地制宜。

3.4 施用方法不当

植物生长调节剂的使用方法也是至关重要的。大部分生长调节剂在高温、强光下易挥发、分解,在生产中要灵活掌握适时调整。在用 GA_3 、CPPU 等处理葡萄花序、果穗时,要根据花朵的发育程度,进行分批分时段处理,每处理后进行标记,避免重复处理;选择浸蘸的处理方式,避免喷施不到位、不均匀产生的大小粒和畸形果出现。

3.5 果品药剂残留问题

随着对植物调节剂理化性质和作用机理研究的深入,植物调节剂在葡萄生产中应用愈发广泛,其生产量和施用量逐年增加。目前我国在水果上登记的植物调节剂有 21 种^[60],在葡萄上登记的植物生长调节剂单剂和复配制剂主要是赤霉素、氯吡脒、噻苯隆、单氰胺、丙酰芸苔素内酯、S-诱抗素和赤霉酸·氯吡脒。每种登记的调节剂,都有配套的安全使用技术,施药时期、剂量、方法、使用范围、安全间隔期和主义事项等,都明确的标注于产品标签上,按照说明规范使用,确保果品农药残留量不超过国家相关规定。

4 展望

植物调节剂在葡萄生产中发挥着重大的作用,占有举足轻重的地位。植物调节剂科学合理使用对葡萄产业健康可持续发展和食品安全方面有着双重意义。笔者认为,可以通过以下 5 项措施进一步提高植物调节剂科学合理使用水平:一是通过立法提高植物生长调节剂生产、经营和销售的准入门槛和监管力度;二是通过新型职业农民培育工程逐步提高种植户和经销商的知识结构和水准,充分了解植物调节剂的理化特性及作用机理,为正确把握其施用时期、浓度、使用次数和方法等技术奠定基础;三是植物调节剂的施用须结合科学的水肥管理、整形修剪和病虫害防控等

栽培管理制度进行。四是大面积使用前,须先进行预试验,验证其安全性和效果;五是校企合作,产研融合。将基层农业技术人员的试验示范工作与葡萄生产基地有机结合起来,最大程度上发挥植物调节剂在葡萄生产上的“提质增效”的作用。

参考文献:

