

# 3,5,6-TPA 促进荔枝果实增大和成熟的原因分析

黄志强, 刘旋, 严婷, 邓嘉辉, 赵明磊, 李建国\*

(华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

**摘要:**【目的】探究全树喷施 40 mg·L<sup>-1</sup> 3,5,6-三氯-2-吡啶氧乙酸(3,5,6-TPA)对荔枝果实生长发育的调控作用及其潜在原因。【方法】以砧木为妃子笑的 16 年生的仙进奉为试验材料,在荔枝开花后 5 周全树喷施浓度( $\rho$ , 后同)为 40 mg·L<sup>-1</sup> 3,5,6-TPA,测定和分析果实主要的生理和品质指标。【结果】喷施 3,5,6-TPA 能够显著增大仙进奉荔枝果实,促使果实提前 1 周成熟,对果实的内在品质没有显著影响。3,5,6-TPA 处理促进果实增大的潜在原因包括:(1)短暂抑制了荔枝叶片的光合作用,导致部分果实早期发育阶段受阻,后期发生脱落,起到了类似疏果的作用。(2)提高了果实发育前期果皮、假种皮和种子中的内源 IAA 含量。(3)增强了细胞壁转化酶、酸性转化酶、中性转化酶以及蔗糖磷酸合成酶活性,进而促进了糖分的积累。促进果实成熟提前的潜在原因包括:(1)提高了果实发育期间果皮、假种皮和种子中内源 ABA 含量。(2)促进了果实成熟期间内源 IAA 含量的提前下降。【结论】3,5,6-TPA 可以在仙进奉荔枝的内在品质无显著影响的情况下,短暂抑制荔枝叶片净光合速率,改变假种皮中相关代谢酶活性,调控果实中各组织内源 IAA、ABA 含量,从而有效增加荔枝的果实大小和提高优质果率,促进果实提前成熟。

**关键词:**荔枝; 3,5,6-TPA; 果实大小; 果实成熟; 果实品质

中图分类号: S667.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2026)01-0122-14

## Analysis of the reasons why 3,5,6-TPA promotes the enlargement and maturation of litchi fruits

HUANG Zhiqiang, LIU Xuan, YAN Ting, DENG Jiahui, ZHAO Minglei, LI Jianguo\*

(College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

**Abstract:** 【Objective】3,5,6-trichloro-2-pyridinyloxyacetic acid (3,5,6-TPA) has been proven to have a positive effect on the enlargement and maturation of litchi fruits. However, previous studies have been limited to phenotypic observations, lacking in research on the mechanisms by which it regulates fruit size and maturation. This study used the high-quality late-maturing litchi variety Xianjinfeng as the experimental material to explore the regulatory mechanisms by whole-tree spraying of 40 mg·L<sup>-1</sup> 3,5,6-TPA on litchi fruit growth and development, aiming to provide a scientific basis for its rational application in litchi production. 【Methods】Sixteen-year-old Xianjinfeng litchi trees grafted onto Feizixiao rootstocks were used as experimental materials. Six trees with relatively consistent vigor were selected, with three trees sprayed with 40 mg·L<sup>-1</sup> 3,5,6-TPA and the other three sprayed with water as controls. The spraying was conducted five weeks after flowering (when the young fruit was about 1 g), until the leaf surface was dripping wet, with a volume of 8 L per tree. Fifteen branches were randomly selected from each treatment for tagging and fruit drop rate statistics. If fruit splitting occurred, the fruits were removed after counting and 20 fruits were randomly selected from each treatment for tagging to measure their transverse and longitudinal diameters for dynamic fruit development analysis. Eight mature leaves of the same age and position were selected from the external canopy of each tree and tagged, and their

收稿日期: 2025-06-09

接受日期: 2025-07-23

基金项目: 国家重点研发计划(2023YED2300805); 国家荔枝龙眼产业技术体系(CARS-32-09)

作者简介: 黄志强, 男, 硕士, 研究方向为果树栽培生理。E-mail: 1944816820@qq.com

\*通信作者 Author for correspondence. E-mail: jianli@scau.edu.cn

net photosynthetic rate was measured using a CIRAS-3 portable photosynthesis system (PP system, USA) every three days between 9:00—11:00 a.m., before and after treatment, until photosynthetic damage was restored. Fruit samples were collected once a week, with 30 fruits per sample. The pericarp, pulp, and seeds were separated, frozen in liquid nitrogen, and stored in a  $-80^{\circ}\text{C}$  freezer for the determination and analysis of major physiological indices of the fruit. The fruit quality was finally measured at harvest. **【Results】**Spraying with 3,5,6-TPA significantly enlarged the Xianjinfeng litchi fruit. The average fruit weight of the treated group reached 25.0 g, while that of the control was only 22.9 g, representing a 9.2% increase in the treated group compared to the control. The proportion of first-grade fruit in the treated group increased by 137.5% compared to the control, while the proportion of substandard fruit decreased by 128.3%. The treatment also advanced fruit maturation by one week but did not alter the final coloration of the pericarp after maturation. It had no significant effect on the fruit soluble solids, titratable acid, solid-acid ratio, edible rate, or rate of sunken seeds. Spraying with 3,5,6-TPA inhibited fruit drop in the first four weeks after treatment. However, some fruits on the panicles stopped growing and the pericarp turned yellow. These developmentally arrested fruits began to drop from the third week, and by harvest, the cumulative fruit drop rate in the treated group was higher than that in the control, although the difference was not significant. Spraying with 3,5,6-TPA temporarily induced photosynthetic damage in litchi leaves within 10 days after treatment, which then returned to normal. Spraying with 3,5,6-TPA significantly increased the sucrose content in the aril 2–3 weeks after treatment, as well as the contents of fructose, glucose, and total sugar, with no significant differences at harvest. Spraying with 3,5,6-TPA altered the activity of key enzymes in aril sucrose metabolism, significantly increasing acid invertase activity in the third week after treatment, neutral invertase activity in the second week, with no significant difference in sucrose synthase activity, and increased sucrose phosphate synthase activity before the fourth week, which then fell below the control. Foliar application of 3,5,6-TPA advanced the peak of endogenous IAA during fruit ripening and accelerated the subsequent decline by 1 week relative to the control, while it increased the ABA content in various tissues of the fruit. The potential reasons for the promotion of fruit enlargement by 3,5,6-TPA treatment include: (1) Briefly inhibiting the net photosynthetic rate of litchi leaves, causing some fruits to be aborted in the early developmental stage and then drop, which had a thinning effect; (2) Increasing the endogenous IAA content in the pericarp, aril, and seeds during the early stages of fruit development; (3) Enhancing the activities of cell wall invertase, acid invertase, neutral invertase, and sucrose phosphate synthase, thereby promoting sugar accumulation and fruit development. The potential reasons for the accelerated fruit maturation include: (1) Increasing the endogenous ABA content in the pericarp, aril, and seeds during fruit development; (2) Promoting the early decline of endogenous IAA content in the pericarp and aril during fruit maturation. **【Conclusion】** Compared with the control, 3,5,6-TPA can temporarily inhibit the net photosynthetic rate of litchi leaves without significantly affecting the intrinsic quality of Xianjinfeng litchi. It can also alter the activity of related metabolic enzymes in the aril, promote sugar accumulation in the early stages of fruit development, and regulate the endogenous IAA and ABA contents in various fruit tissues, thereby effectively increasing fruit size and the rate of high-quality fruit, and promoting early fruit maturation.

