

‘贵长’猕猴桃果实内源激素的动态分布及含量变化与果实形状发育的关系

鲁敏¹, 黄亚欣², 王国立², 安华明^{1,*}

¹贵州大学农学院/贵州省果树工程技术研究中心, 贵阳550025

²修文县农业农村局/猕猴桃产业发展局, 贵阳550200

摘要: ‘贵长’猕猴桃(*Actinidia deliciosa* ‘Guichang’)是贵州主栽猕猴桃品种, 近年来果实畸形现象日趋严重。为探索‘贵长’猕猴桃畸形果形成的可能原因, 本研究以不同发育时期果实为材料, 比较分析了畸形果与正常果内源激素的分布及含量变化。结果表明: 在‘贵长’猕猴桃果实发育初期至成熟的整个时期, 虽然畸形果与正常果纵径无显著差异, 但畸形果横径显著大于正常果, 致使畸形果果形指数(<1.2)显著低于正常果(>1.4), 似为幼果期即发生了异常的横向生长。果实中内源激素含量分析表明, ‘贵长’猕猴桃果实发育过程中以生长素(IAA)、赤霉素A3 (GA₃)、脱落酸(ABA)含量较高, 且在花后15 d的畸形幼果中IAA和GA₃含量显著高于正常果, 而ABA含量则无显著差异; 且果形指数与GA₃含量呈显著正相关, 而果实纵横径均与ABA含量呈极显著负相关。测定果实不同部位内源激素分布发现, 相较于正常果, 畸形果幼果中部和两侧的GA₃、IAA含量均显著上升, 但两侧上升幅度更大; 畸形果幼果中部的ABA含量显著上升, 而两侧的ABA含量却显著下降。相关分析表明, 果实中IAA的分布系数与果实纵径呈显著负相关关系。以上结果表明, 幼果期ABA、GA₃以及IAA等内源激素在果实中的含量异常和不均匀分布可能是‘贵长’猕猴桃畸形果形成的重要原因。

关键词: 猕猴桃; 畸形果; ABA; GA₃; IAA

果实形状是以鲜果为食用器官的园艺作物产品市场品质评价、分类及定级的重要考核标准(乔军等2011), 受多种植物内源激素调控(廖芳蕾等2018; Wu等2018; Ding等2019; Wang等2019)。植物激素通过协调细胞分裂和扩展模式来调节果实形状, 即细胞分裂的速率、持续时间和水平, 以及细胞的横向纵向伸长等都对果实的最终形状有很大的影响(van der Knaap和Ostergaard 2018)。比如已有研究表明, 造成红富士苹果(*Malus pumila*)果形偏斜的关键因素是果肉中生长素(indole-3-acetic acid, IAA)和赤霉素A3 (gibberellin A3, GA₃)的分布不均(孙建设等1999), 库尔勒香梨(*Pyrus sinkiangensis*)中偏斜果与正常果[IAA+GA₃+玉米素(tran-zeatin, ZT)]/脱落酸(abscisic acid, ABA)差异显著(邵扬2015)。同时, 内源激素含量水平在不同猕猴桃品种中也具有特征差异, 如‘红阳’和‘海沃德’果实发育的整个过程中ABA含量较高(陶汉之等1994; Smith等1995; Li等2015), ‘秦美’中则IAA含量较高(方金豹等2000)等, 但这种差异与果实形状之间的关系还需要深入研究。

‘贵长’猕猴桃(*Actinidia deliciosa* ‘Guichang’)属美味猕猴桃, 是贵州省自主选育并主要推广栽培的地方品种, 在修文等县市已种植近16.7万亩。

‘贵长’猕猴桃果实长椭圆形, 外观修长匀称, 品质优良, 深受消费者喜爱。但近年来该品种果实畸形现象日趋严重, 在修文县等主产区部分年份的畸形果率甚至可达20%以上, 严重影响了果品的商品品质 and 经济效益。尽管以往研究人员分别进行了包括畸形果形状、发生率以及授粉方式和外施植物生长调节剂对畸形果发生的影响等方面的相关研究(刘殊和华光安1998; 方金豹等2000; 姚丰平等2002; 姜景魁和廖光升2003), 但是对于内源激素的分布和含量变化与猕猴桃畸形果形成和发育之间的关系仍不清楚。本研究以‘贵长’猕猴桃正常果和畸形果为材料, 研究IAA、GA₃、ABA、顺式玉米素核苷(*cis*-zeatin-riboside, CZR)、异戊烯基腺苷(isopentenyladenosine, IPR)等植物激素在果实不同发育时期及果实不同部位的含量与分布, 并分析它们与果实形状之间的关系, 以期阐释‘贵长’猕猴桃畸形果形成的原因提供更多直观信息。

收稿 2020-01-10 修定 2020-06-29

资助 贵州省高层次创新型人才培养计划项目(黔科合人才20164016)、农村产业革命水果产业发展专项(Z20200037)和修文县猕猴桃产业发展局项目(H180034)。

* 通讯作者(hman@gzu.edu.cn)。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本试验于2019年5~10月进行, ‘贵长’猕猴桃 (*Actinidia deliciosa* C. F. Liang & A. R. Ferguson. ‘Guichang’)材料采自贵州省修文县龙场镇干坝村猕猴桃基地(26°11’N, 104°26’E)。于幼果开始出现果侧异常膨大时(约花后15 d)开始挂牌标记并首次取样, 之后分别于花后60、120、165 d采集匀称长椭圆形的正常果与所标记果实中果侧明显异常膨大的畸形果各30个(图1), 置于冰上保存并迅速带回实验室。挂牌及取样植株共约50株。采取的果实样品一部分用于纵径、横径及果形指数的测算,

