

葡萄种质资源果实形状的鉴定评价

张长运, 王境杨, 樊秀彩, 张颖, 姜建福, 刘崇怀, 孙磊

(中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009)

摘要: 为探究不同果形葡萄的种质特点和性状差异, 以国家葡萄种质资源圃(郑州)的666份种质资源为材料, 对果实的纵径、横径、单粒重和种子粒数等进行统计分析和综合评价, 并对果实形状相关基因的表达量进行分析。结果表明, 葡萄栽培品种果形类型丰富, 可分为圆形、扁圆形、长圆形、近圆形、长椭圆形、椭圆形、倒卵形、卵圆形、弯形、鸡心形和束腰形11种, 野生种质果实基本为圆形, 仅刺葡萄中有少量椭圆形和鸡心形种质。欧亚种较欧美杂种果形类型更丰富; 酿酒葡萄果实主要为圆形和椭圆形, 较鲜食葡萄果形类型少。圆形(3.9 g)和鸡心形(3.4 g)葡萄平均单粒重较小, 长圆形(6.3 g)和倒卵形(7.1 g)葡萄平均单粒重较大。葡萄单粒重与纵径、横径呈正相关, 不同果形葡萄的单粒重与纵径、横径的一元回归方程存在一定差异; 葡萄种子数量以2~3粒居多, 其中, 具有5~6粒种子的种质多为圆形果, 无核品种的果实以椭圆形居多。对葡萄果形候选基因进行实时荧光定量分析, 发现基因 *VvFUL1^A*、*VvSUN* 在长果(长圆形和弯形)与圆果(椭圆形和近圆形)品种中的表达量有显著差异, 可能是调控葡萄果形的重要候选基因。本研究为将来葡萄育种工作以及围绕果形开展的研究工作提供了一定参考。

关键词: 葡萄; 果粒形状; 种质资源; 基因表达

Evaluating the Variation of Berry Shapes in Grape Germplasm Resources

ZHANG Changyun, WANG Jingyang, FAN Xiucui, ZHANG Ying, JIANG Jianfu, LIU Chonghuai, SUN Lei

(Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009)

Abstract: In order to evaluate the variations among different grape varieties with distinct berry shapes, 666 grape germplasms were planted in the National Grape Germplasm Repository (Zhengzhou), and the berry shape associated characters were measured. Comprehensive evaluation and statistical analysis were carried out on the phenotypic variation of berry vertical and transverse diameter, individual berry weight and seed number, and the expression levels of genes that related to berry shape were analyzed as well. The analysis showed that, the berry shapes of cultivated varieties could be categorized into 11 types, namely round, obloid, oval shape, nearly round, long oval, broad lipsoid, obovoid, ovoid, curved shape, chicken heart shape and waist shape. In contrast, the berry shape of wild germplasms was mainly round, only a few were identified with broad lipsoid and chicken heart shaped in the species *Vitis davidii*. The germplasms of *V. vinifera* L. showed richer diversity on the berry shapes than the *V. vinifera* × *V. labrusca* hybrids. Wine grapes are mainly round and oval, with fewer types of the berry shape than table grapes. Statistical analysis of individual berry weight across different berry shapes revealed

收稿日期: 2024-02-22 网络出版日期: 2024-09-11

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240222002>

第一作者研究方向为葡萄种质资源, E-mail: 1182992370@qq.com

通信作者: 孙磊, 研究方向为葡萄种质资源与遗传育种, E-mail: sunlei01@caas.cn

刘崇怀, 研究方向为葡萄种质资源与遗传育种, E-mail: liuchonghuai@caas.cn

基金项目: 河南省科技攻关(232102110206); 中国农业科学院科技创新工程专项经费项目(CAAS-ASTIP-2023-ZFRI); 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-29-yz-1)

Foundation projects: The Scientific and Technological Research in Henan Province (232102110206); The Agricultural Science and Technology Innovation Program of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2023-ZFRI); The China Agriculture Research System (CARS-29-yz-1)

that the average individual berry weight of round (3.9 g) and chicken heart grape (3.4 g) was lower, and that of oval shape (6.3 g) and obovoid grape (7.1 g) was higher. The individual berry weight was found positively correlated with the vertical diameter and the transverse diameter of the berry, and the regression equations differed across types of berry shape. The number of seeds in single berry ranged from 0 to 6. Among these, grape varieties are most commonly with 2 seeds, followed by 3 seeds. Varieties with 5 or 6 seeds were rare and were predominantly found in round grapes. Quantitative reverse-transcript PCR (qRT-PCR) analysis was performed on those candidate genes of grape berry shape, the expression level of gene *VvFUL1*⁴ and *VvSUN* showed significant differences between types of elongated shape (eg. oval and curved) and round shape (eg. broad lipoid and nearly round), which might be important regulators of the grape berry shape. This study provides references for future grape breeding and fruit shape research.

Key words: grape; berry shape; germplasm resources; gene expression

葡萄作为最古老的水果之一,深受人们喜爱,在全世界广泛种植,果实可用来酿酒、鲜食、制干、制汁等^[1]。不同国家和地区对葡萄的使用侧重不同,在西方国家葡萄主要以酿制葡萄酒为主^[2],而我国是鲜食葡萄生产和消费最大的国家,鲜食葡萄品种多元化能够促进我国葡萄产业的发展^[3]。葡萄果实的形状、香味、颜色、果粒大小、种子有无等性状是影响鲜食葡萄商品价值的重要性状,也是现代葡萄育种关注的重要目标性状。随着科学技术的发展,育种方法已经由杂交育种、实生选种、无性选种和芽变选种等常规育种手段发展到分子育种^[4],由传统的经验育种逐渐过渡到精准育种,有效提高了育种效率,缩短了获得目标性状的育种时间。葡萄果形是重要的目标性状之一,直接影响消费者购买时的直观感受,近年来随着经济的快速发展,人民生活水平不断提高,物质需求日益增长,越来越多奇特果形的葡萄品种走向市场,如美人指、甜蜜蓝宝石等,独特的外观更能吸引消费者的眼球。

葡萄品种最初都为野生类型,且野生葡萄果实形状普遍为圆形,果粒较小^[5-6],在漫长的自然驯化和遗传选择过程中,逐渐产生了具有不同果实大小和形状的栽培种质类型^[7-8]。果实形状的变化不仅是驯化过程中自然选择的结果,也是遗传改良过程中人工选择的结果。如野生葫芦的果实小且圆,而驯化的果实较大,且形状类型丰富^[9];野生甜瓜的果实通常也是圆形,但栽培果实具有倒卵形、扁平形、圆形和椭圆形等形状^[10]。葡萄种质资源丰富,广泛分布于世界各地,根据不同分布区,主要分为欧亚种群、北美种群和东亚种群,不同种群之间性状差异较大。欧亚种群仅有欧亚种一个种,为驯化程度最高的一个种,具有粒大、含糖量高和产量高等特

点,适合酿酒与鲜食,世界上绝大多数栽培品种来源于该种,如红地球、赤霞珠等。东亚种群种类较多,保留有大量野生资源,虽然直接利用的较少,但其保留的丰富抗性资源,在葡萄抗性育种中发挥着重要作用^[11]。中国为东亚种群的集中分布区,野生葡萄资源丰富,其中刺葡萄、山葡萄、毛葡萄在生产上已经有一定栽培,并且作为重要的抗性资源也已逐渐应用于葡萄抗性育种中^[12]。如利用山葡萄抗寒的特点与欧亚种葡萄杂交,培育了优质抗旱品种凌丰红以及以山葡萄为砧木提高了欧亚种葡萄黑比诺的耐旱和耐寒能力^[13-14]。北美种群表现出良好的抗性,常用于抗性育种,如利用欧亚种和美洲种杂交,培育了大量抗性较强的欧美杂交种广泛应用于葡萄生产中。此外,北美种群在葡萄抗根瘤蚜中的利用,对整个葡萄产业具有重要意义^[15-18]。丰富的种质资源是选育优良品种的基础,对葡萄种质资源果形性状进行系统的鉴定与评价,有助于理清葡萄果形的遗传规律。

葡萄果实形状为数量遗传性状,除了发挥主导作用的遗传因素外,还与植株营养状况、环境条件和植物激素水平等有关^[19],在生产中,虽然能通过外施植物激素来改善果形,但无法改变果型^[20-21]。遗传物质是影响果形的决定因素,因此从遗传机制方面明确果形影响因子,对遗传改良有重要价值。果实形状通常由果实直径、果实长度和果形指数来定义,果形指数是果实纵径与横径的比值。QTL定位研究揭示了果实形状变异的遗传基础。在番茄中,*fas*和*lc*主要通过增加分室数来控制果实的形状,*sun*、*ovate*、*sov1*、*fs8.1*和*globe*主要通过改变细胞分裂模式来参与果实的伸长^[22-24]。FS1.2、FS2.1和FS3.2是黄瓜果形重要的QTLs,其中FS3.2对果实直径和长度有较大影

响^[25-26], FS1.2 和 FS2.1 是控制黄瓜圆果形的两个主要效应 QTLs^[27-28]。番茄和黄瓜在果形调控机制方面的研究已较为深入, 是研究果实形状很好的模型, 而葡萄果形方面的研究仍较少。本研究对 666 份葡萄种质果实的形状、纵径、横径等进行系统鉴定评价, 并对果形关键基因的表达量进行验证, 探究葡萄种质资源果形的变异特点及遗传特征, 为深入解析葡萄果形的遗传调控机制及新品种培育奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验材料均取自国家葡萄种质资源圃(郑州),