**Key words:** Litchi; 3,5,6-TPA; Fruit size; Fruit maturation; Fruit quality

果实的成熟调控是园艺植物研究的核心课题。果实成熟涉及复杂的生理、生化 and 结构转变,如色泽、质地、风味、香气和营养成分的变化,这一过程受多种因素的共同调控,包括植物激素、环境条件(如

温度和光照)以及遗传背景<sup>[1]</sup>。对于跃变型果实,乙烯通常被视为关键的成熟激素,而在非跃变型果实的成熟中,ABA则展现出更为关键的调控作用<sup>[2]</sup>。果实大小是果实品质的重要指标之一,与多种因素有关,主要由细胞分裂和细胞膨大决定,也与植物自身的碳水化合物含量、内源激素含量、光照、水分和温度等外界环境条件有关<sup>[3]</sup>。

荔枝(*Litchi chinensis* Sonn.)原产于中国云南<sup>[4]</sup>,全国荔枝种植面积为52.7万hm<sup>2</sup>,2023年产量达到329万t<sup>[5]</sup>,作为热带和亚热带地区的重要经济果树,对当地农民增收和乡村振兴具有显著贡献。果实大小是决定荔枝鲜果销售价格的关键因素,但在栽培过程中,优质品种的果实大小往往参差不齐。在采收时,果农对荔枝果实进行分级包装,果个大者价格优势明显。以仙进奉为例,果实大于28g可以按粒果进行包装销售,价格是普通大小果(<23g)的3倍以上。关于如何提高荔枝优质果比例的研究报道较少。疏果虽能提高果实大小,但会降低产量<sup>[6]</sup>。人工疏果劳动成本高,效率低<sup>[7]</sup>。化学疏果虽然效率高,但存在安全隐患和不稳定性<sup>[8]</sup>。优化栽培措施如施肥、灌溉和修剪技术虽能增加果实大小,但效果有限<sup>[9]</sup>。此外,市场上优质品种多为晚熟品种,集中上市加大了市场供给压力<sup>[10]</sup>。若能实现早熟,提早上市,既能显著提升荔枝的经济价值,又能缓解销售压力。

3,5,6-TPA是一种生长素类植物生长调节剂,在柑橘上,花后82d喷施15mg·L<sup>-1</sup>的3,5,6-TPA能够在不增加果实脱落的情况下,使采收期的单果质量比对照显著增加9.5%<sup>[11]</sup>。在甜橙上,花后8~11周喷施3,5,6-TPA同样能够提高果实大小,改善果实品质<sup>[12]</sup>。在樱桃上,果实直径为13mm时喷施10mg·L<sup>-1</sup>的3,5,6-TPA可以显著促进果实膨大,大果实的产量增加了60%以上<sup>[13]</sup>。葡萄柚在果实直径大于22mm时喷施20mg·L<sup>-1</sup>的3,5,6-TPA,果实单果质量比对照提高4.9%<sup>[14]</sup>。

以上研究表明,在果树上应用3,5,6-TPA对果实大小和成熟的调控具有积极作用,但是3,5,6-TPA调控果实生长发育的生理机制仍然未知。此外,国内还未见在荔枝生产上使用3,5,6-TPA的研究报道。基于此,笔者以优质晚熟荔枝仙进奉为材料,探究3,5,6-TPA对果实生长发育的调控,并分析其潜在原因,以期3,5,6-TPA在荔枝上的高效利用提供理论依据和指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料与试验设计

试验地位于广州市增城区郭仔农业有限公司荔枝园(113°41'E,23°11'N),年平均气温22.1℃,年平均降水量2039.5mm,试验材料为高接换种的16年生的晚熟优质荔枝品种仙进奉,砧木为妃子笑。

2022年5月9日选择树势相对一致的6株仙进奉作为供试材料,其中3株在花后5周(小果约1g)整树喷施40mg·L<sup>-1</sup>3,5,6-TPA<sup>[15]</sup>,另外3株喷施清水为对照(CK),单株重复,喷至叶面滴水为止,每株树喷施用量为8L。每个处理随机选择15个枝进行挂牌,统计初始坐果数,此后每周统计落果数,每个处理随机各选20个果挂牌测量横径和纵径。从处理开始至果实成熟时为止,每隔1周采样1次,每次取果实30个,分开果皮、果肉、种子,放入液氮罐中速冻并带回实验室,-80℃冰箱保存备用,最后采收果实,测定果实品质。

### 1.2 测定指标及方法

1.2.1 果实动态发育分析 果实横径和纵径测量:从处理到采收期间,每隔1周观察果实发育情况,并测量果实横径和纵径,参考李芳等<sup>[16]</sup>的方法测定,采用游标卡尺测定果实的横径(垂直于缝合线的最大距离)和纵径(从果蒂到果顶的距离),若在观测中有标记果实脱落或发育不正常的果实,则在同一穗上选择大小相近的正常果实代替。果形指数为果实纵径与横径的比值。

1.2.2 落果的动态分析 自喷施3,5,6-TPA起统计初始坐果数,此后每隔1周统计1次落果数,直至最后采收。若存在裂果,则统计后再摘除,记录并统计分析坐果动态变化。累计落果率(cumulative abscission rate, CAR)计算公式如下:CAR/%=(X<sub>0</sub>-X<sub>t</sub>)/X<sub>0</sub>×100。式中,X<sub>0</sub>为处理当天坐果量,X<sub>t</sub>为t时的坐果量。

1.2.3 果实品质测定 (1)单果质量:果实成熟后采摘,使用电子天平称取每个挂牌果实质量。

(2)果实分级:随机采摘200个果实称质量,根据果质量大小进行分级,分级标准参考T/GDNB 158—2023《增城主栽优质荔枝果品等级规格》团体标准,分为特级果(>30g)、一级果(>23~30g)、二级果(20~23g)、等外果(<20g)。

(3)可食率:称取每个果实单果质量、果皮质量和种子质量。可食率/%=(单果质量-果皮质量-

种子质量)/单果质量 $\times 100$ 。

(4)可溶性固形物(TSS)含量:每个处理3个重复,每个重复取10个果,去果皮取果肉榨汁,用纱布过滤后使用糖度计进行测定,直接记录读数。

(5)可滴定酸(TA)含量:参考龙淑珍等<sup>[17]</sup>的方法,吸取2 mL新鲜果汁于25 mL三角瓶中,加入2滴1%酚酞作为指示剂,用0.1 mol $\cdot$ L<sup>-1</sup> NaOH溶液滴定,最后以苹果酸表示果实中主要可滴定酸含量。每个处理共3个重复,每个重复测定3次。按如下公式进行换算:

$$w(\text{可滴定酸})/\% = C \times K \times V \times 100 / W$$

式中, $C$ 为NaOH溶液的浓度(mol $\cdot$ L<sup>-1</sup>); $W$ 为样品体积(mL); $V$ 为滴定时消耗NaOH溶液的体积(mL), $K$ 为换算系数(0.067)。

(6)固酸比:可溶性固形物含量/可滴定酸含量。

(7)果皮色泽值:参照王利群等<sup>[18]</sup>的方法,摘取15个果实,果皮色泽参数采用日本生产的Minolta CR-400型全自动测色色差仪,沿果面赤道一周均匀取4个点,用色差仪测得 $L$ 、 $a$ 和 $b$ 的数值后取平均值。 $a$ 值表示红绿色度, $b$ 值表示黄蓝色度, $L$ 值表示色泽亮度。