另一部分纵剖后沿果心或胎座将果实分为中部和两侧(图1), 液氮处理后立即于-75℃条件保存备用。

IAA (纯度≥99.0%, CAS号: 201-748-2)、GA₃ (纯度≥98.5%, CAS号: 77-06-5)、ABA (纯度≥98.5%, CAS号: 21293-29-8)、CZR (纯度≥95.0%, CAS号: 32771-64-5)、IPR (纯度≥95.0%, CAS号: 7724-76-7)等标准品购自美国圣路易斯Sigma化学试剂公司; 超纯水(HPLC级, 纯度≥99.9%, 货号: W5-4)、甲醇(HPLC级, 纯度≥99.9%, 货号: A452-4)、乙腈(HPLC级, 纯度≥99.9%, 货号: A998-4)购于美国Thermo Fisher公司; 氨水(AR级, 货号: 10002108)、甲酸(AR级, 货号: 10010118)等购于国药集团。

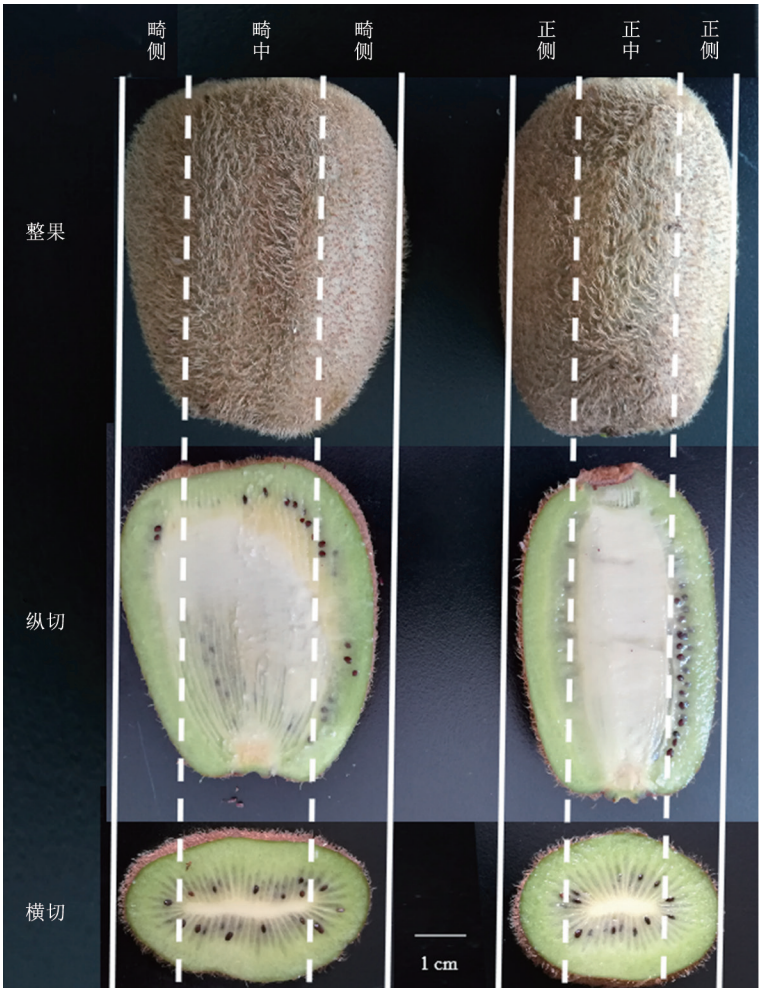


图1 猕猴桃畸形果与正常果外观及切面图

Fig.1 The appearance and section diagrams of abnormal and normal kiwi fruits

1.2 方法

1.2.1 果实纵径、横径及果形指数的测算

采用游标卡尺测定果实纵横径, 果形指数=纵径/横径。

1.2.2 果实内源激素含量的测算

参考Liu等(2012)和Simura等(2018)的方法, 分别取中部和两侧果实在液氮保护下进行研磨, 研磨成粉之后, 取0.2 g样品用1.5 mL提取液(甲醇:水:甲酸=7.9:2:0.1)在冰上超声30 min, 置于摇床中(100 r·min⁻¹, 4℃)提取12 h。提取完之后在低温离心机12 000×g转速下离心20 min, 分离上清液, 滤渣中加入1 mL提取液再浸提2次, 每次1 h。合并上清液, 依次用4 mL甲醇、2 mL 0.1 mol·L⁻¹氨水溶液活化小柱, 再将上清液流过MAX小柱。再依次用2 mL 0.1 mol·L⁻¹氨水溶液、体积分数为60%的甲醇溶液淋洗; 用2.5 mL 1.25 mol·L⁻¹的甲酸和体积分数为70%的甲醇溶液将上清完全洗脱至新的离心管中。将收集到的洗脱液干燥浓缩成粉末, 用0.15 mL起始流动相(体积分数为5%的乙腈+体积分数为0.1%的甲酸+体积分数为94.9%的水溶液)复溶, 涡旋震荡混匀。再经0.2 μm的尼龙膜过滤, 最后用高效液相与质谱联用仪进行测定。流动相A是体积分数为0.1%的甲酸溶液; 流动相B是体积分数为0.1%的甲酸的乙腈溶液。