北纬 34°43', 东经 113°39', 北温带大陆性季风气候, 全年平均气温 14.2℃, 平均降雨量 632 mm。种植方向为南北方向, 避雨栽培, 植株生长状态良好。资源圃采用人工管理, 果实为自然坐果, 不使用生长调节剂。在资源圃中选取 666 份葡萄种质资源为试验材料, 其中包括欧亚种 377 份、欧美杂种 172 份、欧山杂种 3 份、山欧杂种 2 份、山美杂种 1 份、美洲杂种 2 份、欧河杂种 1 份、加州葡萄 1 份、美洲种 1 份、夏特沃氏葡萄 1 份、夏葡萄 1 份、中国野生葡萄(刺葡萄、复叶葡萄、红叶葡萄、毛葡萄、秋葡萄、桑叶葡萄、网脉葡萄、小果葡萄、燕山葡萄、山葡萄、腺枝葡萄、华东葡萄、蓼蓼、桦叶葡萄)100 份、种性不详种质 4 份(表 1)。

表 1 各种葡萄代表品种

Table 1 Representative variety of grape

葡萄种或杂种类型 Grape species or hybrid type	种质名称 Germplasm name
欧亚种 <i>Vitis vinifera</i> L.	濂户、大粒玫瑰香、黑大粒、红地球、李子香、玛瑙、小白葡萄、早金香、京早晶、克瑞森无核、红宝石无核、红巴拉多、黑巴拉多、黑比诺、霞多丽、品丽珠、赤霞珠、贵人香、阿达玫瑰、阿芳、阿拉卡其、阿利克赛尼、安吉文、安娜马利亚、奥利文、奥托玫瑰、阿登纳玫瑰、白达拉依、白哈丽丽、白鸡心、白拉查基、白夏尼、保尔加尔、斯堪地拜格、贝加干、比昂扣、比赛尔、表链罗也尔、布拉金涅、德苏拉乌苏姆、登瓦斯玫瑰、东京红、二号白香、芳香、芳香拉查基、芳香葡萄、绯红、粉红珂尔娜、粉红亚都蜜、粉红亚依苏娜、凤凰 51、佛斯玫瑰、高蓓蕾、格拉卡、瑰宝、哈特, 等
欧美杂种 <i>Vitis vinifera</i> × <i>Vitis labrusca</i>	夏黑、安芸皇后、户太 8 号、巨峰、巨玫瑰、茉莉香、藤稔、阳光玫瑰、京亚、黑佳酿、安尼斯基、巴士、白香蕉、蓓蕾、蓓蕾玫瑰、碧绿珠、脆红、大阪 48202、大平地拉注、笛吹、地拉注、嘟噜玫、丰宝、高地、高砂、贵妃玫瑰、哈佛德、黑贝蒂♀、黑香蕉、黑旋风、红双味、红香蕉、红星、琥珀、霍里冈、金玫瑰、康拜尔、纽约玫瑰香、罗德浆果、罗曼尔、罗也尔玫瑰、玫瑰后、玫瑰怡、美洲白、蜜尔紫、摩尔多瓦、尼加拉、秋蜜、斯蒂本、斯立潘、太姆泼、天使玫瑰香、晚霞、维金娜斯、秀特玫瑰、一品香、早熟黑虎香、郑康 1 号、着色香、紫早、白玫瑰、玫野黑、二伯娜、布朗无核、范纳萨无核、火星无核、累克芒特、无核密、贵妇人、早茉莉, 等
欧山杂种 <i>Vitis vinifera</i> × <i>Vitis amurensis</i>	北玫、北醇、北红
山欧杂种 <i>Vitis amurensis</i> × <i>Vitis vinifera</i>	公酿 1 号、黑丰
山美杂种 <i>Vitis amurensis</i> × <i>Vitis labrusca</i>	俄罗斯康可
美洲杂种 North American interspecific hybrids	5BB、黑虎香
欧河杂种 <i>Vitis vinifera</i> × <i>Vitis riparis</i>	Leonmillt
加州葡萄 <i>Vitis californica</i>	DVIT1360 Californica #1 Hybrid 3
美洲种 <i>Vitis labrusca</i>	香槟
夏特沃氏葡萄 <i>Vitis shuttleworthii</i>	DVIT1719 shuttleworthii Olmo(U69-50)
夏葡萄 <i>Vitis aestivalis</i>	DVIT1717 aestivalis Olmo(U69-50)
刺葡萄 <i>Vitis davidii</i>	湘珍珠(绿叶)、洪江(桐木)刺 07、洪江刺 11、紫罗兰、浙江天目山刺葡萄 3 号、浙江天目山刺葡萄 2 号、福安刺葡萄、洪江刺 10、洪江刺 04、冬葡萄、武汉刺葡萄、会同刺 2、紫秋、G01 刺葡萄、刺葡萄 1 号、刺葡萄 2 号、江刺葡萄、刺 3 号、湘刺 3 号、刺葡萄星斗山 1442、刺葡萄星斗山 1439、刺葡萄恩施 1426、刺葡萄恩施 1425、刺葡萄临武 1201、刺葡萄临武 1202、刺葡萄壶瓶山 1204、刺中方 1 号 JJF016、中方 2 号 JJF017、紫罗兰 JJF005、高山 2 号 JJF013、高山 1 号 JJF006, 等
复叶葡萄 <i>Vitis piasezkii</i> Maxim.	老君山无毛复叶、龙峪湾复叶、王相岩变叶, 等

表 1 (续)

葡萄种或杂种类型 Grape species or hybrid type	种质名称 Germplasm name
红叶葡萄 <i>Vitis erythrophylla</i>	红叶葡萄-浮梁 1605
毛葡萄 <i>Vitis heyneana</i>	罗城毛葡萄、信阳毛葡萄
秋葡萄 <i>Vitis Romaneti</i>	秋葡萄-宝天曼、秋葡萄-西安翠华山、秋葡萄-灵宝
桑叶葡萄 <i>Vitis heyneana</i>	桑叶葡萄九里沟、青要山桑叶、信阳桑叶,等
网脉葡萄 <i>Vitis wilsonae</i>	网脉葡萄三清山、卢氏网脉
小果葡萄 <i>Vitis balanseana</i>	小果葡萄南宁 1606
燕山葡萄 <i>Vitis yeshanensis</i>	燕山葡萄北植 1702
山葡萄 <i>Vitis amurensis</i>	山葡萄(N43-3)、山葡萄(N44-2-N)、长白 9 号,等
腺枝葡萄 <i>Vitis adenoclada</i>	腺枝葡萄-三清山、腺枝双溪
华东葡萄 <i>Vitis pseudoreticulata</i>	华东葡萄湖北浠水、华东葡萄临武 1202、华东葡萄梅岭,等
蓼蓼 <i>Vitis bryoniifolia</i>	蓼蓼武大 1418、蓼蓼-泰山 1437、蓼蓼-九江 2130,等
桦叶葡萄 <i>Vitis betulifolia</i>	老君山桦叶、嵩山森林公园桦 1、王相岩桦叶
种性不详 Not clear	富岛、复法中计 281、9-18-4、SG

1.2 试验方法

1.2.1 果实调查与测量 于 2022 年 7-9 月采集成熟期(果实转色完成,变软,大小不再变化,糖度达到 16 以上,种子完全变褐)果实,参照《葡萄种质资源描述规范和数据标准》^[29]对葡萄果实进行性状调查分析。每份葡萄种质在 3 棵植株上取生长状况一致、具有代表性的 10 穗果穗,在 10 穗果穗的中部各取 3 个有代表性的果粒,共 30 个果粒。用精度为 0.01 mm 的电子数显标准游标卡尺分别测量 30 个果粒的纵径、横径并计算平均果形指数(纵径/横径);使用精确度 0.01 g 的电子天平称重,将 30 粒果粒共同称量并计算平均重量。果实种子粒数为 30 粒果粒的种子平均数。每个品种果穗和果粒分别拍照记录。

1.2.2 qRT-PCR 分析 分别在花期前一周、开花期、花后一周 3 个时期取生长状况一致且花期相同的长果品种和圆果品种的花序或果实,其中长果品种为甜蜜蓝宝石(长圆形)、葡之梦(弯形)、金手指(弯形),圆果品种为京亚(椭圆形)、甜峰(近圆形)、龙眼(近圆形),长果与圆果果形指数差异较大。每个品种选择生长周期相同的 3 棵葡萄植株,3 次生物学重复。采集完成后迅速放入液氮中速冻,置于 -80℃ 保存。提取各葡萄品种花序或果实的总 RNA,将 200 mg 的组织在液氮中迅速研磨成粉末,用离心管装取 100 mg 样品后加入细胞裂解液,放置