1.2.4 叶片光合特性的测定 在每株树树冠的外部同一方位选择高度一致的8枚老熟程度相同的叶片,挂牌标记,采用CIRAS-3便携式光合仪(PP system, USA)于处理前和处理后的1、4、7、10、13、16、19、22 d上午09:00—11:00测量叶片的净光合速率( $P_n$ ),直到光合损伤恢复为止。

1.2.5 糖含量的测定 糖含量的测定参照胡志群等<sup>[19]</sup>的方法并略作改进。准确称取荔枝假种皮1 g于研钵中,微波炉杀酶40 s,加入2 mL超纯水研磨成匀浆后转入10 mL刻度试管中,反复清洗3~4次,定容至10 mL,取2 mL于离心管13 000 r $\cdot$ min<sup>-1</sup>离心10 min,上清液过 Sep-Pak<sup>®</sup>1cc(100 mg)C18 Cartridges(Waters)后于棕色样品瓶中待测。

使用 Agilent 1200 HPLC system(Agilent technologies, Waldbronn, Germany),对样品中的不同糖组分及含量进行检测,每个样品3次技术重复。

1.2.6 糖代谢相关酶的提取与活性测定 参照王惠聪等<sup>[20]</sup>的提取方法并略作改进。取果肉冻样粉末0.5 g,加入2 mL预冷的提取缓冲液,缓冲液包含100 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> Hepes-NaOH(pH 7.5)、5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、1 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> EDTA、2.5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> DTT、0.5%

Triton-100、1% BSA、5% PVPP和10%甘油,冰浴下匀浆后转入2 mL离心管,13 000 r $\cdot$ min<sup>-1</sup>离心10 min,取1 mL上清液加入到PD10(Sephadex<sup>™</sup> G-25 M, GE Healthcare)柱中脱盐,用2 mL平衡液(包含25 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> Hepes-KOH(pH 7.5)、5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、1 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> EDTA、30%甘油)冲洗,用2 mL冻存管收集冲洗液作为酶提取液。以上操作均在4 $^{\circ}$ C下进行。

中性转化酶(NI):参考Lowell等<sup>[21]</sup>的方法并进行改进。中性转化酶反应体系1 mL包含1%蔗糖,100 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> Hepes-NaOH(pH 7.5),5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>,1 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> EDTA和0.2 mL酶提液,34 $^{\circ}$ C水浴1 h后,沸水浴5 min终止反应,加入1.5 mL 3,5-二硝基水杨酸(DNS)测定还原糖含量;另取0.2 mL经沸水浴10 min的酶提液作为对照。测定在540 nm的吸光值,用两者OD值的差计算还原糖合成速率,以分析纯葡萄糖作为标样制定DNS的标准曲线。

酸性转化酶(AI):反应体系1 mL包含1%蔗糖,100 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> 醋酸-磷酸钾缓冲液(pH 5.5)和0.2 mL酶提取液,34 $^{\circ}$ C下反应1 h后沸水浴5 min终止反应,其余操作同中性转化酶。

蔗糖合成酶(SS):参照胡志群等<sup>[19]</sup>的方法并加以改进,取0.1 mL酶液加入0.1 mL的反应液,反应液包括5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> UDP,100 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> 蔗糖,5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> NaF,在34 $^{\circ}$ C下反应1 h后,加入0.2 mL 30% KOH,转入沸水浴10 min以终止反应,冷却至室温,加入0.8 mL纯水,其余操作同中性转化酶。

蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性:参照赵智中等<sup>[22]</sup>的方法并略加修改,取0.1 mL酶液加入0.1 mL的反应液,反应液包括10 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> UDPG、5 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> 6-磷酸果糖、15 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> 6-磷酸葡萄糖、15 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、1 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> EDTA、1 mmol $\cdot$ L<sup>-1</sup> 硼酸缓冲液(pH=8.0)在34 $^{\circ}$ C下反应1 h后,加入0.2 mL 30% KOH,转入沸水浴10 min以终止反应,冷却至室温,混匀后加入3.5 mL 蒽酮溶液(0.15 g蒽酮溶于100 mL 81%硫酸),在40 $^{\circ}$ C下反应20 min后冷却。另取0.1 mL经沸水浴10 min的酶提液作为对照。其余操作同上。测定在620 nm的吸光值,用两者OD值的差计算蔗糖的合成速率,以分析纯蔗糖为标样制作标准曲线。

1.2.7 IAA和ABA含量测定 参照徐婧等<sup>[23]</sup>的方法测定果实中IAA和ABA含量,取样品0.5 g,使用超高效液相色谱-三重四级杆质谱联用仪(Waters

Xevo UPLC-TOD-MS)分析提取的样品。

### 1.3 数据分析

采用 SPSS 22 软件进行数据差异显著性分析,采用 Origin 2022 绘图。

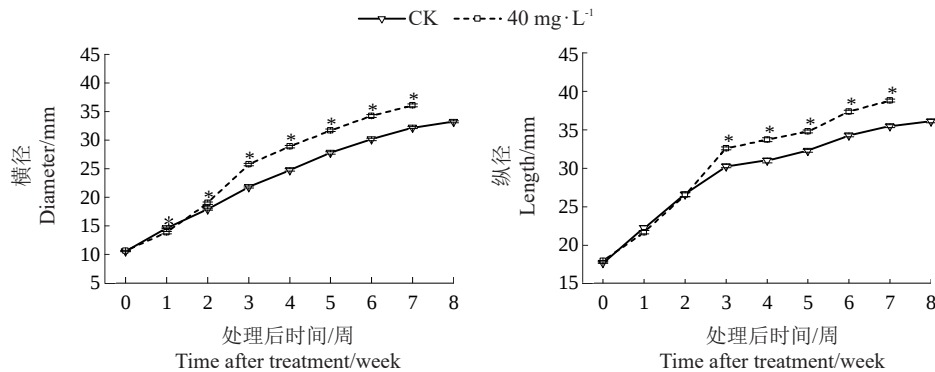
## 2 结果与分析

### 2.1 3,5,6-TPA 对仙进奉荔枝果实生长发育和品质的影响

#### 2.1.1 对果实发育动态和落果的影响 在花后5周

喷施  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 3,5,6-TPA 荔枝果实横径和纵径的动态变化情况如图 1 所示,喷施前果实横径、纵径分别为 11、18 mm,处理后的 3~7 周,处理的纵横径均显著大于对照。果实采收时,处理的果实纵径达到了 39.0 mm,果实横径达到了 36.1 mm,比对照分别增加了 7.4%、8.7%。果实成熟时,对照果实的果形指数为 1.09,处理的果形指数为 1.08,无明显差异。

在花后 5 周喷施  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 3,5,6-TPA 对仙进奉荔枝落果的影响如图 2 所示,在处理第 1 周,处



\*表示两者在  $P < 0.05$  水平上差异显著。下同。

\* indicates significant difference at  $P < 0.05$ . The same below.

