

热激对甜瓜未授粉子房培养胚珠膨大期内源激素的影响

唐桃霞, 孔维萍, 任凯丽, 程 鸿, 张化生
(甘肃省农业科学院蔬菜研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 为探究热激处理对甜瓜未授粉子房培养中胚珠膨大发育与内源激素的影响, 以期为揭示胚珠膨大和单倍体培养的机理研究奠定基础。以热激和对照培养不同天数的甜瓜未授粉子房为试材, 对胚珠膨大率进行动态监测, 并采用 UPLC-ESI-MS/MS 法测定顺式玉米素核糖核苷 (CZR)、赤霉素 3 (GA_3)、反式玉米素 (ZT)、吲哚-3-乙酸 (IAA) 及脱落酸 (ABA) 含量, 并分析了这 5 种内源激素与胚珠膨大发育的关系。结果表明, 与对照 25 °C 室温培养相比, 32 °C 热激处理 4 d 有利于胚珠的膨大及内源激素的积累, 且在胚珠膨大期 5 种内源激素的变化趋势一致, 均为递增。各内源激素间的比例关系处于动态变化中, 且在整个膨大期, 热激处理下 IAA/(ZT+CZR)、IAA/ABA 和 IAA/ GA_3 均较对照 25 °C 室温培养高; 胚珠膨大率与内源激素 IAA 呈极显著正相关, 相关系数达 0.818, 与 ZT、CZR 和 ABA 均呈显著正相关, 与 (ZT+CZR)/ GA_3 呈显著负相关。

关键词: 甜瓜; 未授粉子房; 胚珠膨大发育; 热激; 内源激素

中图分类号: S652

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)01-0053-06

doi:10.3969/j.issn.2097-2172.2023.01.013

Effect of Heat Shock on Endogenous Hormones during Ovule Expansion in Unpollinated Ovary Culture of Melon

TANG Taoxia, KONG Weiping, REN Kaili, CHENG Hong, ZHANG Huasheng
(Institute of Vegetables, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: In order to explore the effect of heat shock treatment on ovule expansion and endogenous hormones in unpollinated ovary culture of melon, and to lay a foundation for revealing the mechanism of ovule expansion and haploid culture. The unpollinated ovary of melon cultured for different days under the heat shock and control culture was used as the test material, the ovule expansion rate was monitored dynamically, the contents of cis-zeatin ribonucleoside (CZR), gibberellin 3 (GA_3), trans-zeatin (ZT), indole-3-acetic acid (IAA) and abscisic acid (ABA) were determined by UPLC-ESI-MS/MS method, and the relationship between these 5 endogenous hormones and ovular expansion was analyzed. The results showed that heat shock treatment was beneficial to ovule enlargement and accumulation of endogenous hormones compared with the control culture at 25 °C, and the changes of 5 endogenous hormones in ovule enlargement stage were consistent and increased. The proportional relationship between the hormones was in dynamic change, and the ratios of IAA/(ZT+CZR), IAA/ABA and IAA/ GA_3 under heat shock treatment were higher than the control throughout the expansion period. The ovule expansion rate was significantly positively correlated with the endogenous hormone IAA (the correlation coefficient was 0.818), and was significantly positively correlated with ZT, CZR and ABA, but was negatively correlated with (ZT+CZR)/ GA_3 .

Key words: Melon; Unpollinated ovary; Ovule expansion; Heat shock; Endogenic hormone

单倍体育种技术可以突破传统选系周期长进度慢的局限^[1-2], 而瓜类作物单倍体育种常采用离体雌核培养途径。离体雌核发育 (in vitro gynogenesis) 是指通过未受精子房或胚珠的离体培养, 诱导大孢子或雌配子细胞分裂形成胚状体或经由愈伤

组织形成胚状体, 最终产生单倍体 (haploid) 或双单倍体 (doubled haploid) 植株的过程。为此, 前人针对离体雌核发育的影响因素展开了大量研究, 如基因型、外植体发育时期、预处理、培养基组成成分和培养条件等, 均取得了突破性的进展^[3-5], 但