于涡旋振荡器震荡 30 s 使其充分裂解,具体提取方法与步骤参照多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒(华越洋生物科技有限公司,北京)。逆转录反应按照 HiScript III All-in-one RT SuperMix Perfect for qPCR 逆转录试剂盒(诺唯赞生物科技股份有限公司,南京)进行基因组 DNA 清除与 cDNA 合成,反应体系:5×All-in-one qRT SuperMix 4 μL, Enzyme Mix 1 μL, 模板 RNA 1 μg, RNase-free ddH₂O 至 20 μL, 用移液器轻轻吹打 8~10 次至充分混匀,短暂离心收集至管底。反应条件:50℃ 15 min, 85℃ 5 s。cDNA 稀释 10 倍后用于实时荧光定量分析。qRT-PCR 采用 20 μL 反应体系:模板 cDNA 2 μL, 正反引物各 0.5 μL, 2×PerfectStart® Green qPCR SuperMix(全式金) 10 μL, ddH₂O 7 μL。反应程序:94℃ 30 s; 94℃ 5 s, 58℃ 15 s, 72℃ 10 s, 40 个循环。每个荧光定量实验独立重复 3 次,基因的相对表达量基于 2^{-ΔΔCt} 方法。以 *VvEF1-γ* 基因为内参基因^[30],引物为 *VvEF1-γ-F* 和 *VvEF1-γ-R*。根据番茄和黄瓜中已报道的果形基因^[31],在葡萄基因组中查找同源性最高的序列,各基因引物序列如表 2。

1.3 数据分析

采用 SPSS 28.0 进行方差分析、正态分布、一元回归方程等统计学分析,数据以平均值±标准差表示。使用 Origin 2022、Excel 2016 和 Graphpad prism 9.0 作图。

表2 荧光定量PCR的引物序列

Table 2 Sequences of primers used for RT-qPCR

基因名称 Gene ID	引物名称 Primer name	引物序列 Sequence	GC含量(%) GC content	退火温度(°C) TM
<i>VvEF1-γ</i> (Vitvi12g02055)	VvEF1-γ-F	CAAGAGAAACCATCCCTAGCTG	50.0	55.3
	VvEF1-γ-R	TCAATCTGTCTAGGAAAGGAAG	40.9	50.9
<i>VvSUN</i> (Vitvi08g02330)	VvSUN-F	ACAGAATCTGCCAAGGCGAA	50.0	57.0
	VvSUN-R	AGGCTTTTCATGCTTACAGTGTT	39.1	54.4
<i>VvGLOBE</i> (Vitvi11g00424)	VvGLOBE-F	AGAGCTGGGAGGCTACAAGA	55.0	58.0
	VvGLOBE-R	TGGCCTGC AAGATGGCTAAA	50.0	57.2
<i>VvBZR1.7</i> (Vitvi08g00772)	VvBZR1.7-F	CAGCAAGGGACCATGGGTAG	60.0	58.6
	VvBZR1.7-R	GCTCTTCGATTTCGCTCCCT	55.0	57.7
<i>VvFUL1^A</i> (Vitvi01g00008)	VvFUL-F	AGACACATTGGGAGCAGCAA	50.0	57.0
	VvFUL-R	TCAAGCGTAAGGTCCAGCTC	55.0	57.3
<i>VvOVATE</i> (Vitvi04g01262)	VvOVATE-F	GTCCTCCAGGCAATGCTTCT	55.0	57.8
	VvOVATE-R	TCGTAGACCTTGGCAACCAC	55.0	57.6

2 结果与分析

2.1 葡萄种质资源果形分类和果形指数分析

根据《葡萄种质资源描述规范和数据标准》^[29]的标准和描述方法,666份葡萄种质的果形主要可以分为圆形、扁圆形、长圆形、近圆形、长椭圆、椭圆形、倒卵形、卵圆形、弯形、鸡心形和束腰形11种(图1),具有丰富的遗传多样性。葡萄果形的描述一般通过外观和果形指数来确定,扁圆形、长圆形、长椭圆形、椭圆形、倒卵形、弯形、鸡心形和束腰形

在外观上差异明显,可直接判断出,而圆形、近圆形和椭圆形在外观上比较相似,需要参考果形指数。

鉴定评价的葡萄种质中,栽培品种共563份,以圆形(56.13%)和椭圆形(19.36%)为主,其次为近圆形(7.46%),而其他果形共占比17.05%,其中扁圆形和弯形数量较少,各3份,束腰形仅1份。野生葡萄共103份,果实基本均为圆形,仅有4份椭圆形和1份鸡心形(图2)。整体上看,虽然葡萄种质果形类型较为丰富,但主要以圆形和椭圆形为主,弯形、束腰形等特殊果形的种质数量较少。



图1 葡萄果形及代表品种

Fig.1 Berry shape and representative variety of grape

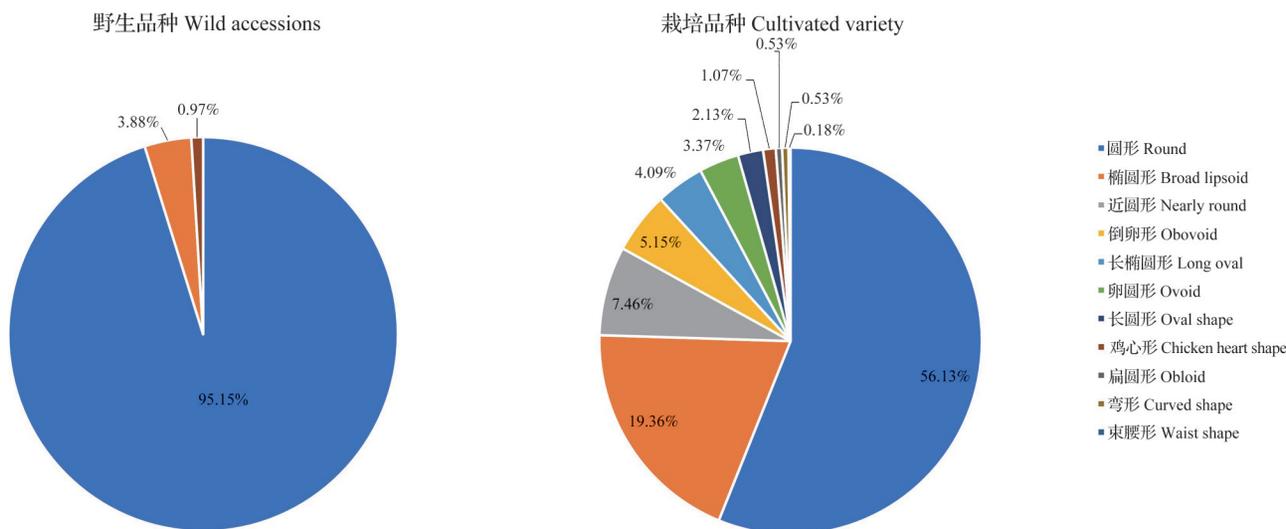


图2 不同品种类型葡萄果形种质的数量及比例

Fig.2 The number and proportion of berry shape in different grape varieties

在果粒纵径、横径方面,不同果形的变异系数在5.9%~22.9%之间,纵径最小和最大的分别是圆形(0.72 cm,小果葡萄南宁1606♀)和长圆形(3.75 cm,美人指),横径最小(0.72 cm,小果葡萄南宁1606♀)和最大(2.97 cm,红皇后)的都是圆形。果形指数的变异系数在1.0%~21.0%之间,圆形、近

圆形和卵圆形的变异系数较小。果形指数最大的是长圆形(2.42,美人指),最小的为扁圆形(0.87,罗曼尔)。根据果形指数平均值,果形指数从大到小依次为弯形、长圆形、长椭圆形、束腰形、鸡心形、倒卵形、椭圆形、卵圆形、近圆形、圆形、扁圆形(表3)。

表3 不同果形葡萄果形指数分析

Table 3 Analysis of berry shape index of grape with different berry shapes

果形 Fruit shapes	纵径(cm)Vertical diameter				横径(cm)Transverse diameter				果形指数 Fruit shape index			
	最小 Min.	最大 Max.	平均 Average	变异系数 (%) CV	最小 Min.	最大 Max.	平均 Average	变异系数 (%) CV	最小 Min.	最大 Max.	平均 Average	变异系数 (%) CV
扁圆形 Obloid	1.76	1.97	1.86±0.11	5.9	1.86	2.27	2.03±0.22	10.8	0.87	0.95	0.92±0.05	5.4
圆形 Round	0.72	2.97	1.75±0.40	22.9	0.72	2.97	1.75±0.40	22.9	0.97	1.03	1.00±0.01	1.0
近圆形 Nearly round	1.24	2.70	2.04±0.37	18.1	1.19	2.60	1.91±0.36	18.8	1.04	1.13	1.07±0.03	2.7
卵圆形 Ovoid	1.60	2.75	2.00±0.33	16.5	1.40	2.60	1.83±0.34	18.6	1.03	1.21	1.10±0.05	4.5
椭圆形 Broad lipsoid	1.50	2.88	2.16±0.32	14.8	1.20	2.60	1.92±0.30	15.6	1.04	1.29	1.13±0.07	6.3
倒卵形 Obovoid	1.78	3.10	2.55±0.28	11.0	1.52	2.65	2.21±0.25	11.3	1.05	1.32	1.16±0.07	6.2
鸡心形 Chicken heart shape	1.75	2.37	2.08±0.25	12.0	1.40	1.85	1.66±0.16	9.6	1.05	1.41	1.25±0.12	9.3
束腰形 Waist shape	2.95	2.95	2.95	/	2.30	2.30	2.30	/	1.28	1.28	1.28	/
长椭圆形 Long oval	1.60	3.15	2.39±0.42	17.6	1.10	2.20	1.69±0.30	17.8	1.30	2.00	1.42±0.18	12.3
长圆形 Oval shape	2.70	3.75	3.09±0.37	12.0	1.55	2.20	1.90±0.22	11.6	1.33	2.42	1.65±0.34	21.0
弯形 Curved shape	2.70	3.20	3.00±0.25	8.3	1.50	1.75	1.63±0.13	8.0	1.71	1.94	1.82±0.12	6.4