图 1 花后 5 周喷施 3,5,6-TPA 对仙进奉果实横径和纵径发育的影响

Fig. 1 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the transverse and longitudinal diameter development of Xianjinfeng fruit

理和对照的累计落果率无显著差异,处理后第 2~3 周,对照的累计落果率高于处理,尤其是在第 2 周达到显著水平。这里需要特别指出的是,尽管处理前 3 周的累计落果率低于对照组,但果穗上部分果实的发育出现果实停止生长和果皮变黄现象(图 3),

这些发育受阻的果实从 3 周开始陆续脱落,因此导致经过 3,5,6-TPA 处理的仙进奉荔枝累计落果率从第 4 周开始直至采收,均高于对照,达到了一定的疏果效果。以上结果说明,花后 5 周喷施  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  3,5,6-TPA,会造成部分幼果的发育障碍,致使果实前期落果少,后期落果多,具有一定的疏果作用。

如图 4 所示,喷施 3,5,6-TPA 促进果皮提前着色,可以促进果实提早一周成熟;在单果质量方面,处理的平均单果质量达到了 25.0 g,而对照仅为 22.9 g,处理比对照显著提高了 9.2%(表 1)。

依据《增城主栽优质荔枝果品等级规格》仙进奉果实大小分级标准,分为特级果( $>30 \text{ g}$ )、一级果( $>23 \sim 30 \text{ g}$ )、二级果( $20 \sim 23 \text{ g}$ )、等外果( $<20 \text{ g}$ )四个级别。如图 5 所示,处理和对照都没有特级果,3,5,6-TPA 处理的一级果比率为 64.6%,而对照仅为 27.2%,处理比对照显著提高了 37.4 个百分点。对照的等外果比率为 24.5%,而处理只有 10.7%,处理比对照显著降低了 13.8 个百分点。说明 3,5,6-TPA 处理可以

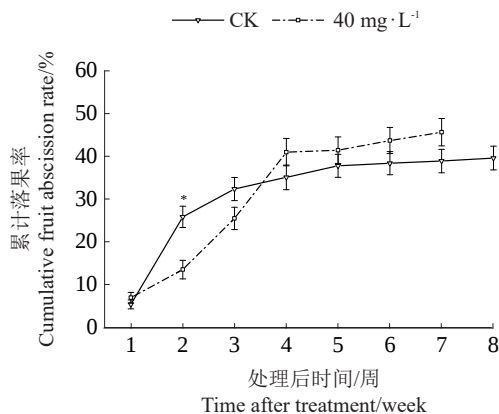


图 2 花后 5 周喷施 3,5,6-TPA 对仙进奉果实落果的影响

Fig. 2 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on fruit abscission of Xianjinfeng



对照 CK                      处理 Treatment

红色圆圈指示果皮发黄停止生长的果实。

Red circles indicate fruits with yellowing skin and arrested growth.

图 3 3,5,6-TPA 处理后第 2 周对仙进奉果实的影响

**Fig. 3** Effects of 3,5,6-TPA treatment in the second week on Xianjinfeng fruit

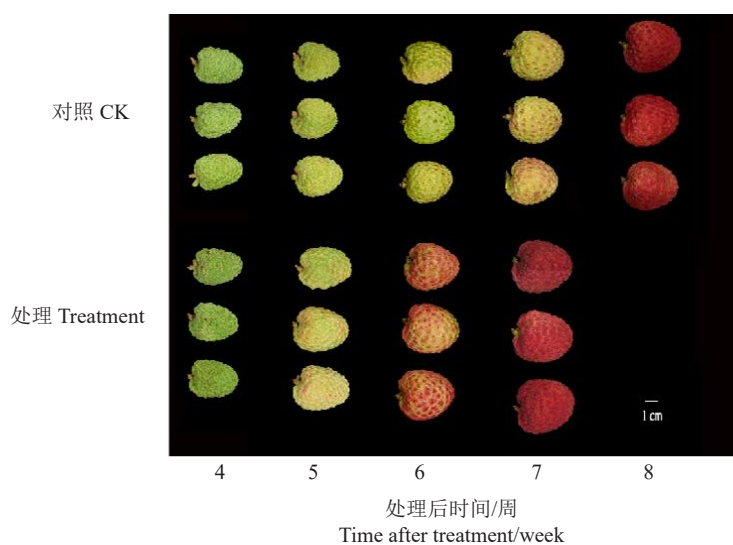


图 4 3,5,6-TPA 处理对仙进奉果实成熟进程的影响

**Fig. 4** Effects of 3,5,6-TPA treatment on the maturation process of Xianjinfeng fruit

表1 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉果实成熟期和单果质量的影响

**Table 1** Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the maturity date and single fruit mass of Xianjinfeng

| 处理<br>Treatment                 | 成熟日期<br>Maturation date | 单果质量<br>Single fruit mass/g |
|---------------------------------|-------------------------|-----------------------------|
| CK                              | 7月4日 Jul. 4             | 22.90 b                     |
| 40 mg·L <sup>-1</sup> 3,5,6-TPA | 6月27日 Jun. 27           | 25.00 a                     |

注:同列不同小写字母表示两者差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Note: Different small letters in the same column indicate significant difference at  $P<0.05$ . The same below.

显著提高一级果的比率和降低等外果的比率。

2.1.2 对果实品质影响 荔枝的可溶性固形物含量、可滴定酸含量、固酸比、可食率、焦核率等是评判

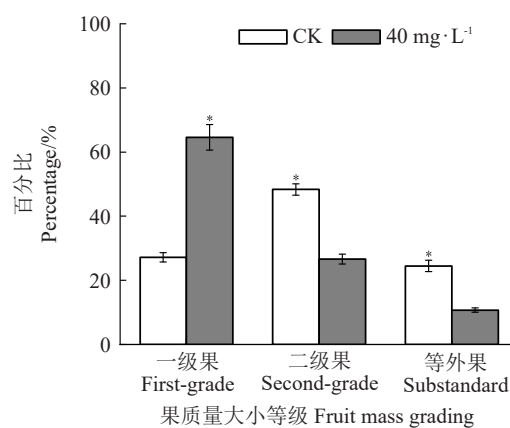


图5 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉单果质量分布频率的影响

**Fig. 5** Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the frequency distribution of single fruit mass in Xianjinfeng

荔枝品质的重要指标,在花后5周喷施3,5,6-TPA对荔枝果实内在品质的影响如表2所示,所测指标均没有显著差异。

2.1.3 对果实着色的影响 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉果实处理后第5周到采收期的色泽变化如图6所示。在处理后的第5周,处理与对照的 $a$ 值不存在显著差异,在处理后的第6~7周经过处理的果皮 $a$ 值显著高于对照。到最后采收期,对照的果皮 $a$ 值为28.3,与处理的29.0无显著差异。以上数据说明处理的果皮颜色比对照更早转变红色,到采收期无显著差异。处理的 $b$ 值从处理后的第5周

到采收期呈现下降的趋势,而对照的 $b$ 值在处理 after 第5~6周呈上升趋势,在处理 after 第6周到采收期呈下降趋势。在处理 after 的第6~7周,对照的果皮 $b$ 色度值显著高于处理。到最后采收期,处理与对照的果皮 $b$ 值无显著差异。处理的果皮 $L$ 值呈一直下降的趋势,直到采收期,而对照的果皮 $L$ 值在处理 after 第5~6周呈上升趋势,从处理 after 第6周到采收期呈下降趋势。与对照相比,在处理 after 第7周,处理的果皮 $L$ 值显著高于对照。在采收期,处理与对照的果皮 $L$ 值分别为34.9、34.2,二者无显著差异。以上数据说明处理的果皮亮度比对照的果皮亮度更早的下降,即