收稿日期: 2022-10-14; 修订日期: 2022-11-09

基金项目: 甘肃省农业科学院中青年基金(2020GAAS44); 甘肃省农业科学院生物育种专项(2022GAAS05)。

作者简介: 唐桃霞(1988—), 女, 甘肃临洮人, 助理研究员, 主要从事西甜瓜育种工作。Email: tangtaoxia@126.com。

通信作者: 孔维萍(1975—), 女, 甘肃永靖人, 副研究员, 主要从事西甜瓜育种工作。Email: wpk33@126.com。

由于离体雌核培养影响因素众多,发育机制尚不明确,导致诱导技术存在低效性和不可复制性,因而严重影响育种应用。

热激处理作为离体雌核培养预处理的一种有效方式^[6],在葫芦科作物甜瓜、黄瓜、南瓜等方面均有报道^[7-9],但对其控制单倍体化过程的分子和生理机制知之甚少。Zhu 等^[10]研究发现,西瓜未受精胚珠在热激诱导下,其植物激素等相关基因的表达变化可能是诱导未受精胚珠发育的重要因素,然而在甜瓜中热激是如何影响未受粉子房(胚珠)发育和激素变化的还未见报道。为此,我们分析了甜瓜未受粉子房培养胚珠膨大过程中相关激素的动态变化规律,以期揭示胚珠膨大和单倍体培养的机理研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

指示甜瓜品种为厚皮甜瓜自交系 C29,由甘肃省农业科学院蔬菜研究所西甜瓜研究室提供。

1.2 试验方法

以厚皮甜瓜自交系 C29 开花前 1 d 未授粉的子房为外植体。外植体经流水冲洗后去掉表皮置于无菌操作台,75%乙醇震荡消毒 30 s,横切成约 1~2 mm 薄片,5% NaClO 震荡消毒 10 min,无菌水清洗 3 次,用无菌滤纸吸干水分后接种到 pH 为 5.8 的 MS 培养基[MS+30 g/L Suc(蔗糖)+8.0 g/L Agr(琼脂)+0.06 mg/L TDZ(噻苯隆)+20.00 mg/L AgNO₃(硝酸银)+0.5 g/L CH(水解酪蛋白)]上,分成两组,一组置于 25 ℃ 室温培养(对照, C),另一组置于 32 ℃ 热激处理 4 d(H)^[6],然后转入对照条件下一同培养。昼/夜光周期均为 16 h/8 h,分别于开始培养 2 d(C1 和 H1)、4 d(C2 和 H2)、7 d(C3 和 H3)、12 d(C4 和 H4)、20 d(C5 和 H5)后取样,每处理取 8 瓶为混合样,3 次重复,取样前统计观察

胚珠膨大发育情况。

1.3 测定方法

1.3.1 样品前处理 样品前处理主要包括激素提取、固相萃取、浓缩复溶。详细步骤按照胡盼盼等^[11]和 Liu 等^[12]的方法,激素提取步骤略有改动,准确称取 0.5 g 液氮研磨好的样品于 10 mL 离心管中,加入钢珠,加入 2.5 mL 提取液(甲醇、水、甲酸按体积比 7.9 : 2.0 : 0.1 配制,含少量抗氧化剂),破碎 3 min 以上;冰上超声 30 min,4 ℃ 浸提 12 h;离心(4 ℃, 12 000 rpm, 20 min)后取上清;滤渣中加入 2.0 mL 提取液,冰上超声 30 min,混匀离心,4 ℃ 浸提 1 h;离心(4 ℃, 12 000 rpm, 20 min)后取上清,合并浸提液。

1.3.2 上机检测 采用 UPLC-ESI-MS/MS 分析方法,对 IAA(吲哚-3-乙酸)、ZT(反式玉米素)、CZR(顺式玉米素核糖核苷)、GA₃(赤霉素3)和 ABA(脱落酸)含量进行定量检测。液相色谱条件和质谱条件参照胡盼盼等^[11]的方法,进样量略有改动,为 1.0 μL。CZR、GA₃、ZT、IAA、ABA 出峰时间分别为 1.64、1.68、1.70、1.92、2.08 min,吸收峰之间分离良好,互不干扰,说明本实验提取方法和检测条件较为可靠。通过计算各内源激素的回归方程和相关系数,标准品浓度与峰面积的相关系数均大于 0.999,关联度较高,符合后续数据分析需要(表 1)。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Execl 2016 软件进行数据处理和计算,采用 SPSS 19.0 软件统计分析。

