植物生理学报 *Plant Physiology Journal* 2024, 60 (2): 284–294
doi: 10.13592/j.cnki.ppj.300184

果树新梢节间生长规律及其调控机制

皇甫欣雨, 李有梅, 谢兆森*
扬州大学园艺园林学院, 江苏扬州225001
*通信作者(xiezhaosen@sina.com)

摘要: 果树树冠的扩张依赖于新梢的分枝和生长, 而节间是组成新梢的基本单位, 其伸长与增粗生长决定了枝的长度和粗度, 形成了树冠扩张的骨架, 同时新梢节间生长是树体营养生长的一部分, 直接或间接影响光合产物合成与分配, 进而影响果实品质与产量。调控枝的节间生长对提高果树生产效益具有重要作用。本文综述了果树新梢节间生长规律以及影响新梢节间生长的各种因素, 为果树生长调控研究提供参考, 同时也为果树生产管理和新的修剪技术开发提供借鉴。

关键词: 果树节间; 生长规律; 激素水平; 调控基因

Regulation and regulation mechanism of internode growth of new shoots in fruit trees

HUANGFU Xinyu , LI Youmei , XIE Zhaosen*
College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China
*Corresponding author (xiezhaosen@sina.com)

Abstract: The expansion of the crown of fruit trees depends on the branching and growth of new shoots, and internode is the basic unit of new shoots, whose elongation and thickening growth determine the length and thickness of branches, forming the skeleton of crown expansion. At the same time, internode growth of new shoots is a part of the vegetative growth of trees, which directly or indirectly affects the synthesis and distribution of photosynthetic products, and thus affects the fruit quality and yield. How to regulate the internode growth of branches plays an important role in improving the yield of fruit trees. In this paper, the growth law of new shoot internode of fruit trees and various factors affecting the growth of new shoot internode are summarized, which provides reference for the research on the growth regulation of fruit trees, and also provides reference for the production management of fruit trees and the development of new pruning techniques.

Key words: fruit trees internode; growth rule; hormone levels; regulation of genes

果树新梢是构成树冠的基本单位, 树冠的大小、形态与新梢的生长密切相关。从植物学角度来看, 人们更加关注植物新梢顶端分生组织(apical meristem)和侧生分生组织(lateral meristem)的形成与生长, 而忽略了新梢节间生长对植物各器官生长的影响。从果树学角度来看, 新梢节间生长是营养生长的一部分, 与花芽分化、果树发育、根系生长等多项生长和生理活动密切相关, 也影响着果树生产的效率, 如节间生长过旺, 会形成徒长新梢, 影响花芽分化, 同时消耗大量的光合产物, 降低果实品质。本文从果树新梢节间的形态结构出发, 综

收稿 2023-04-03 **修定** 2023-11-01
资助 国家自然科学基金(31872050和32102348)。

述了果树新梢节间生长的规律以及调控节间生长的机制。

1 果树新梢节与节间

果树的种类繁多, 不同种类的果树新梢形态上也存在着巨大差异, 但在新梢节间伸长和增粗生长的机理上都具有一致性, 新梢节间的伸长主要依靠顶端分生组织细胞的分裂和伸长, 而节间的增粗则主要是形成层(cambium)的分裂活动所致。对于大部分草本果树而言, 新梢部不具有形成层或形成层活动有限, 因此节间粗度变化较小, 而多年生木本果树的新梢木质部次生结构非常发达, 其形成层不断地侧向分裂, 向外形成韧皮部, 向内形成木质部, 因此节间粗度呈现出不断增加的趋势, 且由于形成层向内分裂产生的细胞更多, 因此木本果树的新梢大多都由次生木质部所构成(潘国清2009)。

虽然果树的新梢是由多个节间构成, 但是叶片、芽和果实等器官多着生在新梢节部, 物质运输要经过节间才能到达叶、花和果等器官, 而节间的伸长与增粗生长变化与树体的器官生长发育密切相关, 因此探究果树节间的生长机理便显得尤为重要。

2 果树茎(枝)节间生长规律

节间作为果树枝条生长的基本单元, 具有养分运输的功能, 进而达到调控果树的树体营养分配的目的。且节间生长需要树体营养的消耗, 并与植物体其他器官存在着源-库竞争关系, 因此中庸适宜的节间生长指标更有利于光合产物的合理分配。正因如此, 探究节间的生长机理和规律对改善果树树体结构和促进果实优质高产具有重要的理论和实践意义。目前国内外许多学者都已对作物节间生长的规律进行了广泛的研究, 但对果树节间研究较少, 主要集中在节间的伸长生长和增粗生长两个关键方面。

2.1 节间伸长生长

果树节间的伸长生长是居间生长的一种, Kebrom等(2017)研究发现, 新梢节间伸长是横分裂的结果。果树节间长度主要由细胞数量和大小决定, 在顶端分生组织细胞刚形成的节与节之间, 具有节间分生组织, 果树节间的伸长正是通过这些分生组织细胞的旺盛分裂和伸长实现的。此外, 许多基因家族和转录因子还通过植物激素作用于细胞分裂和细胞分化, 进而调节果树的节间长度(Chen等2020; Avila等2016; Zhang等2019; Wang等2022)。

不同果树节间伸长生长模式有所不同, 根据果树的生长方式可分为单轴生长和合轴生长2种。单轴生长是依靠主轴节间的伸长生长, 而合轴生长则是主轴与许多侧轴节间共同伸长生长的结果。甘蔗作为单轴生长的作物, 生长较为特殊, 但其相关研究较少, 而竹类植物的节间生长与之类似。参考竹类植物研究发现, 节点对茎秆具有重要的机械功能, 可以防止弯曲。节间的伸长在生长初期以细胞分裂为主, 而在快速伸长阶段, 细胞伸长是主要的节间伸长生长方式。此外节间沿茎秆分布的模式通常为茎秆末端附近密集, 而茎秆中部稀疏, 且最长的节间出现在茎秆中部以下(Chen 2021)。此外, Chen等(2022)研究发现毛竹有多达40个节间在同时进行不同程度的伸长生长, 而其他竹子品种在快速生长期节间同时伸长的数量较少。然而甘蔗的伸长生长究竟是由于所有节间同时持续的伸长生长还是部分节间短暂迅速地伸长生长仍需进一步深入探究。