/: 无数据

/: No data

2.2 不同种性和用途葡萄种质的果形分析

欧亚种和欧美杂种占鉴定评价种质的88%以上,且欧亚种种质数量为欧美杂种的两倍多。整体上,两者果形均以圆形和椭圆形为主,其中圆形分别占欧亚种和欧美杂种的55%和54%以上,椭圆形

分别占欧亚种和欧美杂种的22%和14%以上,其他果形种质数量相对较少。与欧亚种相比,欧美杂种缺少长圆形和束腰形的品种,表明欧亚种的果形类型更为丰富(表4)。中国野生葡萄种质资源丰富,果实基本上均为圆形,仅在刺葡萄中发现3份椭圆

形(武汉刺葡萄、高山1号JJF006、白果刺葡萄(怀化))和1份鸡心形(浙江天目山刺葡萄3号)种质(表5)。

葡萄果实用途多样,其中以鲜食和酿酒为主。在鉴定评价的葡萄种质中,鲜食和酿酒葡萄共563

份,其中主要为圆形和椭圆形,占75%以上。酿酒葡萄果形类型较少,除圆形和椭圆形外,仅有少量的近圆形、长椭圆形、卵圆形和鸡心形种质,鲜食葡萄果形类型丰富,有全部11种果形(表6)。

表4 欧亚种和欧美杂种葡萄果形类型分布

Table 4 The number of different berry shape of *Vitis vinifera* L. and *V. vinifera* × *Vitis labrusca*

葡萄种质 Grape germplasm	圆形 Round	椭圆形 Broad lipsoid	近圆形 Nearly round	倒卵形 Obovoid	长椭圆形 Long oval	鸡心形 Chicken heart shape	卵圆形 Ovoid	扁圆形 Obloid	弯形 Curved shape	长圆形 Oval shape	束腰形 Waist shape	合计 Total
欧亚种 <i>Vitis vinifera</i> L.	209	85	19	7	20	3	18	2	2	12	1	378
欧美杂种 <i>Vitis vinifera</i> × <i>Vitis labrusca</i>	94	24	22	22	3	3	1	1	1			171

表5 中国野生葡萄不同果形种质数量

Table 5 The number of different berry shapes of Chinese wild grapes

中国野生葡萄 Chinese wild grapes	圆形 Round	椭圆形 Broad lipsoid	鸡心形 Chicken heart shape
刺葡萄 <i>Vitis davidii</i>	40	3	1
复叶葡萄 <i>Vitis piasezkii Maxim.</i>	11		
红叶葡萄 <i>Vitis erythrophylla</i>	1		
毛葡萄 <i>Vitis heyneana</i>	2		
秋葡萄 <i>Vitis Romaneti.</i>	3		
桑叶葡萄 <i>Vitis heyneana</i>	8		
网脉葡萄 <i>Vitis wilsonae</i>	2		
小果葡萄 <i>Vitis balanseana</i>	1		
燕山葡萄 <i>Vitis yeshanensis</i>	1		
山葡萄 <i>Vitis amurensis</i>	5		
腺枝葡萄 <i>Vitis adenoclada</i>	6		
华东葡萄 <i>Vitis pseudoreticulata</i>	6		
蓼蓂 <i>Vitis bryoniifolia</i>	7		
桦叶葡萄 <i>Vitis betulifolia</i>	3		

表6 不同用途葡萄的果形分析

Table 6 The number of different berry shapes between wine grape and table grape

葡萄种质 Grape germplasm	圆形 Round	椭圆形 Broad lipsoid	卵圆形 Ovoid	近圆形 Nearly round	长椭圆形 Long oval	鸡心形 Chicken heart shape	倒卵形 Obovoid	长圆形 Oval shape	扁圆形 Obloid	弯形 Curved shape	束腰形 Waist shape	合计 Total
酿酒 Wine grape	162	21	2	7	5	2						199
鲜食 Table grape	154	88	17	35	18	4	29	12	3	3	1	364

2.3 葡萄果形与单粒重的相关性分析

对不同果形的葡萄单粒重进行统计分析,其中野生葡萄多为圆形,果粒较小,分布在0.50~4.61 g。栽培品种数目较多,不同果形之间差异较大,单粒

重平均值最小的为鸡心形(3.4 g),最大的为倒卵形(7.1 g)。不同果形单粒重最小和最大分别为0.9 g和16.6 g,且果实均为圆形(图3)。根据不同果形葡萄单粒重的频率分布情况,单粒重在1~6 g的品种

数量较多,占全部品种的80%以上。圆形、卵圆形、近圆形和椭圆形葡萄的单粒重极值差距较大且大部分果粒重量较小,分别集中分布在1~4 g、2~3 g、

1~4 g和3~4 g。长圆形、长椭圆形和倒卵形葡萄果粒普遍较大,分别集中分布在6~7 g、5~6 g和7~8 g(图4)。

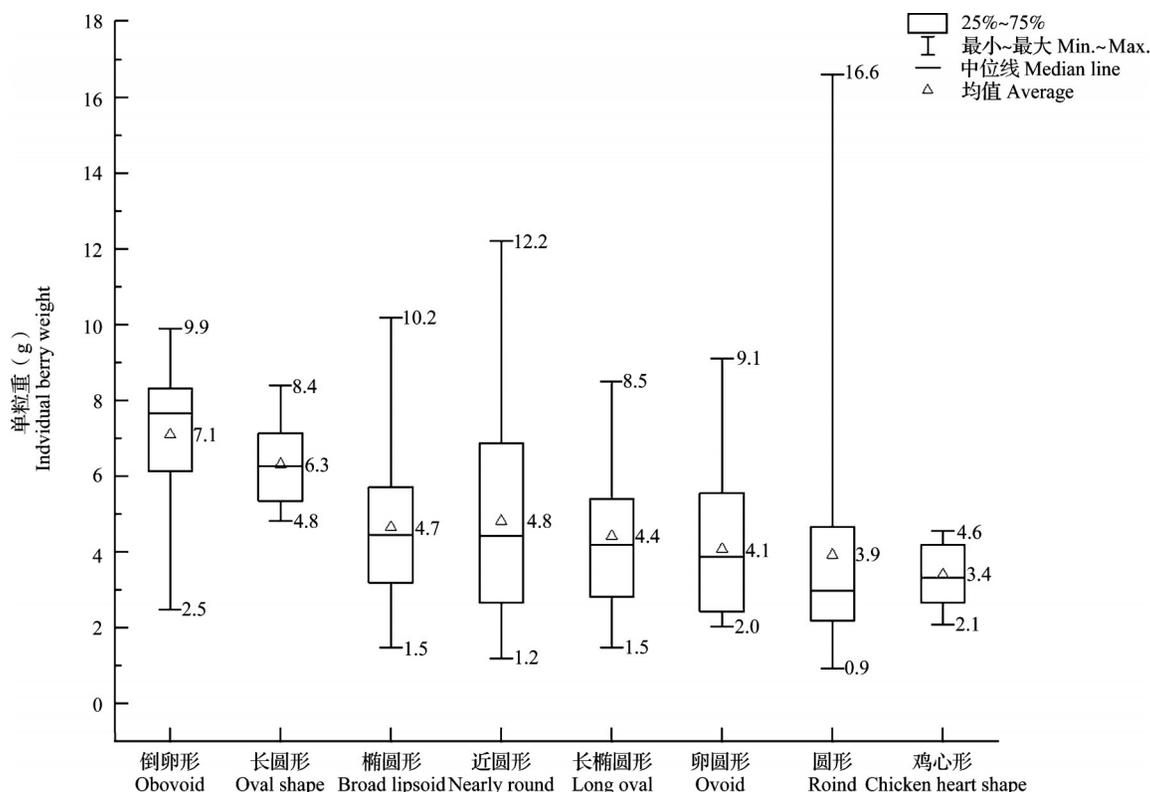
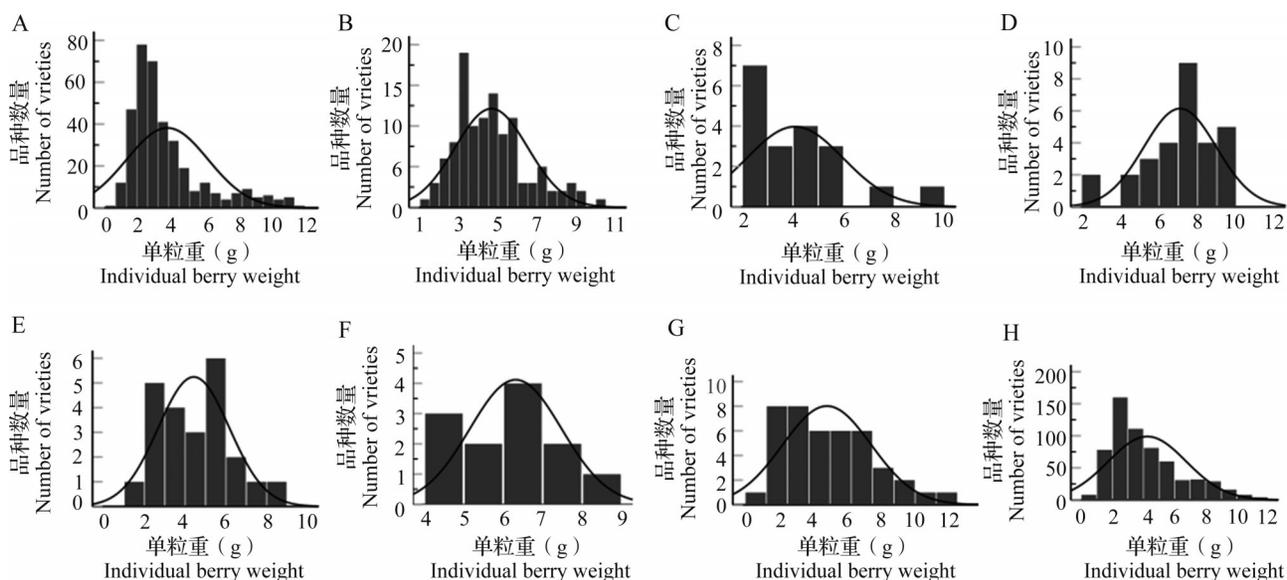