2 结果与分析

2.1 未受粉子房培养胚珠膨大率变化

胚珠膨大是未受粉子房培养发育过程的第一步。培养观察发现,甜瓜未受粉子房培养的胚珠膨大至 20 d 时膨大率达最高,因此,胚珠膨大期

表 1 出峰时间、回归方程和相关系数

内源激素	中文名	出峰时间/min	回归方程	相关系数
CZR	顺式玉米素核糖核苷	1.64	$Y=10\ 363X+38.3.3$	$R^2=0.999\ 9$
GA ₃	赤霉素3	1.68	$Y=30.449X+61.919$	$R^2=0.999\ 8$
ZT	反式玉米素	1.70	$Y=5\ 563.5X-20\ 457$	$R^2=0.999\ 9$
IAA	吲哚-3-乙酸	1.92	$Y=326.42X-2318$	$R^2=0.999\ 8$
ABA	脱落酸	2.08	$Y=312.77X+246.56$	$R^2=0.999\ 9$

实验以 0~20 d 为期限。取样前统计观察培养不同天数 32 °C 热激处理 4 d 和对照 25 °C 室温培养的胚珠膨大发育情况, 由表 2 可知, 同一处理胚珠膨大率随着培养时间的增加而提高, 热激处理和对照最大增幅分别为 93.00%、80.00%; 同一时期, 除培养 2 d (C1 和 H1) 外, 其余培养时间下热激处理的胚珠膨大率均较对照高, 增幅为 12.85~27.77 个百分点。上述结果初步说明热激有利于甜瓜未授粉子房的胚珠膨大。

表 2 甜瓜未授粉子房培养胚珠膨大情况

处理	胚珠膨大率/%				
	2 d	4 d	7 d	12 d	20 d
H	0	27.77	71.67	89.47	93.00
C	0	0	58.82	61.11	80.00

2.2 胚珠膨大期内源激素含量动态变化

由表 3 可知, 随着胚珠的膨大, 5 种内源激素变化均为递增趋势。其中 IAA 变化幅度最大, 热激处理变幅为 51.71~138.17 ng/g, 对照变幅为 31.94~91.98 ng/g, 同一时期热激处理较对照 IAA 含量差异显著, 差异为 19.77~46.19 ng/g。内源 ZT 含量热激处理变幅为 9.05~19.00 ng/g, 对照变幅为 7.29~16.93 ng/g。CZR 随着胚珠的膨大逐渐升高, 培养前期 (2~12 d) 对照均较热激处理高, 但到胚珠膨大后期 (20 d), 热激处理的胚珠内源 CZR 大幅升高, 且较对照的含量高 3.75 ng/g。ABA 的变化趋势恰好与 CZR 相反, 培养前期 (2~7 d) 热激处理均较对照的高, 但到胚珠膨大中后期 (12~20 d) 对照胚珠内源 ABA 大幅升高, 且分别

较热激处理的含量高出 4.92 (12 d)、24.72 ng/g (20 d)。GA₃ 含量热激处理变幅为 17.25~78.85 ng/g, 对照变幅为 19.24~83.74 ng/g, 且除培养第 7 d 时热激处理较对照高外, 其余时期均表现为对照较热激处理高。综上可知, 热激处理能显著影响甜瓜胚珠膨大期内源激素的变化, 与对照相比, 可提高甜瓜胚珠膨大期 IAA 和 ZT 的含量。