对梨、桃、苹果这类合轴生长为主的果树来说, 枝条类型可以根据节间长度和节数的不同分为短果枝、中果枝、长果枝三类, 这种节间差异的产生与树体营养、枝条极性生长、外界环境等都有着紧密联系。我们发现葡萄节与节间的划分在尚未萌发的芽中便已形成(图1-A)。通过拍照记录葡萄的物候期(图1), 观测葡萄新梢节间生长动态, 定位了新梢顶端1~5节间为新梢的伸长区, 且随着顶端分生组织的发育, 葡萄基部节间逐渐停止伸长生长, 而增粗生长加快。由此可见, 葡萄单合轴相结合的生长方式主要依靠主枝和侧枝顶端节间的伸长生长, 而枝条中下部节间的伸长生长已趋近于停止。

此外, 节间的生长发育以一种有序的方式进行(Serrano-Mislata和Sablowski 2018)。竹笋的各节间虽呈现出不同时且不同速的生长状态。但从基

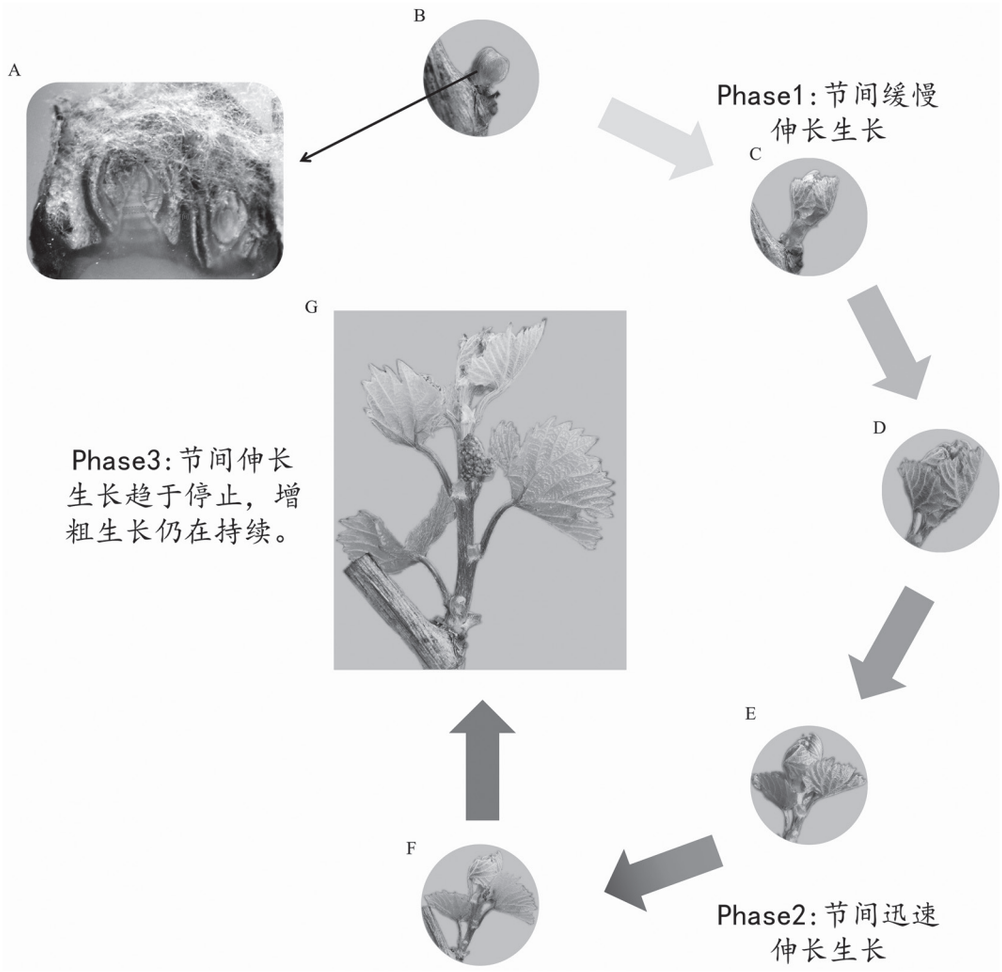


图1 ‘黑比诺’葡萄节间生长动态

Fig. 1 Internode growth dynamics of ‘Pinot Noir’ grape

A: 葡萄萌芽前, 芽内部节与节间的分布; B: 葡萄枝条开始萌芽; C和D: 葡萄新梢节间缓慢伸长生长阶段; E和F: 葡萄新梢节间迅速伸长生长阶段; G: 葡萄新梢节间伸长生长趋于停止阶段。

部自下而上, 都呈现出慢-快-慢的生长规律(徐超2018)。在果树中, 葡萄(陈天雨2017)和核桃(刘立强等2018)也有着与其相似的“S”型生长曲线和慢-快-慢的生长规律, 因此, 果树节间的伸长生长具有规律性。

2.2 节间增粗生长

在果树节间伸长生长的同时, 节间的增粗生长也在进行, 且在不同物种中其生长规律也有所差异。陈天雨等(2017)研究发现, 葡萄枝条节间的增粗生长呈现为第一节粗度最大, 之后的节间粗度依次减小。但与葡萄不同, 小麦各节间粗度先增加, 再减少, 最大值出现在第三节间(李红岭等2012)。而节间增粗速率与时间和节位密切相关。如: 枣树枝条在4月增粗生长明显, 5月上旬以后生长速度则开始减缓(赵雨明等2011); 而甘蔗茎秆增粗速率则随节位的增加从快速增粗逐步减缓或趋于平稳(潘有强2003)。

目前已有研究表明, 植物茎持续增粗的重要原因是维管组织(vascular tissue)的不断分裂(Shi等2019)。在植物节间生长过程中, 当节间纵向生长

终止后, 横向生长在次生维管组织中产生次生细胞壁, 使得节间粗度持续增加(Alerding等2017)。而果树节间增粗生长主要受维管形成层的驱动, 维管形成层负责植物茎的次生生长。形成层是一层分裂机能旺盛的细胞, 其组成包括纺锤状原始细胞和射线原始细胞。维管形成层在茎中呈闭环状态并具有持续分裂的能力, 通过平周分裂(periclinal division)和垂周分裂(anticlinal division)不断向内产生次生木质部, 向外产生次生韧皮部(Lehmann和Hardtke 2016), 使茎侧向增厚, 形成一个复杂的运输系统, 为所有植物器官提供营养和水分(Miyashima等2013)。在木质部组织中, 管胞(tracheid)和木纤维发展成次生细胞壁, 为向上生长提供了机械强度。因此维管形成层被认为是一种进化创新, 通过旺盛生长使植株变得高大强壮从而获得更好的光照条件(Wang 2019)。

然而, 在节间增粗生长过程中, 我们发现部分葡萄植株的茎部呈现出异常的扁平状(图2), 这与日常我们观察到的葡萄圆柱状的枝条有很大差异, 且这种现象在‘阳光玫瑰’中更为普遍。这种茎尖顶端分生组织变宽、茎部扁平且叶序混乱(Iliev和Kitin 2011)的变异在植物形态学上十分常见, 被称为扁茎变异。