表 2 花后 5 周喷施 3,5,6-TPA 对仙进奉果实品质的影响  
Table 2 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the fruit quality of Xianjinfeng

| 处理<br>Treatment                 | w(可溶性固形物)<br>Soluble solids content/% | w(可滴定酸)<br>Titratable acid content/% | 固酸比<br>Solid acid ratio | 可食率<br>Edible rate/% | 焦核率<br>Shrivelled-seeded fruit rate/% |
|---------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------|----------------------|---------------------------------------|
| CK                              | 17.7 a                                | 0.092 a                              | 193.0 a                 | 78.9 a               | 96.0 a                                |
| 40 mg·L <sup>-1</sup> 3,5,6-TPA | 18.2 a                                | 0.100 a                              | 182.0 a                 | 78.9 a               | 94.7 a                                |

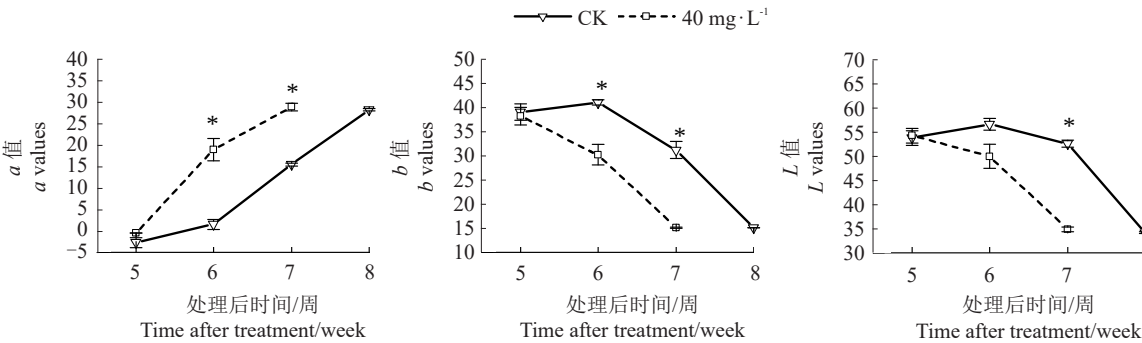


图 6 3,5,6-TPA 对仙进奉成熟过程中果皮色泽的影响  
Fig. 6 Effects of 3,5,6-TPA on the fruit skin color during the maturation process of Xianjinfeng

果皮颜色变深更早,到采收期无显著差异。  
综上所述,在仙进奉荔枝花后5周喷施40 mg·L<sup>-1</sup>的3,5,6-TPA可以显著提高采收前2周内果皮的色度值 $a$ ,并同时显著降低色度值 $b$ 和 $L$ ,使仙进奉果实提早1周转色和成熟。

2.2 3,5,6-TPA 促进荔枝果实增大和成熟的原因分析

2.2.1 对叶片光合作用的影响 如图7所示,在喷施3,5,6-TPA后1 d,仙进奉荔枝叶片净光合速率显著低于对照,且持续7 d左右,然后处理的净光合速率会略高于对照,到最后保持大致相同。以上数据说明喷施3,5,6-TPA后能暂时诱导荔枝叶片的光合作用损伤。

2.2.2 对果实发育过程中糖分含量和相关代谢酶活

性的影响 为了分析喷施3,5,6-TPA对仙进奉荔枝果实糖分含量的影响,测定了喷施3,5,6-TPA后不同时期的糖组分变化,结果如图8-A所示,在处理 after 第2~3周,处理的蔗糖含量迅速上升,且上升幅度明显大于对照,到第3周,处理的蔗糖含量达到最高,为85.1 mg·g<sup>-1</sup>,对照的蔗糖含量为55.2 mg·g<sup>-1</sup>,两者的差值最大。从第3周开始,处理的蔗糖含量开始下降,到最后采收时含量为51.1 mg·g<sup>-1</sup>,而对照的蔗糖含量则在第4周达到最高值,为75.5 mg·g<sup>-1</sup>,从第4周开始下降,到最后采收时的含量为44.9 mg·g<sup>-1</sup>。果糖含量从处理到最后采收时均呈上升趋势(图8-B),处理后第3周具有显著差异,处理比对照显著提高了57.3%。到最后采收时处理与对照没有显著差异,分别为39.6 mg·g<sup>-1</sup>和42.5 mg·g<sup>-1</sup>。葡萄糖含量

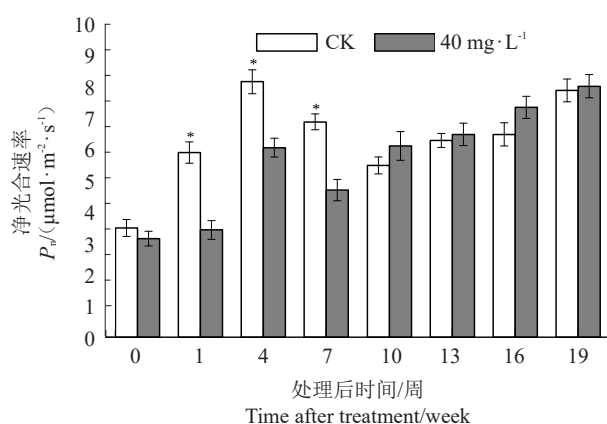


图7 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉叶片净光合速率的影响

Fig. 7 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the net photosynthetic rate of leaves in Xianjinfeng

大致呈先上升后下降再上升的变化趋势(图8-C), 3,5,6-TPA处理后1周对照的葡萄糖含量显著高于处理。对照在前2周快速积累葡萄糖,于第2周达到最大积累量( $44.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ),与处理无显著差异。处理后第3周,处理的葡萄糖含量最高,达到 $59.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,比对照显著提高了109.5%,其他时期,处理和对照的葡萄糖含量差异不显著。处理和对照总糖含量的

变化趋势存在差异(图8-D),在处理第1周,处理和对照的总糖含量分别为 $43.3$ 、 $48.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,对照的总糖含量略高于处理,但不具有显著差异。随着果实发育,总糖含量迅速积累,在处理第3周,处理和对照总糖含量差值最大,对照的果实假种皮的总糖含量为 $95.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,而处理的总糖含量达到 $163.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,处理比对照显著提高了71.1%。其他时期对照和处理的总糖含量差异不显著。

荔枝果实发育过程中假种皮蔗糖代谢关键酶包括酸性转化酶(AI)、中性转化酶(NI)、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(APS)。如图9-A所示,荔枝假种皮的AI活性均呈先上升后下降再上升的趋势,喷施3,5,6-TPA的荔枝假种皮的AI活性在前3周呈上升趋势,到第3周最高,达到 $2.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,且此时处理与对照的酶活性差异最大,处理比对照显著提高22.3%,在第3~4周处理的AI活性迅速下降,到第4周,对照AI活性显著高于处理,其他时期对照与处理均未有显著差异。

如图9-B所示,从喷施3,5,6-TPA开始到果实采收,NI活性呈先上升后下降再上升的趋势,在假种皮发育的早期,NI活性较低,随着果实的发育,NI活性升高,在处理第3周开始下降,随后在第6周又开