2.3 内源激素间的比例关系

内源性植物激素是植物体自身合成的、控制其生长发育的一类微量或痕量信号分子^[13], 对植物生长发育的整个过程发挥着重要的调控作用, 而决定生理效应的往往不是某种激素的绝对量, 而是各激素间相互作用的结果^[14-15], 因此, 本研究对胚珠膨大期的 5 类激素间的动态平衡进行了分析比较, 结果如图 1 所示。各激素间的平衡状态处于动态变化中, 其中热激处理和对照的 (ZT+CZR)/IAA 值变化趋势基本一致, 均为先下降, 在 12 d 时降至最低, 然后又上升, 且在整个膨大期对照的 (ZT+CZR)/IAA 值均较热激处理的高, 说明热激处理可能促进 IAA 产生 (图 1-A)。对照的 (ZT+CZR)/ABA 值逐渐降低, 热激处理的变化趋势为“W”型, 而在刚开始 2 d 时热激处理和对照的比值接近, 热激培养过程中 (ZT+CZR)/ABA 值下降, 转到对照条件下后开始上升, 说明热激处理可能增加雌核内 ABA 的含量 (图 1-B)。热激处理的 (ZT+CZR)/GA₃ 值变化趋势基本为逐渐下降, 仅在 12 d 时有所上升, 变化范围在 0.37~0.62, 对照的 (ZT+CZR)/GA₃ 值变化趋势也为逐渐

表 3 胚珠膨大期内源激素的动态变化

处理	内源激素含量				
	IAA	ZT	CZR	ABA	GA ₃
H1	51.71±0.28 g	9.05±0.12 f	1.66±0.02 j	7.65±0.05 h	17.25±0.24 j
H2	55.77±0.71 f	9.23±0.12 f	2.08±0.02 i	10.92±0.12 f	21.46±0.12 h
H3	70.05±0.18 d	10.19±0.17 d	2.68±0.04 g	11.31±0.07 e	30.01±0.46 e
H4	106.97±0.83 b	13.25±0.12 c	4.61±0.02 d	17.88±0.28 d	40.32±0.48 d
H5	138.17±1.32 a	19.00±0.21 a	10.23±0.06 a	20.99±0.06 c	78.85±0.43 b
C1	31.94±0.33 j	7.29±0.06 h	2.56±0.01 h	6.92±0.05 i	19.24±0.05 i
C2	36.32±0.53 i	7.50±0.10 h	3.21±0.01 f	8.30±0.10 g	26.60±0.16 g
C3	42.16±0.13 h	7.85±0.03 g	3.51±0.04 e	10.68±0.10 f	27.88±0.16 f
C4	61.53±0.38 e	9.76±0.10 e	5.65±0.06 c	22.80±0.29 b	47.01±0.22 c
C5	91.98±0.71 c	16.93±0.13 b	6.48±0.02 b	45.73±0.41 a	83.74±0.15 a

下降, 仅在 7 d 时有所上升, $(ZT+CZR)/GA_3$ 值变化范围为 0.28 ~ 0.51(图 1-C)。对照的 GA_3/ABA 值变化趋势为先上升后下降, 在 4 d 时最高; 热激处理的变化趋势为“W”型趋势(图 1-D)。对照的 $I- AA/ABA$ 值逐渐下降, 热激处理的 $I- AA/ABA$ 值先下降后上升, 在 4 d 时最低, 且在整个膨大期内, 热激处理的 $I- AA/ABA$ 值均高于对照(图 1-E)。热激处理的 $I- AA/GA_3$ 值变化趋势为先下降后上升再下降, 对照的 $I- AA/GA_3$ 值基本平稳, 且在整个膨大期内, 热激处理的 $I- AA/GA_3$ 值均高于对照(图 1-F)。综上所述, 热激处理会增加 IAA 含量, 进而促进胚珠膨大。

2.4 胚珠膨大与内源激素相关性分析

对胚珠膨大率与 5 种内源激素以及内源激素之间的相关程度进行分析的结果(表 4)表明, 甜瓜胚珠膨大期其胚珠膨大率与内源激素 IAA 呈极显著正相关, 相关系数为 0.818; 与 ZT、CZR、ABA 均呈显著正相关, 相关系数分别为 0.755、0.706、0.732; 与 $(ZT+CZR)/GA_3$ 呈显著负相关, 相关系数为 0.651; 与其余指标均有不同程度的相关性, 但均未达到显著; 胚珠膨大期内各内源激素间也具有一定的相关性, 如 IAA 与 ZT、CZR、ABA 之间均呈极显著正相关; ZT 与 CZR、ABA 均呈极显著正相关, 与 GA_3 呈显著正相关; CZR 与 ABA 呈极