造成扁茎的因素有很多, 外界的机械压力、温度的骤然变化、播种时间的选择、种植密度的改变及病虫害和植原体的侵染(万倩芸等2020)都会影响植物茎部扁化的几率。从细胞层面上分析, 由于形成层在细胞分裂过程中产生大量的次生木质部, 因此当形成层活动不均等, 即形成层细胞的径向分裂大于切向分裂时便会出现扁茎这一现象(毛学文1991)。扁茎的变异虽然会造成部分植株株型降低、品质变差、产量衰减等弊端, 但与此同时, 也可以很大程度地提高一些植株的观赏价值和生长优势(万倩芸等2017)。如扁茎变异使鸡冠花产生带状花序, 从而大大提高了其观赏性; 而豌豆的变化使其杂交后出现了明显的产量提高、植株强壮等杂种优势。

目前在果树扁茎方面的研究还相对较少, 也尚未有很好的解决和应对措施。在之后的研究中, 应当充分发挥扁茎为果树所带来的优势, 使效益达到最大化; 同时找出果树致扁因素、降低因果树扁化而造成的经济损失, 确保果树的优质高产。

3 植物茎(枝)节间生长调控机制

3.1 外界环境因素

节间生长是果树营养生长的一部分, 其生长需要大量的光合产物、矿质营养和水分等物质的支撑。目前影响节间生长的关键环境因素主要可

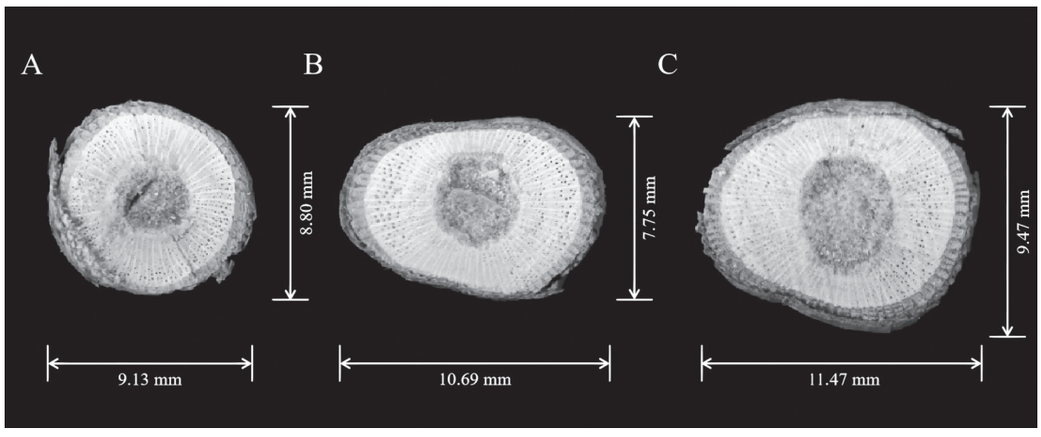


图2 ‘阳光玫瑰’葡萄茎部横截面形态

Fig. 2 Cross-sectional morphology of stem of ‘Sunny Rose’ grape

A: 葡萄正常茎部横截面; B和C: 葡萄异常扁茎横截面。

分为光照、温度、水分三大类。

充足的光照可以大大提高果树叶片的光合能力, 为节间的生长提供更多的光合产物。而光照不足时, 则会造成枝条徒长。在核桃上, 遮阴程度较高的树体枝条生长长度显著增长(梁曼曼等2017)。这点在杏树上也有体现, 光照较弱时, 会表现为枝条徒长且细弱。马肖静等(2022)人最新研究也证实, 适当增加光照强度更有利于番茄幼苗节间的伸长生长, 在红蓝光质组合5R1B (红光:蓝光=5:1)处理下, 番茄幼苗生物量、壮苗指数、光合指标及保护酶活性均显著增加。由此可见, 光照对果树节间的生长具有调控作用。当光照强度大时, 果树顶端优势减弱, 树体健壮; 而当光照强度较弱时, 枝条容易徒长, 使得树体的营养生长消耗增多, 从而抑制生殖生长。

与此同时, 温度的改变也可以调控果树节间生长速率, 有利于培育出形状良好的果树。Erwin等(1992)研究发现节间长度与日温和夜温之间的差异(diurnal temperature fluctuation, DIF)密切相关。随着DIF的增加, 细胞伸长呈线性增加, 但细胞宽度不受影响。另外, 在葡萄中, 低温会诱导其低速率的光合作用和枝条生长(Hendrickson等2010), 新梢生长量的变化随温度的改变而呈现出正相关性(张永涛2018)。此外, Choi等(2003)根据新芽在温暖的条件下生长速率明显高于寒冷条件这一现象探究发现, 温度升高时, 细胞延伸基因*EXPANSIN AI* (*EXPAI*)会强烈上调, 通过松动细胞壁促进细胞生长, 进而达到促进果树节间生长的效果。

另外, 水分对果树节间的生长有很大的影响。若灌溉量不足, 果树新梢长势则会减弱; 而灌溉量过大又会引起果树节间徒长, 且由于节间伸长生长消耗大量光合产物, 导致树体营养生长和生殖生长失衡, 从而使果实品质下降(于坤等2013)。郭绍杰等(2016)通过研究还发现, 低灌溉量情况下节间生长显著弱于其他两种, 而中灌溉量的植株各项优势更为明显。目前普遍使用的调亏灌溉可以将光合产物进行高效分配, 显著抑制果树的营养生长, 合理控制节间长度, 促进生殖生长, 从而使果树达到优质高产。这种节水灌溉可以保持土壤中含水量较低, 从而达到抑制果树枝条节间生长的情况在梨中尤为突出(武阳等2012)。

3.2 栽培措施因素

3.2.1 种植密度

果树种植密度的大小决定了树体可获得营养物质的多少, 若种植密度过大, 则养分供应和光照条件不足, 此时树体营养生长受限, 进而抑制新梢节间的生长。因此探究果树种植密度对节间的调控机制可以为研究果树优质高产、稳产提供思路和研究方向。

目前在果树生产上广泛应用着一种新的栽培模式——矮化密植栽培, 由于矮化砧木中木质部导管短而细, 极大程度地抑制了树体营养物质的运输, 进而抑制节间伸长生长(姜淑苓等2010)。另外, 限根栽培也是调控果树种植密度的一种有效措施。葡萄限根栽培通过控制根系生长面积, 抑制新梢的生长, 达到调节树体营养分配的效果(吴轩等2022)。此外还发现限根栽培程度越大, 对苹果枝条生长的抑制作用就越显著(王伯花2016)。且根域限制有利于对桃树树体水分的调控, 很好地避免了因水分充足造成桃树长势过旺, 也为后续开展桃树的密植栽培提供了便利(庞钰洁等2019)。