图3 不同果形葡萄单粒重统计
Fig.3 Statistics of single berry weight of grape with different berry shapes



A: 圆形; B: 椭圆形; C: 卵圆形; D: 倒卵形; E: 长椭圆形; F: 长圆形; G: 近圆形; H: 合计
A: Round; B: Broad lipsoid; C: Ovoid; D: Obovoid; E: Long oval; F: Oval shape; G: Nearly round; H: Total

图4 不同果形葡萄单粒重的频率分布

Fig.4 Frequency distribution of individual berry weight of grape with different berry shapes

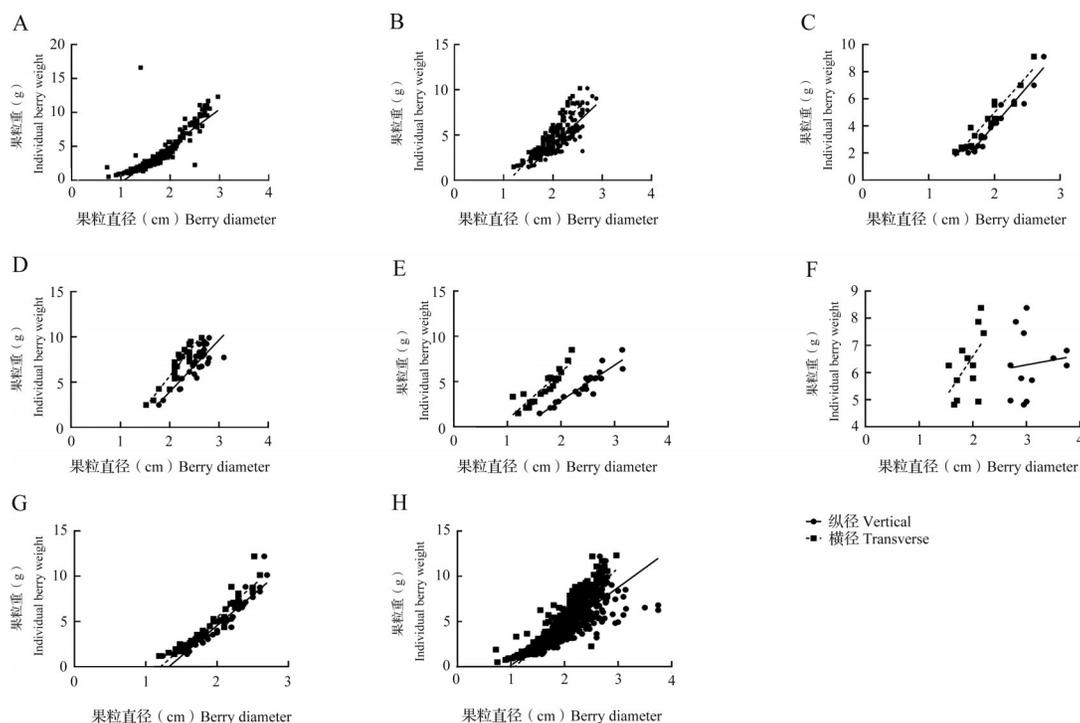
为探究葡萄纵径、横径与单粒重之间的相关性,对品种数量较多的圆形、椭圆形、卵圆形、倒卵形、长椭圆形、长圆形和近圆形葡萄进行回归分析。大部分果形的回归方程拟合度较好,其中卵圆形和近圆形的 R^2 值较大,拟合度较好,长圆形的 R^2 较小,拟合度较

差。所有回归方程的系数均为正数,说明不同果形葡萄的单粒重与纵径、横径均成正相关(表7)。由一元线性回归图可知,不同果形葡萄纵径、横径的回归方程均存在一定差异,其中圆形葡萄的纵径、横径回归方程差异较小,长椭圆形和长圆形差异较大(图5)。

表7 葡萄单粒重与纵径、横径的一元线性回归方程

Table 7 Linear regression equation of single berry weight and diameter of grape

果形 Berry shapes	直径 Diameter	回归方程 Regression equation	相关系数 R^2
圆形 Round	纵径	$y=5.407x-5.772$	0.797
	横径	$y=5.421x-5.791$	0.796
椭圆形 Broad lipoid	纵径	$y=5.155x-6.498$	0.780
	横径	$y=5.691x-6.299$	0.783
卵圆形 Ovoid	纵径	$y=5.627x-7.171$	0.948
	横径	$y=5.436x-5.873$	0.923
倒卵形 Obovoid	纵径	$y=5.721x-7.513$	0.698
	横径	$y=6.923x-8.184$	0.816
长椭圆形 Long oval	纵径	$y=3.921x-4.941$	0.867
	横径	$y=5.261x-4.463$	0.804
长圆形 Oval shape	纵径	$y=0.364x+5.192$	0.014
	横径	$y=2.968x+0.665$	0.313
近圆形 Nearly round	纵径	$y=6.743x-8.933$	0.904
	横径	$y=6.904x-8.339$	0.911
合计 Total	纵径	$y=4.303x-4.159$	0.718
	横径	$y=5.668x-6.102$	0.803



A: 圆形; B: 椭圆形; C: 卵圆形; D: 倒卵形; E: 长椭圆形; F: 长圆形; G: 近圆形; H: 合计
A: Round; B: Broad lipoid; C: Ovoid; D: Obovoid; E: Long oval; F: Oval shape; G: Nearly round; H: Total

图5 葡萄单粒重与纵径、横径的一元线性回归分析

Fig.5 Linear regression diagram of single berry weight and diameter of grape

2.4 不同果形葡萄种质种子粒数统计分析

葡萄种子的数量主要受授粉、受精和胚珠发育相关因素的影响^[32]。666份葡萄种质的种子数目共有0、1、2、3、4、5、6粒7种类型,其中2粒种子(265份)葡萄

种质数目最多,其次为3粒种子(175份),5粒(9份)和6粒(5份)种子的种质最少且主要在圆形葡萄品种中,扁圆形、弯形、束腰形和长圆形等不常见果形的种子数目在1~3粒,无核葡萄以椭圆形为主(表8)。

表8 不同果形葡萄种质种子粒数统计分析

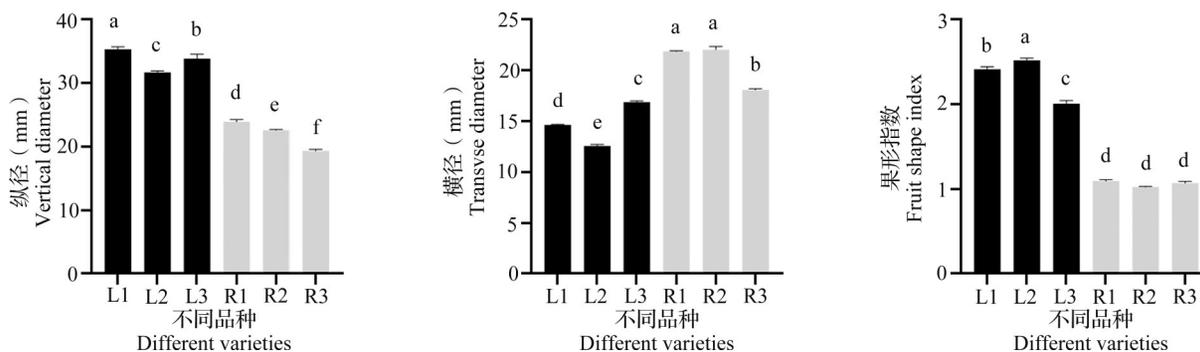
Table 8 Statistics of grape varieties with different seed counts in different berry shapes

果形 Berry shapes	不同种子粒数的葡萄品种数量 The number of grape varieties with different seed counts						
	0	1	2	3	4	5	6
圆形 Round	8	40	167	128	59	8	4
椭圆形 Broad lipsoid	14	3	44	36	16		
卵圆形 Ovoid	8		6	2	2		1
倒卵形 Obovoid		3	20	5		1	
长圆形 Oval shape			7	5			
鸡心形 Chicken heart shape	2	2	2		1		
近圆形 Nearly round	8	1	19	8	6		
长椭圆形 Long oval	5	1	9	6	2		
扁圆形 Obloid			3				
弯形 Curved shape		1	2				
束腰形 Waist shape			1				
合计 Total	45	41	265	175	82	9	5