- [1] 王熹. 试论我国作物化控研究的发展[J]. 作物杂志, 1993(2): 1-4.
- [2] 吴丰霞. 生长调节剂在葡萄生产上的应用[J]. 园艺特产, 2018(12): 77-83.
- [3] Fuentes S, Liung K, Sorefan K, et al. Fruit growth in Arabidopsis occurs via DELLA-dependent and DELLA-independent gibberellin responses[J]. Plant Cell, 2012, 24(10): 3982-3996.
- [4] Yamaguchi S. Gibberellin Metabolism and its Regulation[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2008, 59(4): 225-251.
- [5] 王有霞, 陵军成. 栽培中赤霉素处理对葡萄品质和耐藏力的影响[J]. 保鲜与加工, 2018, 18(3): 38-42.
- [6] Lijuan C H, Yanmei L, Shangwu C H, et al. RNA sequencing reveals high resolution expression change of major plant hormone pathway genes after young seedless grape berries treated with gibberellin[J]. Plant Science, 2014, 229: 215-224.
- [7] Achard P, Cheng H, Grauwe L, et al. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals[J]. Science, 2006, 311(5757): 91-94.
- [8] Zhao B, Li H T, Li J J, et al. Brassica napus DS-3, encoding a DELLA protein, negatively regulates stem elongation through gibberellin signaling pathway[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(4): 727-741.
- [9] 张文颖, 王晨, 朱旭东, 等. 葡萄全基因组 DELLA 蛋白基因家族鉴定及其应答外源赤霉素调控葡萄果实发育的特征[J]. 中国农业科学, 2018, 51(16): 3130-3146.
- [10] Mengqi W, Xin S, Chen W, et al. Characterization of miR061 and its target genes in grapevine responding to exogenous gibberellic acid[J]. Functional & Integrative Genomics, 2017, 17(5): 537-549.
- [11] Anuradha U, Smita M, Satisha J, et al. GA3 application in grapes (*Vitis vinifera* L.) modulates different sets of genes at cluster emergence, full bloom, and berry stage as revealed by RNA sequence-based transcriptome analysis[J]. Functional & Integrative Genomics, 2018, 8(4): 439-455.
- [12] 祝军, 柴璐, 侯柄竹, 等. 果实中脱落酸的研究进展与展望[J]. 园艺学报, 2015, 42(9): 1664-1672.
- [13] Villalobos-González L, Peñá-Neira A, Ibáñez F, et al. Long-term effects of abscisic acid (ABA) on the grape berry phenylpropanoid pathway: Gene expression and metabolite content[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2016, 105: 213-223.
- [14] Nicolas P, Lecourieux D, Kappel C, et al. The basic leucine zipper transcription factor abscisic acid response element-binding factor2 is an important transcriptional regulator of abscisic acid-dependent grape berry ripening processes[J]. Plant Physiology, 2014, 164(1): 365-383.
- [15] Ferrara G, Mazzeo A, Matarrese A M S, et al. Application of abscisic acid(S-ABA) and sucrose to improve colour, anthocyanin content and antioxidant activity of cv. Crimson-Seedless grape berries[J]. Australian Journal of Grape & Wine Research, 2015, 21(1): 18-29.
- [16] 张培安, 王壮伟, 蔡斌华, 等. ABA 对‘巨峰’葡萄采后成熟关键基因表达的影响[J]. 园艺学报, 2018, 45(6): 1067-1080.
- [17] Jeong C S, Chakrabarty D, Hahn E J, et al. Effects of oxygen, carbon dioxide and ethylene on growth and bioactive compound production in bioreactor culture of ginseng adventitious roots[J]. Biochemical Engineering Journal, 2006, 27(3): 252-263.
- [18] Bleecker A B, Kende H. Ethylene a gaseous signal molecule in plants[J]. Annual Review of Cell & Developmental Biology, 2000, 16: 1-18.
- [19] Wang K L, Li H, Ecker J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks[J]. Plant Cell, 2002, 14(S): 131-151.
- [20] 方荣俊, 赵华, 廖永辉, 等. 乙烯对植物次生代谢产物合成的双重调控效应[J]. 植物学报, 2014, 49(5): 626-639.
- [21] Jeong S W, Das P K, Jeoung S C, et al. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 2010, 154: 1514-1531.
- [22] 牟望舒, 应铁进. 植物乙烯信号转导研究进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(9): 1895-1912.
- [23] Christian C, Ashraf E K, Roustan J P, et al. Ethylene seems required for the berry development and ripening in grape, a non-climacteric fruit[J]. Plant Science, 2004, 167: 1301-1305.
- [24] 于森, 赵权, 王军. 乙烯利处理对葡萄花色苷合成相关基因表达的影响[J]. 植物研究, 2012, 32(2): 183-190.
- [25] 慕茜. 五种水果作物果实成熟过程中乙烯合成及应答途径相关基因的功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [26] 高春英, 张昂, 房玉林, 等. 单酰胺对葡萄休眠过程中冬芽水分和碳水化合物化合物的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(6): 1200-1206.
- [27] Ophir R, Pang X, Halaly T, et al. Gene-expression profiling of grape bud response to two alternative dormancy-release stimuli expose possible links between impaired mitochondrial activity, hypoxia, ethylene-ABA interplay and cell enlargement[J]. Plant Mol Biol, 2009, 71: 403-423.
- [28] Or E, Vilozny I, Fennell E Y, et al. Dormancy in grape buds: isolation and characterization of catalase cDNA and analysis of its expression following chemical induction of bud dormancy release[J]. Plant Science, 2002, 162(1): 121-130.
- [29] Keilin T, Pang X, Venkateswari J, et al. Digital expression profiling of a grape-bud EST collection leads to new insight into molecular events during grape-bud dormancy release[J]. Plant science, 2007, 173(4): 446-457.
- [30] Francisco J, Vergara R, Or E. On the mechanism of dormancy release in grapevine buds: a comparative study between hydrogen cyanamide and sodium azide[J]. Plant Growth Regulation, 2009, 59(2): 145-152.
- [31] 董秋洪, 杨天仪, 施莉莉, 等. 膨大剂对玫瑰香果粒膨大及