3.2.2 植物生长调节剂

植物生长调节剂是调控果树节间生长的关键因素之一, 目前生产上常用的生长调节剂主要有赤霉素(gibberellin, GA) 、多效唑(paclobutrazol, PP_{333})、矮壮素(cycocel, CCC)等。GA在促进果树茎伸长生长方面作用显著, PBZ作为GA的抑制剂, 可抑制新梢节间伸长, 进而有效抑制果树新梢的营养生长。刘芳等(2013)在甜樱桃上研究发现, 对叶面喷施GA_3和PP_{333}后, GA_3可明显促进新梢生长而PP_{333}显著抑制新梢生长。此外, 外源PP_{333}处理苹果枝条后, 节间长度变短, 生长受到抑制, 此时若喷施GA_3可明显解除PP_{333}对新梢生长的抑制作用(Steffens和Wang 1986)。CCC则是通过间接抑制GA使细胞伸长的作用来调控新梢的纵向伸长从而达到抑制果树新梢徒生长的机理, 且通过促进枝条增粗生长进而促进枝条花芽分化(李洪艳等2013)。

在果树旺盛生长期枝条生长迅速, 会打乱营养生长和生殖生长之间的平衡, 不利于果树花芽

分化, 也为日常田间管理增添了许多难度。若单纯依靠人工摘心、打副梢从而达到调控效果无疑是一件耗时耗力的浩大工程, 因此通过喷施生长调节剂控制树体形态是目前生产上常用的措施。研究发现,乙烯(ethylene, ETH)、CCC和PP_{333}均能明显抑制葡萄新梢的生长且不会影响到座果率, 其中以200 mg·L^{-1}浓度效果最佳。且在副梢生长点施用高浓度(200 mg·L^{-1})的生长抑制剂, 同时在新梢生长点施用低浓度(100 mg·L^{-1})的生长抑制剂, 更有利于葡萄新梢的生长及果实品质的提高(潘立忠等2001)。由此可见, 在适当时期选取适宜浓度的生长抑制剂可以有效抑制果树新梢节间生长, 从而达到提高果实品质, 减少人力物力消耗的效果。

3.3 植物激素调控机制

植物生长激素是植物节间生长发育的重要信号。目前, 已证实参与调控植物节间长度的激素包括赤霉素、油菜素内酯、生长素、独脚金内酯和茉莉酸等。可见, 植物激素是调控果树株型和节间生长的重要媒介。

3.3.1 赤霉素

赤霉素(GA)主要通过激活细胞分裂和细胞伸长来刺激节间伸长(Kaneko等2010)。GA在梨树枝条伸长过程中起着重要作用(刘若南等2021), 且适宜浓度GA的喷施也会使蓝果树苗的高度明显增加(胡光平等2018)。经GA处理后的甘蔗节间高度也显著增加, 且中部的伸长最为明显(吴建明等2009)。Ranwala和Miller (2008)还发现, GA可以影响郁金香节间酸性转化酶的活性, 从而使蔗糖可以分解为易于在伸长细胞中利用的己糖, 进而促进节间的伸长, 且这种影响在节间下部比上部更显著。此外, Ayano等(2015a)在水稻中的研究也发现GA促进了深水水稻节间伸长; 相反, GA生物合成和信号转导基因的突变阻碍了深水水稻的节间伸长, 由此表明GA的生物合成和信号转导是节间伸长的关键。

3.3.2 生长素

IAA参与植物生长发育的许多方面, 如细胞分裂和伸长、分化、衰老和开花(Yoshihiro和Keiichirou 2012)。其对果树生长的调控随浓度的变化而表现出不同的效果, 低浓度时促进细胞伸长, 高浓度时促进细胞分裂(邹锋康等2018)。在节间伸长和成熟过程中, IAA信号显著下降, 然后略有增加(Wang等2016)。王进等(2010)研究发现, IAA可以诱导次生木质部的形成, 促进梨树枝条活化茎的生长, 从而达到促进节间生长的效果。康鸾(2009)还发现, 在不同株型桃树中, 柱形桃梢尖的IAA含量显著高于其他桃树, 这表明IAA有效抑制桃树的分枝。此外, 有研究发现, 用羊毛脂膏将IAA注射到节间顶部的剪切面, 可以恢复茎的生长(Saniewski等2005), 由此可见IAA对果树茎的伸长生长起着至关重要的作用。还有猜测生长素可能在花中产生, 并向下运输到节间以促进生长。Xu等(2008)据此进行深入探究发现顶部节间蛋白可能是生长素导致花茎快速伸长的主要来源。

3.3.3 油菜素内酯

油菜素内酯(brassinolide, BRs)是植物生长发育所必需的促生长天然产物, 是一组在植物生长发育中发挥重要作用的类固醇激素(Divi和Krishna 2009), 在细胞的伸长和分裂中发挥着重要的作用。目前BR信号系统在拟南芥和水稻中已经建立(Kir等2015), 大量BR相关的基因也被发现在伸长的节间中表达(Peng等2013), 内源性BR已被证实是促进竹笋节间伸长的主要因素(Zhang等2020)。此外, 分子遗传学方法表明, 植物侏儒症通常是由植物激素如GA和BRs的生物合成和感知缺陷引起的(Yamamuro等2000)。

3.4 分子调控机制

随着对分子生物技术方面的深入发展, 果树茎(枝)节间生长的调控基因也逐渐被证实。目前已有的研究, 将果树节间生长的调控基因分为直接调控基因和间接调控基因两大类: 其中直接调控基因主要指与细胞壁生长相关的基因; 间接调控基因则是植物激素合成代谢及信号转导的相关基因(图3)。

分子遗传揭示植物激素的合成和代谢与节间生长有着密切联系, 其中GA对果树新梢节间伸长生长影响显著。Ayano等(2015)发现GA生物合成基因*OsGA20ox2*在深水稻中积累量高于普通栽培稻, 有利于深水水稻节间的伸长生长(Kuroh等2018)。对苹果而言, 抑制*GA20ox2*基因的表达, 会使果树出现矮化性状(魏灵珠等2012)。而在桃树矮化突