果实内源激素含量=(中部含量+两侧含量)/2; 果实内源激素分布系数=中部含量/两侧含量。

1.2.3 数据统计分析

上述试验均作3次以上重复。试验数据通过Excel统计分析, 差异显著性及相关性分析用SPSS 18.0统计软件进行分析, 多重比较采用Duncan's新复极差法, 相关性分析采用Pearson相关系数单侧检验。

2 实验结果

2.1 猕猴桃果实发育过程中纵横径及果形指数的变化

分别于花后15、60、120、165 d测定猕猴桃正常果和畸形果的纵径、横径, 结果如图2所示。在整个发育过程中正常果和畸形果的纵径从2 cm生长至约8 cm, 且两类果实在发育的各个时期并无显著差异(图2-A); 而畸形果的横径从花后15 d的2.5 cm生长至花后165 d的约7 cm, 在果实发育的各

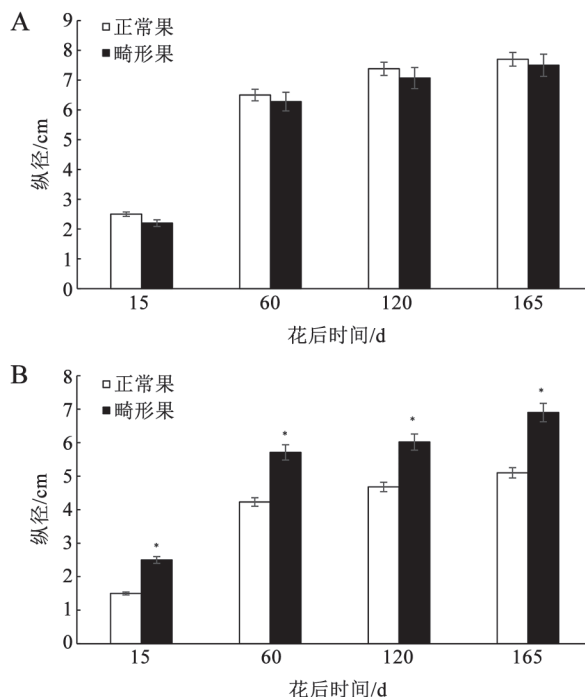


图2 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中纵径(A)与横径(B)的变化

Fig.2 Changes in longitudinal (A) and transverse (B) diameters between normal and abnormal kiwi fruits

*表示同一时期正常果和畸形果在 $P<0.05$ 水平上差异显著。

个时期均显著高于正常果(图2-B), 表明幼果期即发生了异常的横向生长致畸。

以纵径与横径的比值表征果形指数, 结果如图3所示。在猕猴桃果实发育的整个时期, 无论是畸形果还是正常果, 其果形指数均保持稳定的特

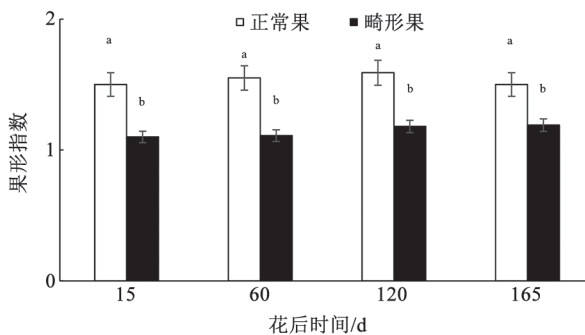


图3 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中果形指数的变化
Fig.3 Changes in fruit shape index between normal and abnormal kiwi fruits

不同小写字母表示整个发育时期在 $P<0.05$ 水平上差异显著, 下同。

征值;畸形果果形指数维持在1.2以下,显著低于正常果(1.4以上)。

2.2 猕猴桃果实发育过程中IAA的分布与含量变化

‘贵长’猕猴桃果实发育过程中IAA的分布与含量变化如图4所示。正常果和畸形果在花后15 d IAA含量差异显著,在其他各时期无显著差异(图4-A)。花后15 d时,畸形果两侧中检测到了最高含量的IAA,而同时期的正常果两侧中IAA含量最低(图4-B)。相对于正常果而言,花后15 d的畸形果中部和两侧的IAA含量均显著上升,且两侧上升幅度更大(图4-B)。在果实发育的各个时期,正常果和畸形果中IAA的分布均趋向于两侧,且显著高于中部;但花后15 d的正常果两侧IAA含量显著低于中部,花后165 d畸形果中部和两侧含量相当(图4-B)。

2.3 猕猴桃果实发育过程中GA₃的分布与含量变化

‘贵长’猕猴桃果实发育过程中GA₃的分布与含量变化如图5所示。花后15 d的正常果和畸形果内GA₃含量差异显著,而其他各时期无显著差异(图5-

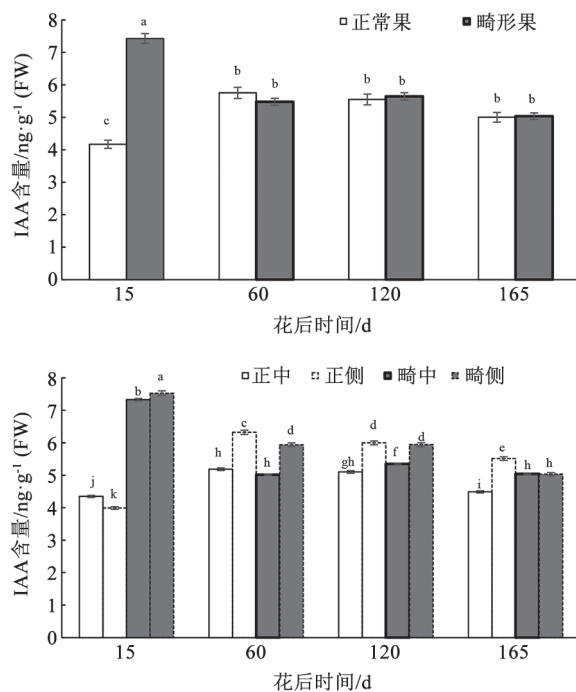


图4 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中 IAA含量(A)与分布(B)变化

Fig.4 Changes (A) and distribution (B) in IAA content between normal and abnormal kiwi fruits