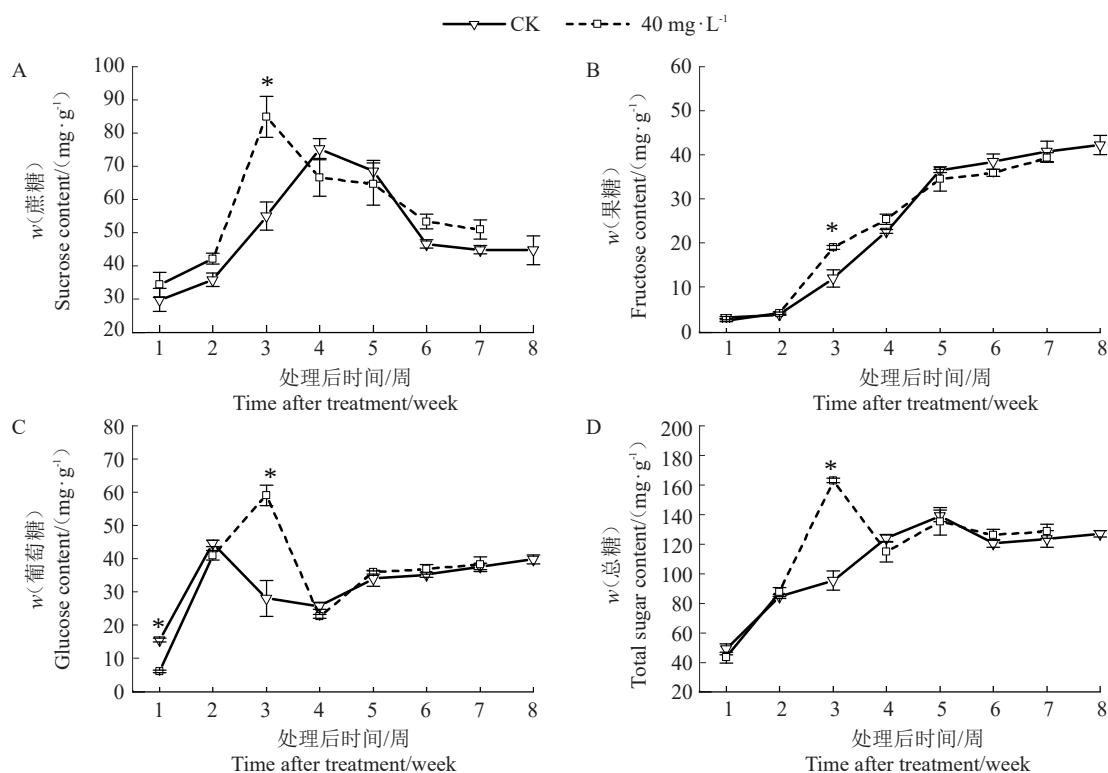


图8 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉假种皮糖组分含量的影响

Fig. 8 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the sugar composition content in the aril of Xianjinfeng

始上升。比较处理与对照的NI活性,处理第2周,酶活性差异最大,具有显著差异,经过处理的NI活性为  $3.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,而对照的NI活性仅为  $1.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,其他时期的NI活性均未有显著差异。

如图9-C所示,SS活性随着果实发育大致呈先上升后下降再上升的趋势,且处理与对照的SS活性在所测的时期均未发现显著差异。在对照的最后一个时期,SS活性迅速下降,这可能与果实“退糖”,或者高温天气的影响有关。

如图9-D所示,SPS活性整体呈现先上升后下降再上升再下降的趋势,经过3,5,6-TPA处理的仙进奉假种皮SPS活性在前3周呈现上升趋势,随后下降,从第4周开始又急速上升,在第6周又开始下降,对照的SPS活性在前两周呈现上升趋势,随后的趋势同处理一致。前3周处理的SPS活性均高于对照,且在第3周差异最大,分别为  $33.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  和  $22.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,在第4~6周对照的SPS活性呈上升趋势且高于处理,对照的SPS活性在5~6周显著高于处理。

### 2.2.3 3,5,6-TPA对仙进奉荔枝果实各组织中IAA

含量的影响 仙进奉荔枝果皮、假种皮和种子中IAA含量的测定结果如图10所示。随着果实发育和成熟,仙进奉荔枝果皮和假种皮内源IAA含量大致呈先上升后下降的趋势,图10-A表明,在处理0~3周,处理与对照的仙进奉果皮中IAA含量均比较低,从第3周开始,随着果实发育,IAA含量迅速增加;与对照相比,处理后第2~4周,经过处理的果皮IAA含量增长速度高于对照且从第3周开始具有显著差异,在第4周,两者差异最大,处理的果皮IAA含量为  $294.9 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ ,而对照的果皮IAA含量为  $91.7 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ ,处理比对照显著提高221.6%。处理的果皮IAA含量从第4周开始下降,而对照的果皮IAA含量则从第5周开始下降。仙进奉荔枝假种皮IAA含量变化如图10-B所示,在处理前后3周,处理与对照没有显著差异,从第3周开始,经过处理的荔枝假种皮IAA含量增加速度高于对照,在第3~5周,处理的荔枝假种皮IAA含量高于对照且比对照提前1周下降。如图10-C所示,处理的种子中IAA含量呈降-升-降-升-降的变化趋势,在处理后第2~5周,处理的种子IAA含量高于对照,且比对照提前1周开始

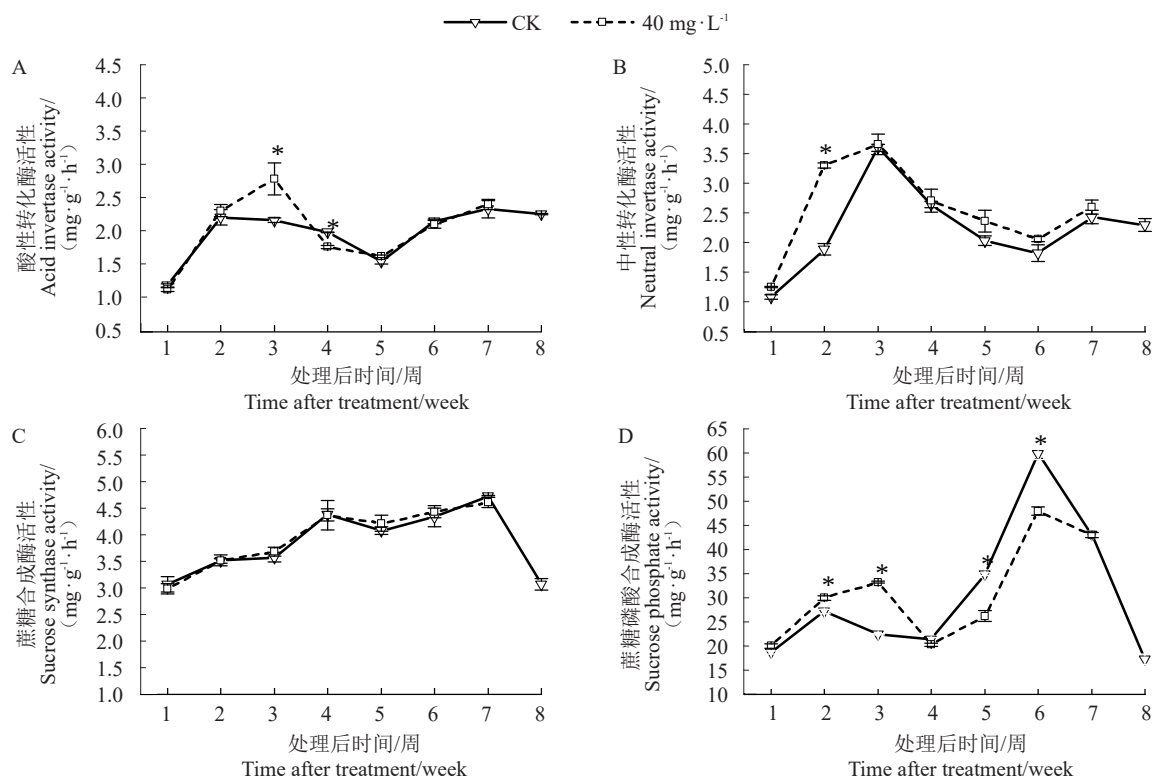


图9 花后5周喷施3,5,6-TPA对仙进奉假种皮中酸性转化酶(A)、中性转化酶(B)、蔗糖合成酶(C)和蔗糖磷酸合成酶(D)活性的变化

Fig. 9 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the activities of acid invertase (A), neutral invertase (B), sucrose synthase (C), and sucrose phosphate synthase (D) in the aril of Xianjin feng