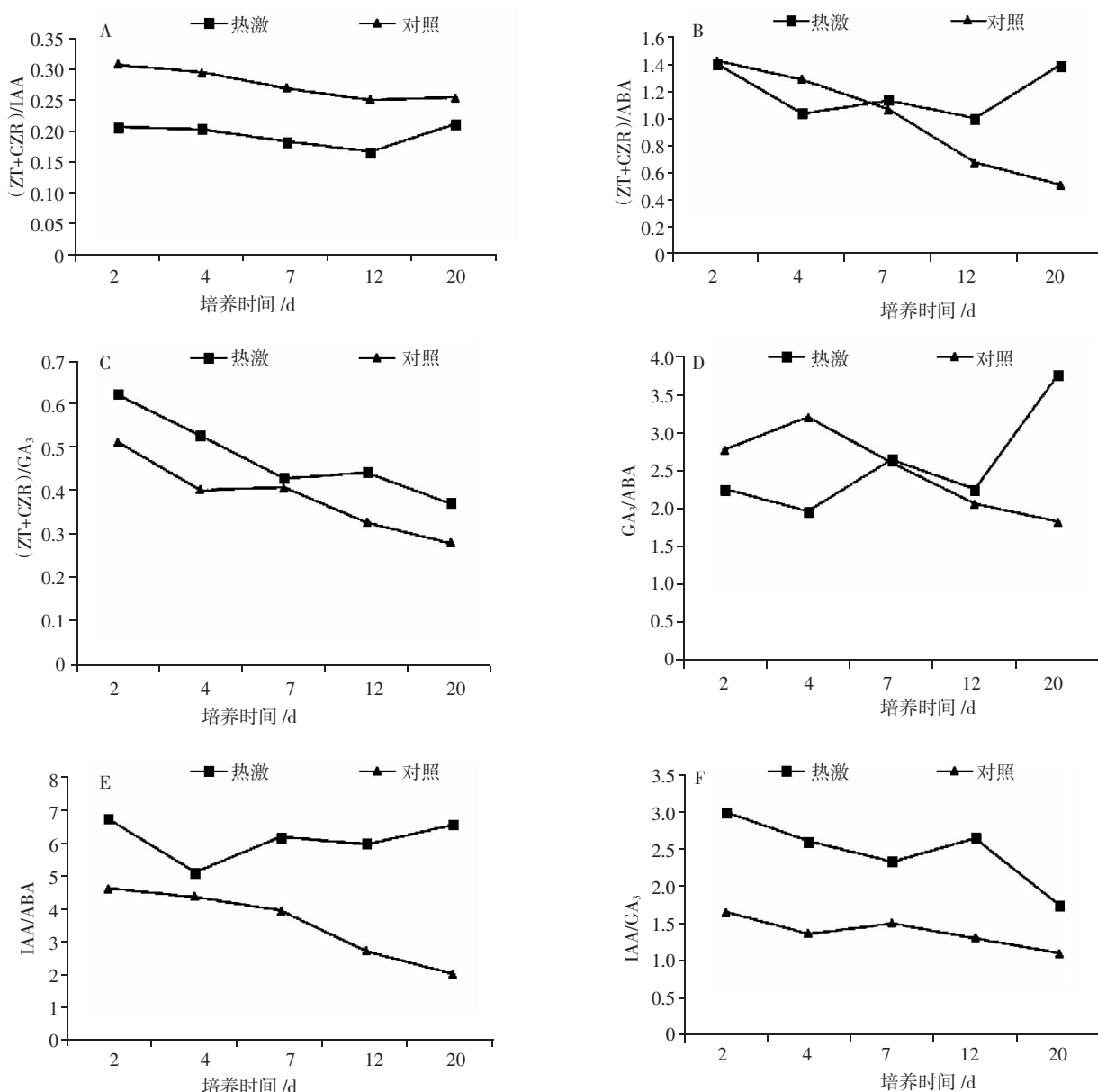


图 1 胚珠膨大期内源激素间的比例变化

表 4 胚珠膨大率与内源激素的相关性分析

	膨大率	IAA	ZT	CZR	GA ₃	ABA	(ZT+CZR)/IAA	(ZT+CZR)/ABA	(ZT+CZR)/GA ₃	GA ₃ /ABA	IAA/ABA	IAA/GA ₃
膨大率	1.000											
IAA	0.818**	1.000										
ZT	0.755*	0.943**	1.000									
CZR	0.706*	0.821**	0.864**	1.000								
GA ₃	0.619	0.551	0.739*	0.630	1.000							
ABA	0.732*	0.790**	0.920**	0.911**	0.879**	1.000						
(ZT+CZR)/IAA	-0.511	-0.591	-0.391	-0.080	-0.046	-0.095	1.000					
(ZT+CZR)/ABA	-0.500	-0.164	-0.275	-0.223	-0.785**	-0.484	0.057	1.000				
(ZT+CZR)/GA ₃	-0.651*	-0.404	-0.514	-0.691*	-0.748*	-0.774**	-0.205	0.669*	1.000			
GA ₃ /ABA	-0.004	0.222	0.160	0.397	-0.343	0.108	0.195	0.698*	-0.057	1.000		
IAA/ABA	-0.063	0.256	0.039	-0.123	-0.590	-0.318	-0.597	0.766**	0.658*	0.442	1.000	
IAA/GA ₃	-0.144	0.066	-0.134	-0.452	-0.480	-0.489	-0.743*	0.403	0.802**	-0.182	0.795**	1.000

显著正相关, 与(ZT+CZR)/GA₃呈显著负相关; GA₃与 ABA 呈极显著正相关, 与(ZT+CZR)/ABA 呈极显著负相关, 与(ZT+CZR)/GA₃呈显著负相关; ABA 与(ZT+CZR)/GA₃呈极显著负相关。

3 讨论与结论