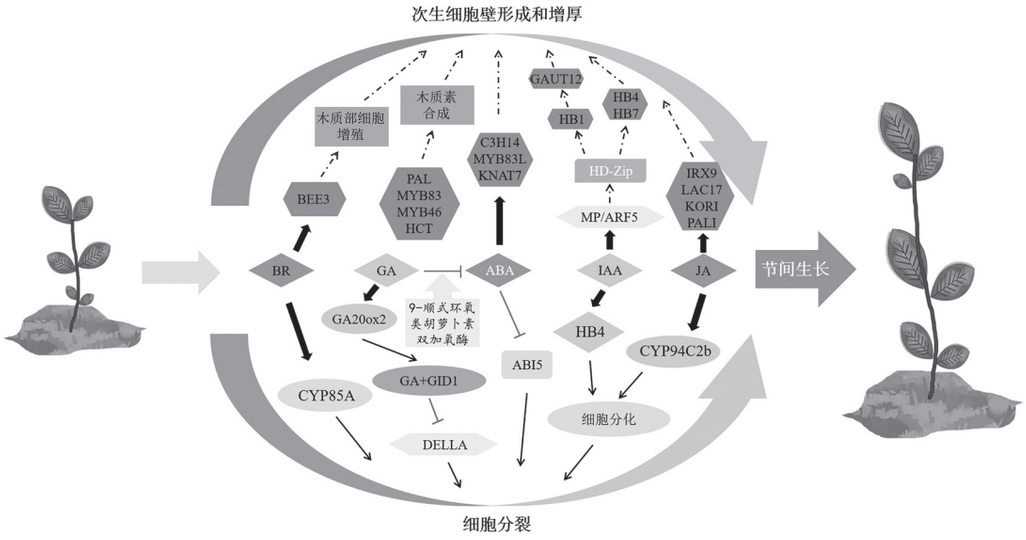


图3 节间生长分子调控模式图

Fig. 3 Molecular regulation model of internode growth

变体植株中还发现GA受体蛋白GID1基因启动子序列的突变会降低桃树对GA的敏感度, 从而抑制桃树生长(谭彬等2019)。此外, 最新研究发现, GA_3可以抑制9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxy carotenoid dioxygenase)的活性, 降低脱落酸(abscisic acid, ABA)信号途径中关键基因的表达水平, 如*ABI5*, 从而达到促进果树节间生长的效果(杨铝等2022)。拟南芥上研究发现ABA影响茎秆中次生细胞壁的形成和木质素的沉积。在ABA缺陷突变体中, 一些次生细胞壁增厚的调控因子, 如*AtMYB83*被显著下调(Liu等2021)。而与次生细胞壁形成相关的3个基因*MYB83L*、*C3H14* (Chai等2015)和*KNAT7* (Wang等2020), 响应ABA信号而显著上调。BRs也在茎秆伸长中起促进作用, 是一种促进植物茎秆伸长的甾类植物激素, 研究发现拟南芥和水稻的BR突变体都表现出茎秆和叶伸长缺陷表型(Mori等2002)。而在BRs合成过程中*CYP85A1*基因参与了重要的催化反应步骤, 陈炜等(2019)发现*CYP85A1*基因在竹类植物茎秆及节间伸长发育过程中具有促进作用。此外, 在杨树中还发现BRs可以诱导*BEE3*基因, 使得维管形成层细胞增殖成木质部的能力变强, 进而达到促进枝条延伸的作用(王俐锋2019)。茉莉酸(jasmonate, JA)的作用则是调节细胞分裂和分化, 其中*CYP94C2b*过表达通过增加JA衍生物的积累或影响JA信号持续时间的方式, 从而增加细胞的数量, 影响其茎秆生长状态(Kurotani等2015)。

与细胞壁生长相关的基因也是目前节间生长研究方面的热点。在拟南芥中AtHB1是一种同源亮氨酸拉链I (HD-Zip I)转录因子, 通过对AtHB1突变植物的转录组分析发现, AtHB1通过修饰细胞伸长相关基因的表达来调控拟南芥幼苗下胚轴的生长(Capella等2015)。GAUT1相关基因家族中的*GAUT12*是AtHB1的下调基因, 该基因被认为对次生细胞壁完整性有积极影响(Persson等2007)。杨树HD-Zip III家族中的PtrHB4和PtrHB7也均被证实可以诱导形成层活性和木质部细胞分化, 并发现生长素响应因子MP/ARF5可以激活杨树维管组织中HD-ZIP III基因的表达。且PtrHB4可能与生长素和细胞分裂素信号通路有关, 当植株中*HB4*基因表达被抑制时, 植物生长素反应相关基因包括*TIR1*、*AUX1*和*PIN1*下调(Zhu等2018)。

Chen等(2022)更是首次在毛竹中发现了许多与次生细胞壁增厚相关的基因。在次生细胞壁开始增厚时, 发现了与木质素合成相关的基因, 如*PALs*和*HCTs*显著上调。此外MYB转录因子基因

中的*MYB83*和*MYB46*也发生了强烈上调, 而过表达的*MYB83*能够激活纤维素、木聚糖和木质素的许多生物合成基因, 并同时诱导异位次生壁沉积, 从而有助于次级细胞壁的增厚(McCarthy等2009)。此外, 通过机械压力的进一步测试, 也直接增加了*IRX9*、*LAC17*、*KORI*、*PALI*等与二次细胞壁增厚相关基因的表达量, 这些基因在次生细胞壁快速增厚模块中也有强烈表达。

4 总结

果树节间生长发育过程中受到多种因素的调控, 其调控机制复杂且多变。节间生长在果树的生长发育过程中起着极为重要的作用, 其伸长生长与增粗生长很大程度影响了果树的树体形态, 并决定了果实产量和品质。目前, 已有多位学者对节间的生长规律及其调控机制进行了系统的探究, 对节间伸长、增粗生长相关的基因进行了进一步研究, 发现了激素调控基因如GA的生物合成基因*GA20ox2*以及调控节间细胞壁生长的MYB转录因子中的*MYB83*和*MYB46*基因, 但是目前在果树分子水平的相关研究水平还较浅。另外, 关于激素对节间伸长的调控虽然已有部分研究, 但尚未很好的解释其与果树新梢节间伸长生长所呈现出的非连续性之间的关联和机制。近些年, 节间伸长也一直是植物生理学的热点, 但整体上研究还较少, 仍需进一步的深入。

参考文献(References)

Alerding AB, Waalkes MR, Hill ES, et al (2017). Stem growth during seed production in soybean: implications for pod yield. J Crop Improv, 32 (2): 156–174

Avila LM, Cerrudo D, Swanton C, et al (2016). Brevis plant1, a putative inositol polyphosphate 5-phosphatase, is required for internode elongation in maize. J Exp Bot, 67: 1577–1588