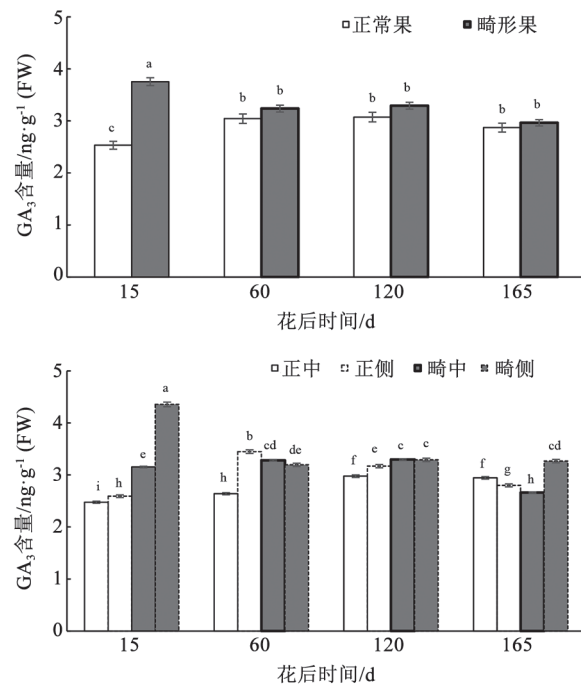


图5 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中 GA₃含量(A)与分布(B)变化

Fig.5 Changes (A) and distribution (B) in GA₃ content between normal and abnormal kiwi fruits

A)。从果实不同部位分布看,花后15 d时畸形果中部和两侧的GA₃含量均显著高于正常果,尤其是两侧的含量更为突出(图5-B)。这一趋势与IAA类似,意味着畸形果两侧的异常生长与该两类激素的高水平分布密切相关。总体上,幼果期(花后15 d)和成熟期(花后165 d)畸形果两侧的GA₃含量显著高于中部,而果实发育中期(花后60~120 d) GA₃在两侧和中部分布较平均;与此对应,从花后15~60 d,正常果中GA₃趋向于分布在果实两侧,而在果实发育中后期,从花后120~165 d,则趋向于向中部转移(图5-B)。

2.4 猕猴桃果实发育过程中ABA的分布与含量变化

从果实发育过程中ABA的分布与含量变化(图6)看,虽然花后15 d果实中ABA含量显著高于其他时期,但只在花后60 d时正常果和畸形果内的含量存在显著性差异(图6-A)。从ABA在果实内的分布看,花后15 d时正常果两侧中检测到了最高含量的ABA,而花后60和165 d的畸形果中部ABA含量最低;在花后15 d时畸形果中部ABA含量较正常果显

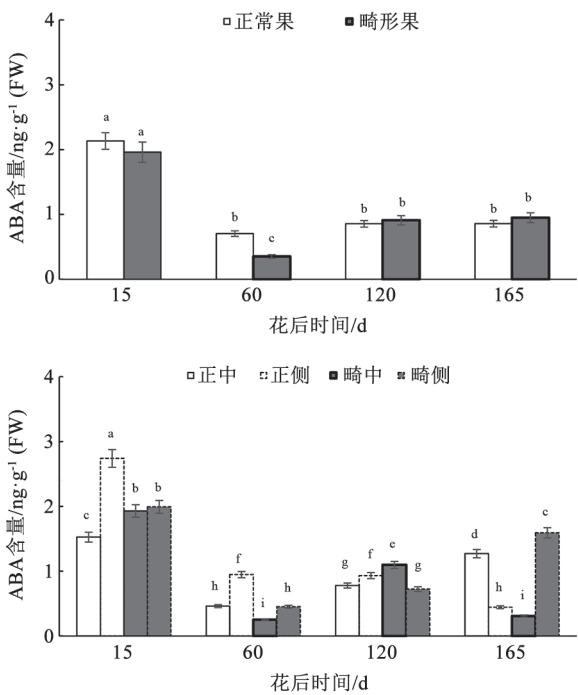


图6 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中 ABA 含量(A)与分布(B)变化

Fig.6 Changes (A) and distribution (B) in ABA content between normal and abnormal kiwi fruits

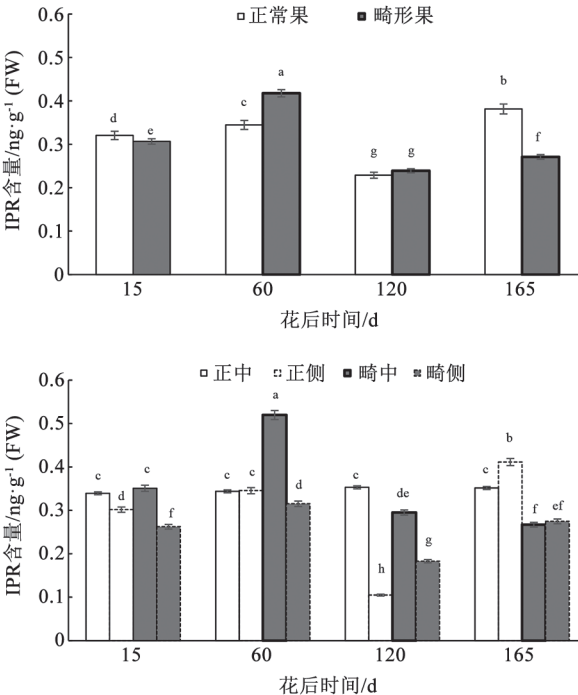


图7 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中 IPR 含量(A)与分布(B)变化

Fig.7 Changes (A) and distribution (B) in IPR content between normal and abnormal kiwi fruits