- 其品质的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2003(5): 25-28.
- [32] Wang W, Rehman M K U, Feng J, et al. RNA-seq based transcriptomic analysis of CPPU treated grape berries and emission of volatile compounds[J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 218: 155-166.
- [33] 冯娇, 王武, 侯旭东, 等. 基于转录组测序技术探究 GA₃ 和 CPPU 抑制葡萄果锈产生的机理[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 895-903.
- [34] 王立如, 裴龙联, 方良福, 等. 欧亚种葡萄应用石灰氮的效应[J]. 现代农业科技, 2007(5): 7-8.
- [35] 郑明秋, 姜海忱, 迟春权. 温室“晚红”葡萄用石灰氮解除休眠试验[J]. 北方果树, 2007(4): 66.
- [36] 田莉莉, 方金豹, 顾红, 等. 化学物质打破葡萄休眠的应用效果初报[J]. 西北植物学报, 2003, 23(6): 997-1000.
- [37] 李鹏飞, 张雪, 许晓鼎, 等. 单氰胺处理打破霞多丽葡萄休眠的试验[J]. 落叶果树, 2018, 50(1): 13-14.
- [38] 孟凡丽. 单氰胺打破温室辽峰葡萄休眠萌芽效果的研究[J]. 山西果树, 2018(2): 5-6.
- [39] 任俊鹏, 郭建, 刘伟忠, 等. 单氰胺处理对阳光玫瑰葡萄萌芽的影响[J]. 浙江农业科学, 2015, 56(6): 857-859.
- [40] 韩真, 李晨, 姜建刚, 等. 单氰胺和破眠 1 号对大棚藤稔葡萄破眠的影响[J]. 山东农业科学, 2016, 48(10): 78-90.
- [41] Bhat Z A, Rashid R, Bhat J A. Effect of plant growth regulators on leaf number, leaf area and leaf dry matter in grape[J]. Notulae Scientia Biologicae, 2011, 3(1): 87-90.
- [42] Quiroga A M, Berli F J, Moreno D, et al. Absciscic acid sprays significantly increase yield per plant in vineyard-grown wine grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Cabernet Sauvignon through increased berry set with no negative effects on anthocyanin content and total polyphenol index of both juice and wine[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2009, 28(1): 28-35.
- [43] 王海波, 王帅, 王孝娣, 等. 6-BA 及氨基酸硒对葡萄叶片衰老的影响[J]. 果树学报, 2017, 34(11): 1426-1434.
- [44] 姜寒玉, 王旺田, 雷天翔, 等. 外源 ABA 和 Ca²⁺ 对低温及低温恢复下赤霞珠幼苗蔗糖代谢的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(2): 127-133.
- [45] 张瑛, 白先进, 曹雄军, 等. 四种植物生长调节剂对玫瑰香葡萄无核化及果实品质的影响[J]. 南方农业学报, 2013, 44(5): 819-822.
- [46] 任俊鹏, 李小红, 宋新新, 等. GA₃ 和 TDZ 对夏黑葡萄果实生长及品质的影响[J]. 江西农业学报, 2013(9): 21-25.
- [47] 江平, 朱国美, 郑冬梅. GA₃ 和 CPPU 对阳光玫瑰葡萄果实品质的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2017(4): 44-47.
- [48] 何伟, 唐冬梅, 刘富涛, 等. 赤霉酸和氯吡脞处理对夏黑葡萄果实品质的影响[J]. 贵州农业科学, 2018, 46(3): 113-114.
- [49] 赵佳, 郭印山, 苏凯, 等. GA₃ 处理对着色香葡萄果实无核率及品质的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2017(5): 34-36.
- [50] Hou X D, Wei L L, Xu Y S, et al. Study on russet-related enzymatic activity and gene expression in ‘Shine Muscat’ grape treated with GA₃ and CPPU[J]. Journal of Plant Interactions, 2018, 13(1): 195-202.
- [51] Bhat Z A, Reddy Y N, Srihari D, et al. New generation growth regulators—Brassinosteroids and CPPU improve bunch and berry characteristics in ‘Tas-A-Ganesh’ grape[J]. International Journal of Fruit Science, 2011, 11(4): 309-315.
- [52] Gallegos J I, Gonzalez R, Gonzalez M R, et al. Changes in composition and colour development of ‘Trempranillo’ grapes during ripening induced by ethephon treatments at véraison[J]. Acta Hort, 2006, 727: 505-512.
- [53] 高长达, 俞信光, 吴月燕, 等. 乙烯利处理对巨峰葡萄物候期与果实品质的影响[J]. 中国南方果树, 2015, 44(2): 109-111.
- [54] 林玲, 张瑛, 谢太理, 等. 水杨酸和乙烯利处理对‘桂葡 3 号’葡萄果实品质的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2016(1): 21-23.
- [55] 张燕, 任磊, 代红军. 浆果生长期水杨酸和乙烯利处理对梅鹿辄葡萄品质的影响[J]. 西北农业学报, 2014, 23(11): 110-117.
- [56] 王有霞, 陵军成. 栽培中赤霉酸处理对葡萄品质和耐藏力的影响[J]. 保鲜研究, 2018, 18(3): 38-42.
- [57] Marzouk H A, Kassem H A. Improving yield, quality, and shelf life of Thompson seedless grapevine by preharvest foliar applications [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 130(2): 425-430.
- [58] 曹雄军, 谢太理, 张瑛, 等. 植物生长调节剂对巨玫瑰葡萄夏果品质的影响[J]. 南方农业学报, 2013, 44(12): 2049-2052.
- [59] 郭西智, 陈锦永, 顾红, 等. 如何科学认识、规范使用乙烯利[J]. 果农之友, 2017(11): 28-30.
- [60] 程万强. 园艺作物应用植物生长调节剂安全性探讨及建议[J]. 农业科技通讯, 2014(3): 247-249.

Research Progress of the Application of Plant Regulators in Grape Production

LIU Qiao, PENG Jia-qing, CHENG Jun-huan, XIAO Tao, ZHU Xian-bo, XIA Hong-yi

(Shiyan Institute of Economic Crops, Shiyan 442714, China)

Abstract: The physical and chemical properties and function mechanism of five plant growth regulators of gibberellin, abscisic acid, ethephon, hydrogen cyanamide and forchlorfenuron in grape was introduced. This paper expounded the present situation and research progress of plant growth regulators in grape production, pointed out the problems existing in the production application, and put forward some scientific and reasonable suggestions.

Keywords: grape; plant growth regulator; the mechanism; production application