Ayano M, Kani T, Kojima M, et al (2015). Gibberellin biosynthesis and signal transduction is essential for internode elongation in deepwater rice. Plant Cell Environ, 37 (10): 2313–2324

Capella M, Ribone PA, Arce AL, et al (2015). Archbishops thaliana *HomeoBox 1* (*AtHB1*), a Homedomain-Leucine *Zipper I* (*HD-Zip I*) transcription factor, is regulated by PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 1 to promote hypocotyl elongation. New Phytol, 207 (3): 669–682

Chai G, Kong Y, Zhu M, et al (2015). Arabidopsis C_3H_{14} and C_3H_{15} have overlapping roles in the regulation of secondary wall thickening and anther development. J Exp Bot, 66 (9): 2595–2609

Chen M, Guo L, Ramakrishnan M, et al (2022). Rapid growth of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*): cellular roadmaps, transcriptome dynamics, and environmental factors. Plant Cell, 34 (10): 3577–3610

Chen TY, Gao XY, Wu X, et al (2017). Dynamic simulation model for branch growth of Red Globe grape. Acta Agric Univ Zhejiangensis, 29 (7): 8 (in Chinese with English abstract) [陈天雨, 高晓阳, 吴翔等(2017). 红地球葡萄枝条生长动态模拟模型研究. 浙江农业学报, 29 (7): 8]

Chen W, Zhao JW, Zhang ZJ, et al (2019). Cloning and expression analysis of *CYP85A1* genes in bamboo plants. J Nucl Agric Sci, 33 (4): 653–663 (in Chinese with English abstract) [陈炜, 赵建文, 张智俊等(2019). 竹类植物中*CYP85A1*基因的克隆及表达分析. 核农学报, 33 (4): 653–663]

Chen X (2021). Variations in patterns of internode and branch lengths for several bamboo species. Plant Biosyst, 155 (6): 1088–1099

Chen Y, Dan Z, Gao F, et al (2020). Rice GROWTH-REGULATING FACTOR7 modulates plant architecture through regulating GA and indole-3-acetic acid metabolism. Plant Physiol, 184 (1): 393–406

Choi DS, Lee Y, Kende H, et al (2003). Regulation of expansin gene expression affects growth and development in transgenic rice plants. Plant Cell, 15 (6): 1386–1398

Divi UK, Krishna P (2009). Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. New Biotechnol, 26 (3–4): 131–136

Erwin JE, Heins RD, Carlson W, et al (1992). Mini review diurnal temperature fluctuations and mechanical manipulation affect plant stem elongation. Plant Growth Regul Soc Am, 20 (1): 1

Guo SQ, Wang WG, Zhang J, et al (2016). Effect of irrigation quantity on new shoots and leaf growth of wine grape. Jiangsu Agric Sci, 44 (2): 213–214 (in Chinese) [郭绍杰, 王文革, 张静等(2016). 灌溉量对酿酒葡萄新梢及叶片生长的影响. 江苏农业科学, 44 (2): 213–214]

Hendrickson L, Ball MC, Wood JT, et al (2010). Low temperature effects on photosynthesis and growth of grapevine. Plant, Cell Environ, 27 (7): 795–809

Hu GP, Wang GP, Han TS, et al (2018). The effect of gibberellin for nyssa sinensis seed germination and seedling growth in central Guizhou area. For Sci Technol, 43 (2): 1–4 (in Chinese with English abstract) [胡光平, 王桂萍,

韩堂松等(2018). 赤霉素对贵州黔中地区蓝果树种子萌发及幼苗生长的影响. 林业科技, 43 (2): 1–4]

Iliev I, Kitin P (2011). Origin, morphology, and anatomy of fasciation in plants cultured *in vivo* and *in vitro*. Plant Growth Regul, 63 (2): 115–129

Jiang SL, Chen CL, Wang F, et al (2010). Study on the changes of anatomical structure and endogenous hormones in the pear trees of compact type. J Fruit Sci, 27 (2): 203–206 (in Chinese with English abstract) [姜淑苓, 陈长兰, 王斐等(2010). 紧凑型梨解剖结构及内源激素变化. 果树学报, 27 (2): 203–206]

Kaneko M, Itoh H, Inukai Y, et al (2003). Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? Plant J, 35 (1): 104–115

Kang L (2009). Study on differences of growth dynamic and matter distribution on three plant types peach (dissertation). Taian, Shandong: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [康鸾(2009). 三种不同株型桃树生长动态和物质分配差异的研究(学位论文). 山东泰安: 山东农业大学]

Kebrom TH, Mckinley B, Mullet JE (2017). Dynamics of gene expression during development and expansion of vegetative stem internodes of bioenergy sorghum. Biotechnol Biofuels, 10 (1): 1–16

Kir G, Ye H, Nelissen H, et al (2015). RNA interference knockdown of BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1 in maize reveals novel functions for brassinosteroid signaling in controlling plant architecture. Plant Physiol, 169 (1): 826–839

Kuroh T, Nagai K, Gamuyao R, et al (2018). Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. Science, 361 (6398): 181–185

Kurotani KI, Hattori T, Takeda S (2015). Overexpression of a *CYP94* family gene *CYP94C2b* increases internode length and plant height in rice. Plant Signal Behav, 10 (7): e1046667

Lehmann F, Hardtke CS (2016). Secondary growth of the Arabidopsis hypocotyl-vascular development in 4 dimensions. Curr Opin Plant Biol, 29: 9–15

Li HL, Gao XY, Zhang MY, et al (2012). Simulation models of internode dynamic growth in barley. Agric Res Arid Areas, 30 (4): 129–132 (in Chinese with English abstract) [李红岭, 高晓阳, 张明艳等(2012). 大麦茎秆生长动态模拟模型. 干旱地区农业研究, 30 (4): 129–132]

Li HY, Wen RD, Lin L, et al (2013). Preliminary research report on cycocel (CCC) regulating shoot growth of 'Kyoho' grape. J South Agric, 44 (8): 1324–1327 (in Chinese with English abstract) [李洪艳, 文仁德, 林玲等(2013). 矮壮素调控巨峰葡萄新梢生长研究初报. 南方农业学报, 44 (8): 1324–1327]

Liang MM, Gong MM, Li H, et al (2017). Effects of light stress on the second year growth and development of 'Lyuling' *Juglans regia* L. North Hortic, (17): 34–39 (in Chinese with English abstract) [梁曼曼, 弓萌萌, 李寒等(2017). 光胁迫对翌年'绿岭'核桃树体生长发育的影响. 北方园艺, (17): 34–39]