著上升,而两侧含量显著下降(图6-B)。此外,在畸形果中,幼果期(花后15 d)中部和两侧ABA含量相当,花后60和165 d两侧ABA含量显著高于中部,花后120 d中部显著高于两侧,体现出与IAA和GA₃不同的分布特征。

2.5 猕猴桃果实发育过程中IPR的分布与含量变化

‘贵长’猕猴桃果实发育过程中IPR的分布与含量变化如图7所示。正常果和畸形果在花后120 d IPR含量差异不显著,在其他各时期均差异显著,花后15和165 d正常果中IPR含量更高,花后60 d畸形果中含量更高(图7-A)。在花后60 d的畸形果中部检测到了最高含量的IPR,花后120 d的正常果两侧IPR含量最低(图7-B)。从花后15至120 d,正常果和畸形果中IPR均趋向于分布在果实中部,而在花后165 d,则趋向于分布在果实两侧(图7-B)。

2.6 猕猴桃果实发育过程中CZR的分布与含量变化

‘贵长’猕猴桃果实发育过程中CZR的分布与含量变化如图8所示。在果实发育的各个时期,正

常果和畸形果中CZR含量均差异显著(图8-A)。在花后165 d的畸形果两侧检测到了最高含量的CZR,花后15 d的正常果中部CZR含量最低(图8-B)。在果实发育的前中期,从花后15~60 d,正常果中CZR趋向于分布在果实两侧,而在果实发育中后期,从花后120~165 d,则趋向于分布于果实中部(图8-B)。在畸形果中,除花后60 d外,在其他各时期两侧CZR含量均显著高于中部(图8-B)。

2.7 猕猴桃果实发育过程中果实形状与内源激素及其分布之间的相关性分析

猕猴桃果实发育过程中果实形状及内源激素之间的相关性分析(表1)表明,‘贵长’猕猴桃在果实发育过程中纵径与横径,IAA与GA₃含量的变化均呈极显著正相关关系;果形指数与GA₃含量呈显著正相关;ABA含量与果实纵横径呈极显著负相关;IPR与CZR呈极显著负相关。

猕猴桃果实发育过程中果实形状及内源激素分布系数之间的相关性分析如表2所示。‘贵长’猕

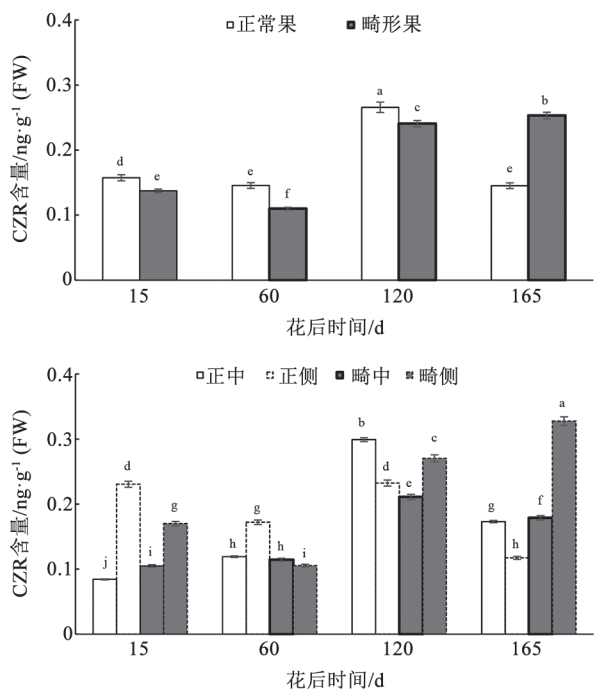


图8 猕猴桃畸形果与正常果发育过程中 CZR 含量(A)与分布(B)变化
Fig.8 Changes (A) and distribution (B) in CZR content between normal and abnormal kiwi fruits