植物离体培养的理论与实践证明, 培养基中添加的外源激素是通过内源激素水平来起作用的^[16], 越来越多的研究也表明植物生长发育的各个阶段都受到内源激素的调节与控制^[17]。本研究结果表明, 在胚珠膨大期, 内源激素 CZR、GA₃、ZT、IAA 和 ABA 含量均直线上升, 且热激处理的雌核膨大率及 IAA 和 ZT 含量均较对照室温培养的高。前人研究表明, 在胚诱导期间进行热激处理, 对于单倍体胚胎形成可能有益, 且热激(32 ~ 35 °C)处理对瓜类作物的子房和胚珠培养起到积极作用^[6,18]; 朱迎春等^[19]也研究表明, 热激处理可能增加了子房细胞的活跃程度, 且热激蛋白、植物激素和胚胎发育相关基因的表达变化可能是诱导未受精胚珠发育的重要因素。

各类植物激素的生理作用具有相对专一性, 但植物的各种生理反应是不同种类植物激素相互作用的结果, 在体胚发生过程中, 植物激素的平衡是调控胚胎发育的重要条件^[20]。从本研究结果来看, 胚珠膨大期内, 热激处理的 IAA/(ZT+CZR)值、IAA/ABA 和 IAA/GA₃ 值均较对照室温培养的高, 说明高比例的 IAA 有利于促进细胞膨大(胚珠

的膨大), 这与吴贝等^[21]和刘晓晓等^[22]研究结果相似。张亚芳等^[23]研究发现 IAA/ABA 呈先降后升趋势, 对芽的分化与生长有着重要的促进作用, 本研究中对对照室温培养的 IAA/ABA 值逐渐下降, 而热激处理的先下降后上升, 推测热激更有利于胚状体形成。

由胚珠膨大率和各激素间的相关性分析可知, 甜瓜胚珠膨大期内其胚珠膨大率与内源激素 IAA 呈极显著正相关, 相关系数达 0.818, 这进一步证明 IAA 是参与调节植物生长发育的重要激素, 影响细胞的扩增和分裂、细胞的伸长和分化以及多种生理反应^[24]; 且与 ZT、CZR 和 ABA 也均呈显著正相关, 与(ZT+CZR)/GA₃呈显著负相关, 说明未授粉胚珠膨大是由多种内源激素共同作用的。

综上, 胚珠膨大期各内源激素的含量、变化规律以及平衡关系对胚珠的膨大发育具有重要的调控功能, 热激处理较对照更有利于胚珠的膨大及 IAA 和 ZT 含量的积累。此外还发现, 胚珠膨大率与 IAA 呈极显著正相关, 与 ZT、CZR 和 ABA 均呈显著正相关, 这为单倍体形成的机理研究奠定了一定的基础。