Liu C, Yu HS, Rao XL, et al (2021). Abscisic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in Arabidopsis thaliana through phosphorylation of *NST1*. Proc Natl Acad Sci USA, 118 (5): e2010911118

Liu F, Yuan HS, Shen XJ, et al (2013). Effects of GA_3 And PP_{333} on shoot growth and gene expression of gibberellins metabolism in *Prunus avium*. J Nucl Agric Sci, 27 (3): 272–278 (in Chinese with English abstract) [刘芳, 袁华招, 沈欣杰等(2013). 外源GA_3和$PP3_{33}$对甜樱桃新梢生长及赤霉素代谢关键基因表达的影响. 核农学报, 27 (3): 272–278]

Liu LQ (2018). Growth dynamic analysis of shoots and mixed buds in Wen 185 and Xinxin 2 walnut. Nonwood For Res, 36 (4): 150–154 (in Chinese with English abstract) [刘立强(2018). 温185和新新2核桃枝条与混合芽的生长动态分析. 经济林研究, 36 (4): 150–154]

Liu RN, Tao XY, Jiao YR, et al (2021). Identification and expression analysis of gibberellin receptor gene (*GID1*) in pear. Plant Physiol J, 57 (7): 1527–1537 (in Chinese with English abstract) [刘若南, 陶星宇, 焦玉茹等(2021). 梨赤霉素受体基因GID1的鉴定及表达分析. 植物生理学报, 57 (7): 1527–1537]

Ma XJ, Liu ZQ, Liu Y, et al (2022). Effects of night light supplementation with different red and blue sepectrum combinations on growth and physiological characters of tomato seedlings. Shandong Jiangsu Agric Sci, 54 (2): 51–56 (in Chinese with English abstract) [马肖静, 刘志强, 刘勇鹏等(2022). 不同红蓝光质组合夜间补光对番茄幼苗生长生理指标的影响. 山东农业科学, 54 (2): 51–56]

Mao XW (1991). Abnormal cell activity in stem cambium. J Tianshui Norm Univ, (1): 72–74 (in Chinese) [毛学文(1991). 茎形成层细胞活动的异常现象. 天水师专学报, (1): 72–74]

McCarthy RL, Zhong RQ, Ye ZH (2009). *MYB83* is a direct target of *SND1* and acts redundantly with *MYB46* in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in Arabidopsis. Plant Cell Physiol, 50 (11): 1950–1964

Miyashima S, Sebastian J, Lee JY, et al (2013). Stem cell function during plant vascular development. EMBO J, 32 (2): 178–193

Mori M, Nomura T, Ooka H, et al (2002). Isolation and characterization of a rice dwarf mutant with a defect in brassinosteroid biosynthesis. Plant Physiol, 130 (3): 1152–1161

Pan GQ (2009). Anatomy of plant stem structure. Mod Agric Sci Tech, (11): 108–109 (in Chinese) [潘国清(2009). 植物茎构造剖析. 现代农业科技, (11): 108–109]

Pan LZ, Ma BG, Lu Q, et al (2001). Effect of growth modulator on grape branch growth. J Shihezi Univ (Nat Sci), (2): 126–128 (in Chinese with English abstract) [潘立忠, 马兵钢, 路琦等(2001). 不同生长调节剂对新疆秋黑葡萄枝条生长的影响. 石河子大学学报(自然科学版), (2): 126–128]

Pan YQ (2003). Studies on the relative physiological and biochemical characters in sugarcane during the growth of internodes (disseration). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [潘有强(2003). 甘蔗节间生长与相关的生理生化研究(学位论文). 福州: 福建农林大学].

Pang YJ, Zhu XH, Tao NY, et al (2019). Effect of root restriction on growth and flowering of young peach trees in central leader form. Acta Agric Shanghai, 35 (5): 33–38 (in Chinese with English abstract) [庞钰洁, 竺啸恒, 陶宁颖等(2019). 根域限制栽培对主干形桃幼树生长及成花的影响. 上海农业学报, 35 (5): 33–38]

Peng Z, Zhang C, Zhang Y, et al (2013). Transcriptome sequencing and analysis of the fast growing shoots of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). PLOS One, 8 (11): e78944

Persson S, Caffall KH, Freshour G, et al (2007). The Arabidopsis irregular xylem8 mutant is deficient in glucuronoxylan and homogalacturonan, which are essential for secondary cell wall integrity. Plant Cell, 19 (1): 237–255

Ranwala AP, Miller WB (2008). Gibberellin-mediated changes in carbohydrate metabolism during flower stalk elongation in tulips. Plant Growth Regul, 55 (3): 241–248

Saniewski M, Okubo H, Miyamoto K, et al (2005). Auxin induces growth of stem excised from growing shoot of cooled tulip bulbs. J-Fac Agric Kyushu Univ, 50: 481–488

Serrano-Mislata A, Sablowski R (2018). The pillars of land plants: new insights into stem development. Curr Opin Plant Biol, 45: 11–17

Shi D, Lebovka I, Sanchez P, et al (2019). Bifacial cambium stem cells generate xylem and phloem during radial plant growth. Development, 146 (1): dev171355

Steffens GL, Wang SY (1986). Biochemical and physiological alteration in apple trees caused by a gibberellin biosynthesis inhibitor, paclobutrazol. Acta Hortic, 179 (179): 433–442

Tan B, Wang T, Hao PB, et al (2019). Effects of GA_3 and PBZ on shoot growth and expression of GA-related genes in peach. Acta Agric Boreali-Sin, 34 (2): 25–34 (in Chinese with English abstract) [谭彬, 王婷, 郝鹏博等(2019). 外源GA_3和PBZ对桃枝条生长及其GA相关基因表达的影响. 华北农学报, 34 (2): 25–34]

Wan QY, Chen LN, Deng J, et al (2017). Research progress on the formation mechanism of plants fasciation. Mol Plant Breed, 15 (9): 3717–3722 (in Chinese with English abstract) [万倩芸, 陈丽娜, 邓娟等(2017). 植物扁茎形成机制研究进展. 分子植物育种, 15 (9): 3717–3722]

Wan QY, Zhang XQ, Yu K, et al (2020). Molecular detection and identification of 'Candidatus Phytoplasma asteris' related strain associated with atractylodes lancea. Mol Plant Breed, 18 (8): 2657–2662 (in Chinese with English abstract) [万倩芸, 张秀桥, 余坤等(2020). 扁茎变异茅苍术植原体的分子检测及鉴定. 分子植物育种, 18 (8): 2657–2662]

Wang BH (2016). Effects of root restriction on apple nursery trees qulity and ralated physiological mechanisems research (disseration). Xianyang, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [王伯花(2016). 限根栽培对苹果苗木质量的影响及相关生理机制研究(学位论文). 陕西咸阳: 西北农林科技大学]