桃在果实发育过程中IAA的分布系数与果实纵径呈显著负相关关系; CZR分布系数与IAA分布系数呈极显著负相关, 与ABA分布系数呈显著正相关。

3 讨论

在果实发育的早期, 细胞以特定的空间模式进行分裂和扩展, 这对决定果实的大小和形状起

着至关重要的作用。本研究中猕猴桃果形指数在幼果期达到特征值后即保持稳定, 直到果实成熟(图3), 且在畸形果的幼果期检测到了最高含量的IAA、GA₃和ABA, 暗示了幼果期可能是猕猴桃果形建成的关键时期, IAA、GA₃和ABA三种内源激素可能是导致猕猴桃畸形果的关键因素。相对于正常果而言, 畸形果幼果中部的ABA含量显著上升, 而两侧的ABA含量却显著下降; 畸形果幼果中部和两侧的GA₃、IAA含量均显著上升, 两侧上升幅度更大(图4~6); 由于畸形果中部和畸形果两侧中都检测到了高含量的IAA和GA₃(图4和5), 但畸形果中部却没有膨大(图1), 可能是由于畸形果中部比正常果中部具有更高含量的ABA(图6), 而起到了关键的抑制作用, 而两侧的膨大(图1)则在于相对更低含量的ABA解除了抑制生长的作用(图6), 暗示了3种内源激素中可能ABA的作用更为突出。即‘贵长’猕猴桃果实保持正常果形的关键在于幼果期果实两侧ABA含量显著高于中部, ABA分布系数(中部含量/两侧含量)约为0.56。相关性分析也表明, ‘贵长’猕猴桃果实中ABA含量与果实纵横径均呈极显著负相关(表1), 即ABA对‘贵长’猕猴桃果实生长具有明显抑制作用。在苹果和梨的偏斜果中, 偏斜一侧的小果面中均含有更高含量的ABA(孙建设等1999; 邵扬2015), 同样暗示了高浓度ABA抑制果实生长的效应。最近在草莓(*Fragaria vesca*)上的研究也证实ABA在果实发育前期具有抑制生长的作用, 而在发育后期具有促进果实成熟的作用(Liao等2018)。但也有研究表

表1 猕猴桃果实发育过程中果实形状及内源激素之间的相关性分析
Table 1 Correlation analysis between fruit shape and endogenous hormones during kiwi fruit development

相关系数	纵径	横径	果形指数	IAA	GA ₃	ABA	CZR
横径	0.877**	—	—	—	—	—	—
果形指数	0.199	−0.276	—	—	—	—	—
IAA	−0.264	−0.099	−0.437	—	—	—	—
GA ₃	−0.164	0.088	−0.634*	0.955**	—	—	—
ABA	−0.871**	−0.818**	−0.019	0.088	−0.037	—	—
CZR	0.464	0.444	0.132	−0.158	−0.100	−0.113	—
IPR	−0.100	−0.101	−0.085	−0.106	−0.108	−0.218	−0.899**

**表示在0.01水平(单侧)上显著相关; *表示在0.05水平(单侧)上显著相关; 下同。

表2 猕猴桃果实发育过程中果实形状及内源激素分布系数之间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between fruit shape and endogenous hormones distribution during kiwi fruit development							
相关系数	纵径	横径	果形指数	IAA	GA ₃	ABA	CZR
横径	0.877**	—	—	—	—	—	—
果形指数	0.199	-0.276	—	—	—	—	—
IAA	-0.667*	-0.462	-0.226	—	—	—	—
GA ₃	0.386	0.268	0.096	-0.261	—	—	—
ABA	0.267	0.086	0.158	-0.432	0.508	—	—
CZR	0.61	0.382	0.243	-0.800**	0.569	0.652*	—
IPR	0.200	0.065	0.202	-0.243	0.171	-0.137	0.407

明, ABA与番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实的横向膨大有关(Gillaspy等1993; 魏佳等2009), 缺乏ABA的突变体果实相对较小(Nitsch等2012), 即ABA有促进番茄果实生长的作用, 表明了ABA在果实生长发育过程中复杂的调控机制。ABA如何抑制‘贵长’猕猴桃果实生长仍需进一步研究。

无论畸形果还是正常果中, 在猕猴桃果实发育过程中IAA和GA₃含量具有协同变化的趋势(图4和5), 这与前人研究结果一致(方金豹等2000)。在草莓中的研究也表明IAA和GA₃对诱导单性结实草莓果实的膨大具有协同效应(Kang等2013)。孙建设等(1999)通过对非对称苹果果肉内源激素的测定发现, 偏斜一侧的果肉中GA₃比对照降低38.6%, IAA含量亦减少9.3%; 同时施用GA₃和IAA也可减少富士苹果畸形果的产生(杜研等2013)。在绝大多数植物中, IAA和GA₃控制着果实早期发育(Seymour等2013; McAttee等2013)。本研究中‘贵长’猕猴桃果实中GA₃含量与果形指数呈显著正相关(表1); 即GA₃的含量正向调控果实纵径与横径的比例。在番茄中, GA₃也可增大果形指数(Chen等2019), 但主要是通过促进果实纵向发育来实现的(魏佳等2009); 而本研究中可能主要通过调控果实横径来影响果形指数, 因为‘贵长’猕猴桃无论正常果还是畸形果在发育过程中都保持了纵径生长的一致(图2), 而果实纵径与IAA的分布相关(表2); 可能IAA与GA₃之间也存在一定的相互作用。如在草莓果实发育的前期, IAA主要促进横径的增加, 而GA₃促进纵径的增加; 同时IAA也可以通过促进草莓果实中GA₃的生物合成和信号转导, 从而促进果实的纵向伸长(Liao等2018)。

细胞分裂素类(CZR和IPR)在‘贵长’猕猴桃发育15 d后一直保持在较低水平(图7和8), 这与在‘秦美’猕猴桃中的研究结果一致(方金豹等2000), 可能是由于花后15 d果实已完成细胞分裂过程, 细胞分裂的高峰期可能在花后5 d左右, 此时果实中细胞分裂素含量最高(方金豹等2000), 但‘海沃德’猕猴桃在花后30 d出现了细胞分裂高峰(陶汉之等1994), 这可能是‘海沃德’单果重更大的原因之一(龙友华等2015)。