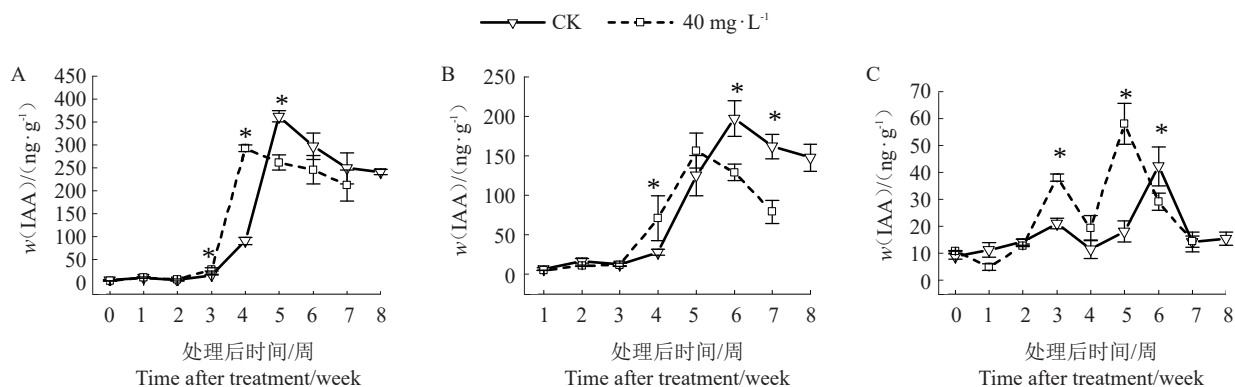


图 10 花后 5 周喷施 3,5,6-TPA 对仙进奉果皮 (A)、假种皮 (B)、种子 (C) 中 IAA 含量的影响

Fig. 10 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the IAA content in the peel (A), aril (B) and seed (C) of Xianjinfeng

下降,直至采收。

**2.2.4 3,5,6-TPA 对仙进奉荔枝果实各组织中 ABA 含量的影响** 荔枝是一种非跃变型水果,前人研究发现,调控非跃变型果实的关键激素,更倾向于认为是脱落酸(ABA)。荔枝果实成熟过程中,两个主要的生理变化,脱色(叶绿素的降解)和色素沉着(花青素的合成)在视觉上是明显的。采用超高效液相色谱-三重四级杆质谱联用仪测定了喷药后荔枝各组织中 ABA 含量,结果如图 11 所示,处理与对照中果实成熟发育过程中 ABA 含量积累趋势大致相同。

在果皮中(图 11-A),ABA 含量呈先下降后上升的趋势,在喷后第 3 周,两者差异最大,处理比对照显著提高 278.1%;由于发育早期果实太小,假种皮难采集,只能从喷后 1 周开始采集。在假种皮中(图 11-B),ABA 含量呈先升高后轻微下降的趋势,在处理第 1 周和第 3 周,处理显著高于对照。在种子中(图 11-C),处理的 ABA 含量在喷药后 1~6 周显著高于对照。在各个组织中,处理的果实 ABA 含量高于对照,且部分时期具有显著差异,由此推断,ABA 引起了仙进奉果实发育期的转变,调控了荔枝果实的

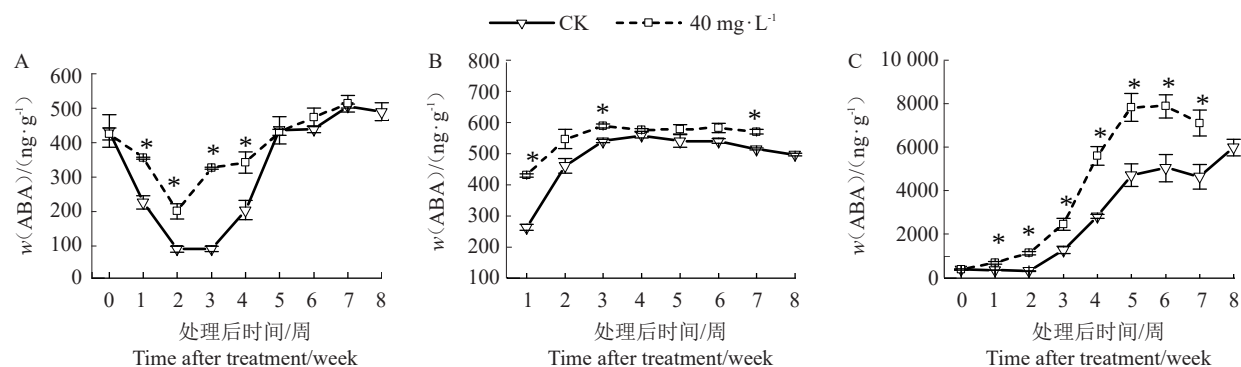


图 11 花后 5 周喷施 3,5,6-TPA 对仙进奉果实发育成熟过程中果皮(A)、假种皮(B)、种子 (C) 中 ABA 含量的影响

Fig. 11 Effects of 3,5,6-TPA application at 5 weeks after flowering on the ABA content in the pericarp (A), aril (B) and seed (C) during the fruit development and maturation process of Xianjinfeng

发育成熟进程。

## 3 讨论

### 3.1 3,5,6-TPA 增大果实的原因分析

果实大小是影响果实商品价值的关键因素之一,通过优化标准栽培措施,如施肥、灌溉和修剪,果实大小的增加是有限的<sup>[24]</sup>。在农业生产中,生长素可

用于诱导果实增大和减少采前落果<sup>[25]</sup>。在荔枝中,常用 NAA、2,4-D 来促进果实增大<sup>[26-27]</sup>。但是,2,4-D 可能危害健康,它可能被禁止在果园中使用。3,5,6-TPA 是一种人工合成的生长素类植物生长调节剂,在李子<sup>[8]</sup>、樱桃<sup>[28]</sup>上喷施 3,5,6-TPA 可以显著提高采收时果实大小。笔者也获得了相似的研究结果,喷施 3,5,6-TPA 能在不减少果实数量的情况下显著提