参考文献:

- [1] 柯思佳, 钱春桃, 包卫红, 等. 甜瓜离体雌核发育诱导单倍体研究进展[J]. 中国瓜菜, 2018, 31(9): 1-5.
- [2] KALINOWSKA K, CHAMAS S, UNKEL K, et al. State-

- of-the-art and novel developments of in vivo haploid technologies[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(3): 593-605.
- [3] 唐桃霞. 西葫芦未授粉子房培养及胚囊植株倍性鉴定技术研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [4] 闵子扬, 邹甜, 阮万辉, 等. 西瓜离体雌核发育诱导单倍体植株再生[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(13): 4404-4409.
- [5] DENG Y, TANG B, ZHOU X, et al. Direct regeneration of haploid or doubled haploid plantlets in cucumber (*Cucumis sativus* L.) through ovary culture[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2020, 142(2): 253-268.
- [6] 周霞, 邓英, 陈劲枫. 瓜类作物离体雌核诱导单倍体研究进展[J]. *园艺学报*, 2020, 47(9): 1810-1826.
- [7] 高宁宁, 李晓慧, 康利允, 等. 厚皮甜瓜未授精子房离体培养获得胚囊再生植株[J]. *果树学报*, 2020, 37(7): 1036-1045.
- [8] 周霞, 张璐, 周俊国, 等. 黄瓜未授粉子房离体培养获得胚囊再生植株[J]. *园艺学报*, 2020, 47(3): 455-466.
- [9] 邓英, 唐兵, 吴康云, 等. 南瓜未授粉子房培养形成再生植株的研究[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(2): 381-385.
- [10] ZHU Y, SUN D, YUN D, et al. Comparative transcriptome analysis of the effect of different heat shock periods on the unfertilized ovule in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(2): 528-540.
- [11] 胡盼盼, 张香粉, 赵霞, 等. 草莓新茎分枝与独脚金内酯的关系[J]. *果树学报*, 2019, 36(5): 578-589.
- [12] LIU W, XU J, FU W, et al. Evidence of stress imprinting with population level differences in two moss species [J]. *Ecology and evolution*, 2019, 9(11): 6329-6341.
- [13] 李玉璇, 段春风, 关亚凤. 植物样品中内源性植物激素时空分布的研究进展[J]. *色谱*, 2019, 37(8): 806-814.
- [14] 肖关丽, 杨清辉. 植物组织培养过程中内源激素研究进展[J]. *云南农业大学学报*, 2001, 16(2): 136-138.
- [15] 张莉. 植物内源激素对杨树枝条分枝角度的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [16] 张慧君, 栾非时, 王学征, 等. 甜瓜自交系不定芽再生过程中内源激素含量的变化[J]. *中国蔬菜*, 2012(24): 43-47.
- [17] 刘燕, 于美玲, 张然, 等. 甘肃野生草地早熟禾内源激素含量的变化与无融合生殖率的关系研究[J]. *草业学报*, 2020, 29(7): 99-111.
- [18] SHALABY T A. Factors affecting haploid induction through in vitro gynogenesis in summer squash (*Cucurbita pepo* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, 115(1): 1-6.
- [19] 朱迎春, 李卫华, 安国林, 等. 热激处理的西瓜未受精胚珠转录组分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(3): 834-850.
- [20] 刘华英, 萧浪涛, 何长征. 植物体细胞胚发生与内源激素的关系研究进展[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2002(4): 349-354.
- [21] 吴贝, 季玉洁, 李盼盼, 等. 薄皮甜瓜果实早期发育的细胞学观察及内源激素变化[J]. *北京农学院学报*, 2016, 31(2): 64-68.
- [22] 刘晓晓, 潘玉朋, 刘策, 等. 不同果型黄瓜子房的组织学观察及其与内源激素含量的关系[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2021, 49(5): 96-103.
- [23] 张亚芳, 何钢, 荣广天, 等. 鸡血藤愈伤组织培养过程中内源激素变化研究[J]. *生物技术通报*, 2017, 33(3): 66-70.
- [24] SCHALLER G E, BISHOPP A, KIEBER J J. The yin-yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(1): 44-63.