2.5 葡萄果形候选基因的表达分析

以不同时期的长果与圆果葡萄花序为材料,分别对葡萄果形候选基因进行表达分析。与圆果品种相比,长果品种纵径较大,横径较小,果形指数差异显著(图6)。实时荧光定量结果显示(图7),基因 *VvGLOBE*、*VvFUL1^A*、*VvOVATE*和 *VvBZR1.7*在花后一周表达量较高,基因 *VvSUN*和 *VvTRM19*在花前一周表达量较高。其中, *VvTRM19*基因在3个时期的长果和圆果品种中

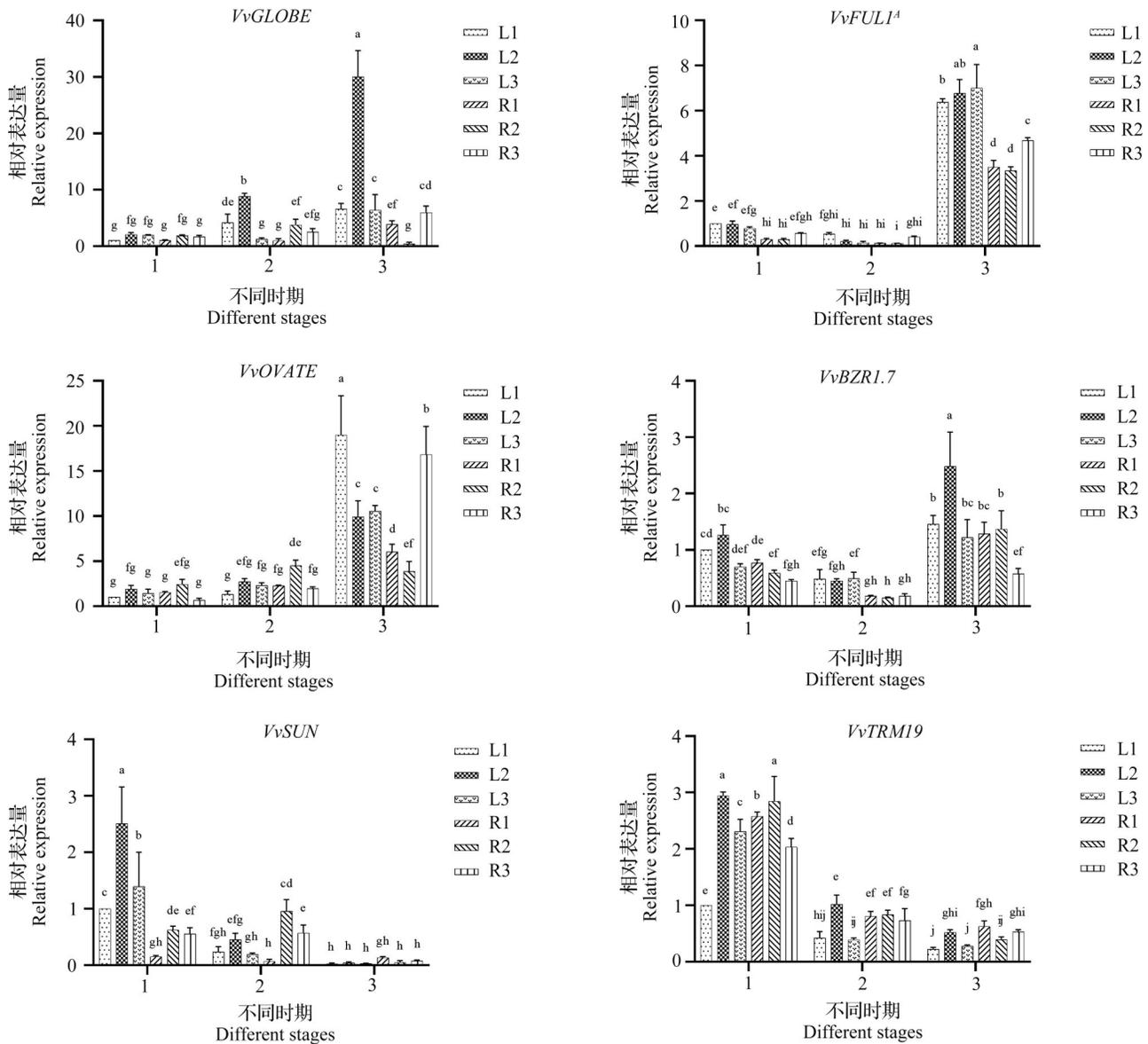
表达量没有显著差异, *VvBZR1.7*基因在开花期的长果中表达量较高, *VvGLOBE*基因在3个时期的葡之梦种中表达量均较其他品种高。与圆果品种(除龙眼外)相比, *VvOVATE*基因在花后一周的长果品种中表达更高,而 *VvFUL1^A*基因在花后一周的长果品种中的表达量显著高于圆果品种, *VvSUN*基因在花前一周长果品种中的表达量也显著高于圆果品种,推测基因 *VvFUL1^A*、*VvSUN*可能是调控葡萄果形的重要候选基因。



L1: 甜蜜蓝宝石; L2: 葡之梦; L3: 金手指; R1: 京亚; R2: 甜峰; R3: 龙眼; L 为长果; R 为圆果; 不同字母表示在 $P < 0.05$ 差异显著; 下同
L1: Sweet Sapphire Grapes; L2: Puzhimeng; L3: Gold Finger; R1: Jingya; R2: Tianfeng; R3: Longyan; L is elongated shape fruits; R is round shape fruits; Different letters mean significant difference at $P < 0.05$; The same as below

图6 不同葡萄品种果形指数

Fig.6 Berry shape index of different grape varieties



1: 花前一周; 2: 开花期; 3: 花后一周

1: One week before anthesis; 2: Anthesis; 3: One week after anthesis

图7 不同基因在不同果形葡萄中的表达结果

Fig.7 Expression results of genes in different berry shapes

3 讨论

果形是葡萄的重要外观品质性状之一,对其商品价值具有重要影响,对葡萄种质资源果形性状的鉴定评价可为遗传调控研究和良种选育提供参考。果实大小和形状通常用果粒重和纵径、横径来衡量,不同形状的果实纵横比(或果形指数)不同。描述果实形状的标准比较多,国际上一般采用国际葡萄与葡萄酒组织(OIV, International Organisation of Vine and Wine)和国际葡萄种质资源数据库组织(IPGRI, International Plant Genetic Resources Institute)制定的标准,不同国家或地区也会结合自

身情况制定相应标准。国内结合国际标准和我国种质资源特点制定了《葡萄种质资源描述规范和数据标准》^[29],更能准确描述我国种质资源的实际情况。本研究根据《葡萄种质资源描述规范和数据标准》将果形分为圆形、扁圆形、长圆形、近圆形、长椭圆、椭圆形、倒卵形、卵圆形、弯形、鸡心形和束腰形11种。葡萄果实形状类型丰富,但不同果形的种质数目差距较大,其中以圆形、椭圆形和近圆形为主,果形为扁圆形、鸡心形、弯形和束腰形的种质较少。目前,市场上比较流行的鲜食葡萄品种基本上为圆形和椭圆形,如巨峰、红地球、阳光玫瑰和夏黑等,特殊果形的葡萄品种较少,且基本都是由国外引入

的品种,国内种植的葡萄自主品种占比较少,我国是鲜食葡萄生产和消费大国,因此培育更多特异优质葡萄新品种有助于我国葡萄产业的可持续发展。

欧亚种和欧美杂种果形类型丰富,主要以圆形和椭圆形为主,与欧美杂种相比,欧亚种的果形类型更丰富;野生葡萄果形基本上均为圆形,仅在刺葡萄中发现其他果形类型。不同种葡萄的果形类型差异与驯化程度有关,栽培品种主要为欧亚种和欧美杂种,经过长期的驯化与选择,相较于其他种,其驯化程度更高,果形的分化类型更为丰富。从用途上划分,栽培葡萄主要分为鲜食和酿酒葡萄,由于对目标性状的选择不同,鲜食葡萄更加注重外观品质的多样性而有着更加丰富的果形。中国野生葡萄种质资源丰富,分布广泛,多样性高^[33],相较于栽培种保留着许多珍贵的基因资源。野生葡萄在性状上大多保持着野生状态,随着野生资源的利用,个别性状开始驯化。中国野生葡萄果实多为圆形,刺葡萄中出现了部分椭圆形和鸡心形的种质,表明刺葡萄在果形上已经出现了一定程度的驯化。刺葡萄是中国野生葡萄中应用较广的种,因其耐湿热,对白腐病、炭疽病等病害具有很强的抗性^[34],且部分刺葡萄品种果粒较大,色艳多汁,常用作鲜食葡萄广泛种植于长江中下游以南地区^[35]。

为探究不同果形葡萄的特点和性状差异,对不同果形葡萄种质资源的单粒重也进行了鉴定评价。单粒重是衡量葡萄品质的重要指标之一,本研究对不同果形葡萄的单粒重从大到小依次为倒卵形、长圆形、近圆形、椭圆形、长椭圆形、卵圆形、圆形、鸡心形。其中圆形、椭圆形和近圆形葡萄种质种类丰富,不同品种之间的单粒重差异较大。大量的野生种质和栽培品种具有圆形果,野生种质果粒一般较小,经过驯化后的栽培品种果粒较大,因此圆形葡萄单粒重差异较大,在调查的品种中果粒重最大达16.6 g(石榴红),最小为0.5 g(红叶葡萄-浮梁1605)。葡萄单粒重与纵径、横径均为衡量葡萄大小的重要指标,对其进行回归分析可知,不同的果形之间存在一定的差异,但均具有正相关关系。随着育种技术的不断发展,分子育种将成为育种的重要手段,挖掘重要目标性状的关键调控基因,解析其遗传调控机制是实现分子育种的重要基础。葡萄果形与其他相关性状的遗传位点是否也存在关联,仍需开展深入研究,以解析其遗传调控机制。