此外, 还有研究表明, 果实的形状是在花芽发育早期形成的(Watson等1993)。花粉直感现象可显著影响‘贵长’猕猴桃果形指数, 但并未产生畸形果(王国立等2018)。当‘海沃德’猕猴桃芽长度超过100 mm时外源施用100 mg·L⁻¹ GA₃可显著降低其果实横径, 减少畸形果率(Burge等1990); 但盛花期用200 mg·L⁻¹ GA₃喷花却增加了‘金魁’猕猴桃畸形果率(姜景魁和廖光升2003)。因此对于猕猴桃畸形果的研究可进一步将取样时期延伸到从花芽分化期到开花坐果期, 进一步确认猕猴桃畸形果形成的关键时期以及关键调控激素。

参考文献(References)

Burge GK, Spence CB, Broadbent ND (1990). Effects of gibberellic acid and paclobutrazol on fruit size, shape, locule number and pedicel length of kiwifruit. *Sci Hort*, 42 (3): 243–249

Chen S, Wang XJ, Tan GF, et al (2020). Gibberellin and the plant growth retardant Paclobutrazol altered fruit shape and ripening in tomato. *Protoplasma*, 257 (3): 853–861

Ding YF, Zeng WF, Wang XB, et al (2019). Over-expression of peach PpIAA19 in tomato alters plant growth, parthenocarp, and fruit shape. *J Plant Growth Regul*, 38:

- 103–112
- Du Y, Li JG, Shi R, et al (2013). Effects of BA, GA₃ and IAA on shape formation of Fuji apple. *Plant Physiol J*, 49 (9): 895–901 (in Chinese with English abstract) [杜研, 李建贵, 侍瑞等(2013). BA、GA₃和IAA对富士苹果果形形成的影响. *植物生理学报*, 49 (9): 895–901]
- Fang JB, Chen JY, Zhang WY, et al (2000). Influence of pollination and CPPU on fruit development and the level of endogenous hormones of kiwifruit. *J Fruit Sci*, 17 (3): 192–196 (in Chinese with English abstract) [方金豹, 陈锦永, 张威远等(2000). 授粉和CPPU对猕猴桃内源激素水平及果实发育的影响. *果树科学*, 17 (3): 192–196]
- Gillaspy G, Ben-David H, Gruissem W (1993). Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell*, 5: 1439–1451
- Jiang JK, Liao GS (2003). Study on malformation of kiwi fruit in 'jinkui'. *China Fruits*, 3: 21–22 (in Chinese) [姜景魁, 廖光升(2003). 金魁猕猴桃畸形果发生的研究. *中国果树*, 3: 21–22]
- Kang C, Darwish O, Geretz A, et al (2013). Genome-scale transcriptomic insights into early-stage fruit development in woodland strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Cell*, 25: 1960–1978
- Li WB, Yiu LF, Zeng SH, et al (2015). Gene expression profiling of development and anthocyanin accumulation in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) based on transcriptome sequencing. *PLOS One*, 10 (8): e0136439
- Liao FL, Chen ZY, Xu QY, et al (2018). A review on fruit-shaping genes study: reference for fruit pattern formation in fingered citron. *Acta Hort Sin*, 45 (9): 72–85 (in Chinese with English abstract) [廖芳蕾, 陈泽宇, 徐启越等(2018). 果形建成基因研究进展及其对佛手果形发育研究的启示. *园艺学报*, 45 (9): 72–85]
- Liao X, Li MS, Liu B, et al (2018). Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115 (49): E11542–E11550
- Liu HB, Li XH, Xiao JH, et al (2012). A convenient method for simultaneous quantification of multiple phytohormones and metabolites: application in study of rice-bacterium interaction. *Plant Methods*, 8: 2
- Liu S, Hua GA (1998). A preliminary study on malformation of kiwi fruit. *Forest Sci Tech*, 10: 26–29 (in Chinese) [刘殊, 华光安(1998). 猕猴桃果实畸形现象的初步研究. *林业科技通讯*, 10: 26–29]
- Long YH, Zhang C, Wu XM, et al (2015). Introduction performance of ten kiwifruit varieties in the major production area of Guizhou. *Guizhou Agric Sci*, 43 (7): 13–16 (in Chinese with English abstract) [龙友华, 张承, 吴小毛等(2015). 10个猕猴桃品种在贵州主产区的引种表现. *贵州农业科学*, 43 (7): 13–16]
- McAtee P, Karim S, Schaffer R, et al (2013). A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening. *Front Plant Sci*, 4: 79
- Nitsch L, Kohen W, Oplaat C, et al (2012). ABA deficiency results in reduced plant and fruit size in tomato. *J Plant Physiol*, 169: 878–883
- Qiao J, Liu FZ, Chen YH, et al (2011). Research progress on inheritance of fruit shape in horticultural crops. *Acta Hort Sin*, 38 (7): 167–178 (in Chinese with English abstract) [乔军, 刘富中, 陈钰辉等(2011). 园艺作物果形遗传研究进展. *园艺学报*, 38 (7): 167–178]
- Shao Y (2015). Study on changes of lopsided fruit and factors lead to lopsidedness of fruit in Korla fragrant pear (dissertation). Urumchi: Xinjiang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [邵扬(2015). 库尔勒香梨偏斜果生长变化和成因的研究(学位论文). 乌鲁木齐: 新疆农业大学]
- Seymour GB, Østergaard L, Chapman NH, et al (2013). Fruit development and ripening. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 219–241
- Smith GS, Klages KU, Green TGA, et al (1995). Changes in abscisic acid concentration, surface conductance, and water content of developing kiwifruit. *Sci Hort*, 61: 13–27
- Sun JS, Ma BK, Zhang WC (1999). A study on mechanism of fruit shape in red Fuji apples. *J Agric Univ Hebei*, 22 (4): 38–41 (in Chinese with English abstract) [孙建设, 马宝焜, 章文才(1999). 红富士苹果果形偏斜的机理研究. *河北农业大学学报*, 22 (4): 38–41]
- Šimura J, Antoniadi I, Široká J, et al (2018). Plant hormonomics: multiple phytohormone profiling by targeted metabolomics. *Plant Physiol*, 177: 476–489
- Tao HZ, Gao LP, Chen PC, et al (1994). Changes of endogenous hormones level during fertilization and fruit development of *Actinidia deliciosa* 'Hayward'. *Acta Hort Sin*, 21 (1): 35–40 (in Chinese with English abstract) [陶汉之, 高丽萍, 陈佩璁等(1994). 猕猴桃果实发育中内源激素水平变化的研究. *园艺学报*, 21 (1): 35–40]
- van der Knaap E, Østergaard L (2018). Shaping a fruit: Developmental pathways that impact growth patterns. *Semin Cell Dev Biol*, 79: 27–36
- Wang GL, Wu SF, Huang YX, et al (2018). Effects of Xenia on fruit setting and fruit quality of Guichang kiwifruit. *Guizhou Agri Sci*, 46 (11): 104–106 (in Chinese with English abstract) [王国立, 吴素芳, 黄亚欣等(2018). 花粉直感对贵长猕猴桃坐果和果实品质的影响. *贵州农业科学*, 46 (11): 104–106]
- Wang YP, Clevenger JP, Illa-Berenguer E, et al (2019). A comparison of sun, ovate, fs8.1 and auxin application on tomato fruit shape and gene expression. *Plant Cell Physiol*