Wang F, Yu Z, Zhang M, et al (2022). *ZmTE1* promotes plant height by regulating intercalary meristem formation and internode cell elongation in maize. Plant Biotechnol J, 20 (3): 526–537

Wang H (2019). Regulation of vascular cambium activity. Plant Sci, 291: 110322

Wang J, Ou Y, Wu Z (2010). Content changes of endogenous hormones in course of growth pear. Southwest China J Agric Sci, 23 (6): 1842–1847 (in Chinese with English abstract) [王进, 欧毅, 武峥(2010). 梨树生长过程中内源激素含量变化研究. 西南农业学报, 23 (6): 1842–1847]

Wang LF (2019). The molecular mechanism of mepiquat chloride inhibiting internode elongation of cotton seedlings (disseration). Xinxiang, Henan: Henan Normal University (in Chinese with English abstract) [王俐锋(2019). 缩节安抑制棉花幼苗节间伸长的分子机制探究(学位论文). 河南新乡: 河南师范大学]

Wang S, Ma Y, Wan C, et al (2016). Immunolocalization of endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the shoot internodes of *Fargesia yunnanensi*s bamboo during development. J Am Soc Hortic Sci, 141 (6): 563–572

Wang SM, Yamaguchi M, Grienenberger E, et al (2020). The Class *II KNOX* genes *KNAT3* and *KNAT7* work cooperatively to influence deposition of secondary cell walls that provide mechanical support to Arabidopsis stems. Plant J, 101 (2): 293–309

Wei LZ, Cheng JH, Li L, et al (2012). Regulation of plant height by gibberellins biosynthesis and signal transduction. Chin J Biotechnol, 28 (2): 144–153 (in Chinese with English abstract) [魏灵珠, 程建徽, 李琳等(2012). 赤霉

素生物合成与信号传递对植物株高的调控. 生物工程学报, 28 (2): 144–153]

Wu JM, Li YR, Yang L, et al (2009). Relationship between gibberellin-induced internode elongation and endogenous hormone changes in sugarcane. Chin J Trop Crops, 30 (10): 1452–1457 (in Chinese with English abstract) [吴建明, 李杨瑞, 杨柳等(2009). 赤霉素诱导甘蔗节间伸长与内源激素变化的关系. 热带作物学报, 30 (10): 1452–1457]

Wu X, Geng KQ, Wang R, et al (2022). Study on photosynthetic characteristics and fruit quality of wine grapes under two cultivation patterns. Sino-overseas Grape Wine, (2): 8–19 (in Chinese with English abstract) [吴轩, 耿康奇, 王瑞等(2022). 两种栽培模式下酿酒葡萄光合特性及果实品质的研究. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 8–19]

Wu Y, Wang W, Lei TW, et al (2012). Impact of regulated deficit irrigation on growth and fruit yield of mature fragrant pear trees under trickle irrigation. Trans Chin Soc Agric Eng, 28 (11): 118–124 (in Chinese with English abstract) [武阳, 王伟, 雷廷武等(2012). 调亏灌溉对滴灌成龄香梨果树生长及果实产量的影响. 农业工程学报, 28 (11): 118–124]

Xu C (2018). Physiological and ecological characteristics of *Phyllostachys edulis* in the fast growing period (dissertation). Hangzhou: Zhejiang Agric & Forestry Univ (in Chinese with English abstract) [徐超(2018). 毛竹快速生长期的生理生态特征(学位论文). 杭州: 浙江农林大学]

Xu RY, Niimi Y, Ohta Y, et al (2008). Changes in diffusible indole-3-acetic acid from various parts of tulip plant during rapid elongation of the flower stalk. Plant Growth Regul, 54 (2): 81–88

Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, et al (2000). Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint. Plant Cell, 12 (9): 1591–1605

Yang L, Sun WK, Wang YH, et al (2022). Study on the mechanism of exogenous gibberellin promoting seed germination of *Phellodendron chinense* Schneid. Plant Physiol J, 58 (11): 2163–2172 (in Chinese with English abstract) [杨铝, 孙文恺, 王雅寒等(2022). 外源赤霉素促进川黄檗种子萌发的机理研究. 植物生理学报, 58 (11): 2163–2172]

Yoshihiro M, Keiichirou N (2012). The pathway of auxin biosynthesis in plants. J Exp Bot, 63 (8): 2853–2872

Yu K, Yu SL, Xu WB, et al (2013). Effects of water and nitrogen treatments on nitrogen metabolism and root development of *Vitis vinifera* 'Cabernet Sauvignon' seedlings under mulched drip irrigation in the arid area. J Fruit Sci, 30 (6): 975–982 (in Chinese with English abstract) [于坤, 郁松林, 许雯博等(2013). 干旱区膜下滴灌不同灌水和施氮水平对'赤霞珠'葡萄幼苗氮素代谢和根系发育的影响. 果树学报, 30 (6): 975–982]

Zhang XG, Hou XB, Liu YH, et al (2019). Maize brachytic2 (br2) suppresses the elongation of lower internodes for excessive auxin accumulation in the intercalary meristem region. BMC Plant Biol, 19: 589

Zhang YT (2018). Correlation between temperature in greenhouse and grape growth in high altitude area. Gansu Agr Sci Techn, (7): 59–62 (in Chinese with English abstract) [张永涛(2018). 高海拔区日光温室温度与葡萄生长的相关性研究. 甘肃农业科技, (7): 59–62]

Zhang Z, Yang X, Cheng L, et al (2020). Physiological and transcriptomic analyses of brassinosteroid function in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) seedlings. Planta, 252 (2): 1–13

Zhao YM, Lu GB, He YC (2011). Dynamics of growth and development of ziziphus jujuba serial cultivars. J Northeast Forestry Univ, 39 (9): 45–48 (in Chinese with English abstract) [赵雨明, 卢桂宾, 贺义才(2011). 帅枣系品种枝条果实生长发育动态. 东北林业大学学报, 39 (9): 45–48]

Zhu Y, Song D, Xu P, et al (2018). A *HD-ZIP III* gene, *PtrHB4*, is required for interfascicular cambium development in Populus. Plant Biotechnol J, 16 (3): 808–817

Zou FK, Wang QH, Zhou JC, et al (2018). Auxin regulating plant growth and development: research progress. Chin Agric Sci Bull, 34 (24): 34–40 (in Chinese with English abstract) [邹锋康, 王秋红, 周建朝等(2018). 生长素调节植物生长发育的研究进展. 中国农学通报, 34 (24): 34–40]