现阶段,虽然围绕葡萄果形遗传调控机制已开展了一些研究,但具体的调控机制仍不清晰,而番

茄、黄瓜等园艺作物在果形方面已有较深入的研究,发掘了一批重要的果形调控基因,可为葡萄果形的研究提供重要参考。番茄种质资源在果实形状和大小方面也表现出丰富的遗传多样性^[36],*SUN*基因为主要的果实形状调控基因之一,当在果实中高水平表达时,会导致细长的形状,*SUN*通过增加纵向细胞的分裂和减少横向细胞的分裂来改变果形^[37-38]。*OVATE*编码Ovate家族蛋白(OFP)的一个成员,该蛋白被认为是一类对植物发育很重要的调节基因,定位在2号染色体上,突变导致了OFP提前终止,导致梨形、圆形、细长或椭圆形的番茄果实^[39-40]。与*SUN*、*OVATE*主要与果实伸长有关相比,*GLOBE*影响果实重量和形状,主要以隐性方式控制球形果形和平面果形^[41]。*TRM19*是TONNEAU1 Recruiting Motif家族的成员,能够抑制果实的伸长^[42]。*BZR1.7*是一个转录因子,能够反式激活*SUN*的启动子,通过直接靶向*SUN*提高其表达,对果实的伸长有积极的调控作用,过表达番茄*BZR1.7*降低了果皮细胞层数,使果皮厚度降低,果实伸长^[43]。*CsFUL1⁴*是*CsFUL1*的一个天然等位基因,仅存在于黄瓜的长果东亚基因型中,能够抑制细胞分裂和扩张,*CsFUL1⁴*的过表达,使果实长度减少了36.8%^[44]。这些基因在果形调控上发挥着重要作用,本研究以葡萄中的同源基因来探究其表达模式。同源基因具有相似的序列和蛋白质结构,可能发挥着相似或相同的功能^[45]。近年来,随着基因组测序技术的发展,许多物种都可轻松获得基因序列,根据其序列便可在葡萄基因组中找到同源性最高的基因^[46]。

同源基因在不同物种中发挥功能的时期可能不同,因此首先要明确葡萄果实形状建成的关键时期。根据解剖学定义,葡萄果实是成熟的子房,是花授粉受精后发育产生的器官,因此在某种程度上果实的形状是由子房的形状决定的。在雌花开花和细胞分裂发生之前,子房表现出独特的形状,这影响了果实的发育以及果实的纵径和横径^[47-49]。果实形状的不同主要是果实纵向长度和横向长度的不同,不同方向细胞的数量和大小是影响果实形状的重要因素^[50]。其中细胞分裂的活动决定了细胞数量,细胞膨大决定了其最终大小,因此,细胞分裂和细胞膨大影响了果实的形状和大小^[51]。葡萄早期果实发育可分为3个阶段:第一阶段包括子房发育、受精和坐果;第二阶段主要是细胞分裂、种子形成和早期胚胎发育;第三阶段开始于细胞分裂之后

在这一阶段,果实继续生长,主要是通过细胞膨大,直到果实成熟达到最终大小^[52]。在花期的前后几个星期里,细胞发生快速分裂,葡萄浆果形成,生长迅速,纵径与横径变化明显,果实形状已初具雏形。在这个阶段葡萄浆果的生长主要以细胞分裂为主,是葡萄果实的快速生长期。到这一时期结束时,浆果内细胞的总数已经确定,细胞分裂的程度对果实的最终形状有一定的影响^[53]。因此在开花前后一段时间,葡萄果实发育主要以细胞分裂为主,是探究果实形状的关键时期。本研究在花前一周、花期和花后一周3个时期对葡萄同源基因 *VvGLOBE*、*VvOVATE*、*CsFUL1^A*、*VvBZR1.7*、*VvTRM19* 和 *VvSUN* 的表达模式进行验证。其中, *VvSUN* 基因在花前一周长果品种中的表达量显著高于圆果品种,因此 *VvSUN* 基因是重要的候选基因。基因 *VvFUL1^A* 在花后一周表达量较高,且在长果品种中的表达量显著高于圆果品种。但在黄瓜中 *CsFUL1^A* 能够抑制黄瓜伸长,说明 *VvFUL1^A* 在葡萄果形方面可能有不同的调控方式。

栽培葡萄由野生种驯化而来,果形性状驯化明显,出现了丰富的变异类型。不同种、不同用途的葡萄种质果形性状具有明显差异,不同果形葡萄在单粒重、种子数量等性状上也表现出较大差异。基因 *VvFUL1^A*、*VvSUN* 在长果与圆果品种中的表达量有显著差异,可能是调控葡萄果形的重要候选基因,后续还需要进一步研究和验证。本研究通过对葡萄种质果实性状进行系统鉴定评价,探究了不同果形葡萄的种质特点,初步解析了不同果形葡萄的性状差异,验证了果形相关基因的表达模式,为将来围绕葡萄果形开展相关研究及育种工作提供一定参考。

参考文献

- [1] Venkitasamy C, Zhao L M, Zhang R H, Pan Z L. Grapes. Integrated processing technologies for food and agricultural by-products. London: Academic Press, 2019:133-163
- [2] 田野,陈冠铭,李家芬,向雄鹰,刘扬,李宏扬.世界葡萄产业发展现状.热带农业科学,2018,38(6):96-101,105
Tian Y, Chen G M, Li J F, Xiang X Y, Liu Y, Li H Y. Present development of grape industry in the world. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2018, 38(6):96-101, 105
- [3] 李小红,李运景,马晓青,郭军,刘海礁,郑国清,陶建敏.我国葡萄产业发展现状与展望.中国南方果树,2021,50(5):161-166
Li X H, Li Y J, Ma X Q, Guo J, Liu H J, Zheng G Q, Tao J M. Development status and prospect of grape industry in China. South China Fruits, 2021, 50(5):161-166
- [4] Zhang X M, Wu Y F, Li Z, Song C B, Wang X P. Advancements in plant regeneration and genetic transformation of grapevine (*Vitis* spp.). Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(6):1407-1434
- [5] Grassi F, De L. Back to the origins: Background and perspectives of grapevine domestication. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9):4518
- [6] Zhang C, Fan X C, Liu C H, Fang J G. Anatomical berry characteristics during the development of grape berries with different shapes. Horticultural Plant Journal, 2021, 7(4):295-306
- [7] Grassi F, Rosa A. Origins and domestication of the grape. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:1176
- [8] Aradhya M K, Dangi G S, Prins B H, Boursiquot J M, Walker M A, Meredith C P, Simon C J. Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L.. Genetics Research, 2003, 81(3):179-192
- [9] Pitrat M. Melon genetic resources: Phenotypic diversity and horticultural taxonomy. Switzerland: Springer, 2016:25-60
- [10] Pan Y P, Wang Y H, McGregor C, Liu S, Luan F S, Gao M L, Weng Y Q. Genetic architecture of fruit size and shape variation in cucurbits: A comparative perspective. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133:1-21
- [11] Walker M A, Heinitz C, Riaz S, Uretsky J. Grape taxonomy and germplasm. Switzerland: Springer, 2019:25-38
- [12] 杨亚蒙,姜建福,樊秀彩,张颖,李民,刘崇怀.葡萄属野生资源分类研究进展.植物遗传资源学报,2020,21(2):275-286
Yang Y M, Jiang J F, Fan X C, Zhang Y, Li M, Liu C H. A review of taxonomic research in wild grape resources. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(2):275-286
- [13] 徐美隆,乔改霞,仝倩,刘玉娟,谢军,秦彬彬.山葡萄砧木对‘黑比诺’葡萄耐旱寒的影响研究.中外葡萄与葡萄酒,2021(6):66-70
Xu M L, Qiao G X, Tong Q, Liu Y J, Xie J, Qin B B. Effect of *Vitis amurensis* rootstock on drought and cold tolerance of ‘Pinot Noir’ grapevine. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2021(6):66-70
- [14] 林洪.优质抗寒葡萄新品种‘凌丰红’.北方果树,2022(1):41
Lin H. New quality cold-resistant grape ‘Ling feng hong’. Northern Fruits, 2022(1):41
- [15] Arnold C, Schnitzler A. Ecology and genetics of natural populations of North American *Vitis* species used as rootstocks in European grapevine breeding programs, Frontiers in plant science, 2020(11):886
- [16] 管乐,亓桂梅,房经贵.世界葡萄主要品种与砧木利用概述.中外葡萄与葡萄酒,2019(1):64-69
Guan L, Qi G M, Fang J G. A summary of main varieties of grapevine and the adoption of rootstock in the world. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2019(1):64-69
- [17] 乔改霞,王荣,刘玉娟,曾继娟,徐美隆,谢军,范培格.葡萄多种群间杂种后代抗病性特征研究.中外葡萄与葡萄酒,