- ol, 60 (5): 1067–1081
- Watson M, Gould KS (1993). The development of fruit shape in kiwifruit: growth characteristics and positional differences. *J Hort Sci*, 68 (2): 185–194
- Wei J, Jia CG, Li Z, et al (2009). Effects of phytohormones on quality characters of tomato fruit by using phytohormone mutants. *J Nuclear Agric Sci*, 23 (3): 521–525 (in Chinese with English abstract) [魏佳, 贾承国, 李振等(2009). 利用突变体研究植物激素对番茄果实品质的影响. 核农学报, 23 (3): 521–525]
- Wu S, Zhang B, Keyhaninejad N, et al (2018). A common genetic mechanism underlies morphological diversity in fruits and other plant organs. *Nat Commun*, 9 (1): 4734
- Yao FP, Lin L, Wu JS, et al (2002). Causes and countermeasures of odd *Actinidia sinensis* fruit. *J Zhejiang For Sci Tech*, 22 (2): 36–37 (in Chinese with English abstract) [姚丰平, 林莉, 吴家森等(2002). 猕猴桃畸形果产生原因及对策. 浙江林业科技, 22 (2): 36–37]

The correlation between the dynamic distribution and content of endogenous hormones and the kiwi fruit shape during ‘Guichang’ fruits development

LU Min¹, HUANG Yaxin², WANG Guoli², AN Huaming^{1,*}

¹Agricultural College/Guizhou Engineering Research Center for Fruit Crops, Guizhou University, Guiyang 550025, China

²Kiwifruit Industry Development Bureau of Xiuwen County, Guiyang 550200, China

Abstract: *Actinidia deliciosa* ‘Guichang’ is the main kiwi fruit cultivar in Guizhou Province. In recent years, the increasing occurrence of abnormal fruits has seriously undermined the fruit commodity rate. In order to explore the possible impact factors of abnormal fruits, kiwi fruits were taken at different developmental stages as materials in this study. We measured the contents of multiple endogenous hormone in normal and abnormal fruits to determine the alteration of their contents and distributions among different sections of the fruits. Our findings showed that during the entire fruit development, no significant difference in vertical diameter was observed between abnormal and normal fruits, by contrast, the transverse diameter of abnormal fruit was significantly enlarged in comparison with the normal ones. As consequence, the fruit shape index (<1.2) of the abnormal fruits was decreased than that of the normal ones (>1.4), which suggested that abnormal unexpected lateral growth may occur at the young fruit stage. The contents of IAA, GA₃, and ABA were dominant in relation to other hormones. In addition, the contents of IAA and GA₃ were significantly greater in the abnormal fruits than in the normal fruit on the days 15 after anthesis, whereas the content of ABA had no change. The fruit shape index was positively correlated with the content of GA₃. Both the fruit vertical and transverse diameters were negatively correlated with the content of ABA. Moreover, comparing with the normal fruit, the contents of GA₃ and IAA of the young abnormal fruits increased significantly in the sections of middle and flanking sides, where greater changes were observed in the latter region. The ABA content of the young abnormal fruit was increased in the middle but decreased in flanking sides respectively. The correlation analysis demonstrated that the distribution coefficient of IAA was negatively correlated with the fruit vertical diameter. Collectively, our data suggested a clue that the changes of endogenous hormones, such as ABA, GA₃ and IAA in young fruit may contribute to the formation of abnormal fruit in kiwi fruit of ‘Guichang’.

Key words: *Actinidia deliciosa*; abnormal fruit; ABA; GA₃; IAA

Received 2020-01-10 Accepted 2020-06-29

This work was supported by the Talent Project of Guizhou Province (20164016), the Rural Industrial Revolution Fruit Industry Development Project (Z20200037) and the Kiwifruit Industry Development Bureau of Xiuwen County (H180034).

*Corresponding author (hman@gzu.edu.cn).