- 2020(4):8-13
Qiao G X, Wang R, Liu Y J, Zeng J J, Xu M L, Xie J, Fan P G. Study on disease resistance characteristics of hybrid progeny among different grapevine populations. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2020 (4):8-13
- [18] Heinitz C, Uretsky J, Dodson P J, Huerta-acosta K, Walker M. Crop wild relatives of grape (*Vitis vinifera* L.) throughout North America. *North American Crop Wild Relatives*, 2019 (2): 329-351
- [19] 吴艳迪, 樊秀彩, 张颖, 姜建福, 孙磊, 王勇, 孙锋, 刘崇怀. 果树作物果实形状的研究进展. *分子植物育种*, 2022, 22(14): 4641-4647
Wu Y D, Fan X C, Zhang Y, Jiang J F, Sun L, Wang Y, Sun F, Liu C H. Research progress of fruit shape in fruit crops. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 22(14): 4641-4647
- [20] Guerios I T, Chiarotti F, Cuquel F L, Biasi L A. Growth regulators improve bunch and berry characteristics in 'Niagara Rosada' grape. *Acta Horticulturae*, 2016(1115): 243-248
- [21] 张鸿雁, 陈莉, 屈嘉燕, 李少华, 曾青青, 张鹏, 管雪强, 张克坤, 房玉林, 陈可钦. 外源植物激素对'赤霞珠'葡萄冬芽萌发的影响. *中外葡萄与葡萄酒*, 2022, 245(5):52-58
Zhang H Y, Chen L, Qu J Y, Li S H, Zeng Q Q, Zhang P, Guan X Q, Zhang K K, Fang Y L, Chen K Q. Effects of exogenous plant hormones on germination of grape winter buds. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2022, 245(5):52-58
- [22] Grandillo S, Ku H M, Tanksley S D. Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999, 99:978-987
- [23] Wu S, Zhang B, Keyhaninejad N, Rodríguez G R, Kim H J, Chakrabarti M, Illa-Berenguer E, Taitano N K, Gonzalo M J, Díaz A, Pan Y. A common genetic mechanism underlies morphological diversity in fruits and other plant organs. *Nature Communications*, 2018, 9(1):4734
- [24] Wu S, Xiao H, Cabrera A, Meulia T, van der Knaap E. SUN regulates vegetative and reproductive organ shape by changing cell division patterns. *Plant Physiology*, 2011, 157(3): 1175-1186
- [25] Pan Y, Wang Y, McGregor C, Liu S, Luan F, Gao M, Weng Y. Genetic architecture of fruit size and shape variation in cucurbits: A comparative perspective. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133:1-21
- [26] Wei Q Z, Fu W Y, Wang Y Z, Qin X D, Wang J, Li J, Lou Q F, Chen J F. Rapid identification of fruit length loci in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using next-generation sequencing (NGS)-based QTL analysis. *Scientific Reports*, 2016, 133:1-21
- [27] Weng Y, Colle M, Wang Y, Yang L, Rubinstein M, Sherman A, Ophir R, Grumet R. QTL mapping in multiple populations and development stages reveals dynamic quantitative trait loci for fruit size in cucumbers of different market classes. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(9):1747-1763
- [28] Pan Y, Liang X, Gao M, Liu H, Meng H, Weng Y, Cheng Z. Round fruit shape in W17239 cucumber is controlled by two interacting quantitative trait loci with one putatively encoding a tomato SUN homolog. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(3):573-586
- [29] 刘崇怀. 葡萄种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社; 2006: 41-46
Liu C H. The description and data standard for grape (*Vitis*). Beijing: China Agriculture Press, 2006:41-46
- [30] Wei T L, Wang H, Pei M S, Liu H N, Yu Y H, Jiang J F, Guo D L. Identification of optimal and novel reference genes for quantitative real-time polymerase chain reaction analysis in grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 2021, 27(3):325-333
- [31] Li Q, Luo S X, Zhang L Y, Feng Q, Song L J, Sapkota M, Xuan S X, Wang Y H, Zhao J J, Van D K E, Chen X P, Shen S X. Molecular and genetic regulations of fleshy fruit shape and lessons from Arabidopsis and rice. *Horticulture Research*, 2023, 10(7):108
- [32] 闫守伟, 张素丽, 张国军, 徐海英, 胡建芳. 不同葡萄品种柱头、花柱发育与种子形成的关系. *西北植物学报*, 2007, 27(3):435-441
Yan S W, Zhang S L, Zhang G J, Xu H Y, Hu J F. Development of stigma and style and formation of seed with four grapevine cultivars. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, (3):435-441
- [33] Wan Y Z, Schwaninger H D, Li D, Simon C J, Wang Y J, He P C. The eco-geographic distribution of wild grape germplasm in China. *Vitis: Journal of Grapevine Research*, 2008, 47(2): 77-80
- [34] 程大伟, 张国海, 姜建福, 樊秀彩, 张颖, 刘崇怀. 刺葡萄种内遗传多样性研究进展. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(6): 1141-1151
Cheng D W, Zhang G H, Jiang J F, Fan X C, Zhang Y, Liu C H. Intraspecific genetic diversity of *Vitis davidii*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2015, 16(6):1141-1151
- [35] 金燕, 石雪晖, 熊兴耀, 秦丹. 刺葡萄种质资源的研究与利用现状. *中外葡萄与葡萄酒*, 2008(4):60-62, 69
Jin Y, Shi X H, Xiong X Y, Qin D. Current situation of research and utilization of germplasm resources of *Vitis davidii*. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2008 (4):60-62, 69
- [36] Paran I, Van D K E. Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 3841-3852
- [37] Xiao H, Jiang N, Schaffner E K, Stockinger E J, Van D K E. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *Science*, 2008, 319: 1527-1530
- [38] Rodríguez G R, Muños S, Anderson C, Sim S C, Michel A, Causse M, Gardener B B M, Francis D, Van D K E. Distribution of *SUN*, *OVATE*, *LC*, and *FAS* in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiology*, 2011, 156(1):275-285

- [39] Liu J, Eck J V, Cong B, Tanksley S D. A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 90(20):13302-13306
- [40] Rodriguez G R, Kim H J, Van D K E. Mapping of two suppressors of OVATE (sov) loci in tomato. *Heredity*, 2013, 111(3):256-264
- [41] Sierra-Orozco E, Shekasteband R, Illa B E, Snouffer A, Van D K E, Lee T G, Hutton S F. Identification and characterization of GLOBE, a major gene controlling fruit shape and impacting fruit size and marketability in tomato. *Horticulture Research*, 2021, 8(1):138
- [42] Zhang B, Li Q, Keyhaninejad N, Taitano N, Sapkota M, Snouffer A, Van D K E. A combinatorial TRM-OFP module bilaterally fine-tunes tomato fruit shape. *New Phytologist*, 2023, 238(6):2393-2409
- [43] Yu T, Ai G, Xie Q, Wang W, Song J, Wang J, Tao J, Zhang X, Hong Z, Lu Y, Ye J. Regulation of tomato fruit elongation by transcription factor BZR1. 7 through promotion of SUN gene expression. *Horticulture Research*, 2022, 9:121
- [44] Zhao J, Jiang L, Che G, Pan Y, Li Y, Hou Y, Zhao W, Zhong Y, Ding L, Yan S, Sun C. A functional allele of CsFUL1 regulates fruit length through repressing CsSUP and inhibiting auxin transport in cucumber. *The Plant Cell*, 2019, 31(6):1289-1307
- [45] Floyd S K, Bowman J L. Gene expression patterns in seed plant shoot meristems and leaves: Homoplasmy or homology? *Journal of Plant Research*, 2010, 123:43-55
- [46] Patel R V, Nahal H K, Breit R, Provart N J. BAR expressolog identification: Expression profile similarity ranking of homologous genes in plant species. *The Plant Journal*, 2012, 71(6):1038-1050
- [47] Sinnott E W. A developmental analysis of inherited shape differences in cucurbit fruits. *The American Naturalist*, 1936, 70(728):245
- [48] Perin C, Hagen L S, Giovinazzo N, Besombes D, Dogimont C, Pitrat M. Genetic control of fruit shape acts prior to anthesis in melon (*Cucumis melo* L.). *Molecular Biology Reports*, 2002, 266:933-941
- [49] Weng Y Q, Colle M, Wang Y H, Yang L M, Rubinstein M, Sherman A, Ophir R, Grumet R. QTL mapping in multiple populations and development stages reveals dynamic quantitative trait loci for fruit size in cucumbers of different market classes. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128:1747-1763
- [50] Chusreacoom K, Ariizumi T, Asamizu E, Okabe Y, Shirasawa K, Ezura H. A novel tomato mutant, *Solanum lycopersicum elongated fruit1 (Slelf1)*, exhibits an elongated fruit shape caused by increased cell layers in the proximal region of the ovary. *Molecular Genetics and Genomics*, 2014, 289:399-409
- [51] Chevalier C, Bourdon M, Pirrello J, Cheniclet C, Gévaudant F, Frangne N. Endoreduplication and fruit growth in tomato: Evidence in favour of the karyoplasmic ratio theory. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(10):2731-2746
- [52] Gillaspay G, Ben-David H, Gruissem W. Fruits: A developmental perspective. *Plant Cell*, 1993, 5(10):1439-1451
- [53] Considine J A, Knox R B. Tissue origins, cell lineages and patterns of cell division in the developing dermal system of the fruit of *Vitis vinifera* L.. *Planta*, 1981, 151(5):403-412