高仙进奉果实单果质量和优果率,说明3,5,6-TPA促进木本果树果实增大存在普遍性。

根据光合作用产物的输出与输入特性,植物组织和器官可分为源和库。植物的生长发育依赖于光合产物在不同组织间的协调运输与分配<sup>[29]</sup>。研究表明,3,5,6-TPA促进果实生长可能是通过增强库强度,促进光合产物向果实转运,以及增加碳水化合物化合物的积累<sup>[30]</sup>。笔者在本研究中测定了喷施3,5,6-TPA后荔枝叶片光合作用的变化,发现处理初期(前7 d)净光合速率受到抑制,随后逐渐恢复。这一初期的光合速率下降减少了光合产物的产生,尽管前3周的累计落果率低于对照组,但果穗上的小果发育已受胁迫,出现黄化和萎缩现象。这可能是处理影响了荔枝叶片的源功能,使后期果实脱落。同时,光合产物的重新分配可能使得未脱落的果实获得更多碳水化合物,从而促进果实发育。

果实的库强度是决定光合产物向其运输的关键因素,而库活力,即果实糖代谢酶活性,是影响库强度的重要指标<sup>[31]</sup>。碳水化合物代谢对果实最终大小的控制至关重要<sup>[32]</sup>。蔗糖通常通过韧皮部直接运输或转化为六碳糖后进入果实,其进入速率依赖于源与库之间的浓度梯度<sup>[19]</sup>。转化酶,包括酸性和中性转化酶,主要维持源库间的蔗糖浓度梯度,对光合产物的运输至关重要。液泡中的可溶性酸性转化酶参与调节己糖与蔗糖的比例,改变细胞渗透压,增强细胞壁的可塑性,促进细胞伸长<sup>[33]</sup>。蔗糖磷酸合成酶在蔗糖生物合成中起关键作用,尤其在脐橙果实膨大期糖积累中发挥重要作用<sup>[34]</sup>。蔗糖合成酶通过可逆反应调节细胞内外的浓度梯度<sup>[35]</sup>。笔者发现,3,5,6-TPA处理后,荔枝假种皮中的转化酶活性在处理前3周高于对照,蔗糖磷酸合成酶活性在处理4周也高于对照,而蔗糖合成酶活性无显著差异。3,5,6-TPA处理增强了果实对碳水化合物的吸收能力,通过测定假种皮中的糖组分,发现处理后第3周,蔗糖、果糖和总糖含量显著增加。这表明3,5,6-TPA可能通过改变假种皮中相关代谢酶活性,增大源库间的浓度梯度,加速蔗糖向果实的卸载,提高前期假种皮中的蔗糖和果糖含量,同时提高总糖含量,为果实发育提供更多能源和碳源,促进果实增大。此外,细胞内溶质浓度的增加,有助于细胞吸收更多水分,进一步促进果实膨大。

植物生长素已经被证实可以促进果实持续膨

大<sup>[36]</sup>,果实的膨大主要由细胞的增殖和扩大所决定,果实所需的生长素大多是果实内部自己提供的,生长素调控果实的生长发育主要是参与协调细胞的分裂、扩增和分化<sup>[37]</sup>。同时内源IAA含量的提高,也可以导致细胞壁的松弛,降低细胞膨压,从而降低细胞水势,促进果实细胞扩张,吸收更多水分,增加碳水化合物含量,促进果实发育,最终影响果实大小<sup>[27]</sup>。在本研究中,对喷施3,5,6-TPA后荔枝果实中各组织内源IAA含量进行测定,结果表明,3,5,6-TPA可以在处理后3~4周显著提高果实各组织中IAA含量,由此推测3,5,6-TPA促进荔枝果实增大的原因也可能与其促进荔枝果实中内源IAA合成有关。

### 3.2 3,5,6-TPA促进果实成熟的原因分析

激素在调控果实成熟方面一直是研究的焦点。研究发现,生长素具有调节果实成熟的作用,是控制果实成熟的因素之一<sup>[38]</sup>。生长素水平的下降与肉质水果成熟的开始有关,并且可能是成熟相关过程发生的必要条件<sup>[39]</sup>。笔者在本研究中发现,处理的荔枝果皮和假种皮内源IAA含量比对照要提前1周下降。因此推断,果实中IAA含量的提前下降可能有助于果实成熟。

ABA在非呼吸跃变型果实的成熟过程中起主导作用<sup>[40-42]</sup>。在草莓中,ABA能促进果实着色、软化和乙烯释放,加速成熟<sup>[43]</sup>;在葡萄中,ABA能上调与成熟相关的基因表达,提高花色苷含量,促进果实成熟<sup>[44]</sup>。在荔枝中,ABA也被报道能促进叶绿素分解和花色苷合成,加速果实成熟<sup>[45]</sup>。本研究显示,喷施3,5,6-TPA可以提高果实各组织中内源ABA含量,由此推断3,5,6-TPA促进果实成熟也可能与其提高了果实内源ABA含量有关。

综上所述,3,5,6-TPA促进荔枝果实增大的潜在原因可能包括以下几点:首先,3,5,6-TPA短暂抑制了荔枝叶片的光合作用,导致部分果实在早期发育阶段生长受阻,甚至在后期自然脱落,从而起到了类似疏果的效果,优化了果实的负载量;其次,该处理显著提高了果实发育前期果皮、假种皮和种子中的内源生长素(IAA)含量,这可能促进了细胞的伸长和分裂,进而推动果实的膨大;此外,3,5,6-TPA还增强了果实中细胞壁转化酶、酸性转化酶、中性转化酶以及蔗糖磷酸合成酶活性,这些酶活性的提升有助于促进糖分的合成与积累,进一步推动果实的生长和发育。3,5,6-TPA促使果实成熟提前的潜在原因

可能涉及以下两个方面:一方面,3,5,6-TPA 处理提高了果实发育期间果皮、假种皮和种子中的内源 ABA 含量,ABA 是调控果实成熟的关键激素之一,其含量的增加可能加速了果实的成熟进程;另一方面,该处理促进了果实成熟期间果皮和假种皮中内源 IAA 含量的提前下降,IAA 含量的降低可能解除了对果实成熟的抑制作用,从而促使果实提前进入成熟阶段。

## 4 结 论

花后 5 周喷施  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 3,5,6-TPA 可以在对仙进奉荔枝的内在品质无显著影响的情况下,短暂抑制荔枝叶片净光合速率,改变假种皮中相关代谢酶活性,调控果实中各组织内源 IAA 和 ABA 含量,从而增加荔枝的果实大小和提高优质果率,促进果实提前成熟,有效提高荔枝产业的经济效益,但其分子机制仍需进一步研究。

## 参考文献 References:

- [1] KLEE H J, GIOVANNONI J J. Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes[J]. Annual Review of Genetics, 2011, 45: 41-59.
- [2] JIA H F, WANG Y H, SUN M Z, LI B B, HAN Y, ZHAO Y X, LI X L, DING N, LI C, JI W L, JIA W S. Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening[J]. New Phytologist, 2013, 198(2): 453-465.
- [3] HARADA T, KURAHASHI W, YANAI M, WAKASA Y, SATOH T. Involvement of cell proliferation and cell enlargement in increasing the fruit size of *Malus* species[J]. Scientia Horticulturae, 2005, 105(4): 447-456.
- [4] HU G B, FENG J T, XIANG X, WANG J B, SALOJÄRVI J, LIU C M, WU Z X, ZHANG J S, LIANG X M, JIANG Z D, LIU W, OU L X, LI J W, FAN G Y, MAI Y X, CHEN C J, ZHANG X T, ZHENG J K, ZHANG Y Q, PENG H X, YAO L X, WAI C M, LUO X P, FU J X, TANG H B, LAN T Y, LAI B, SUN J H, WEI Y Z, LI H L, CHEN J Z, HUANG X M, YAN Q, LIU X, MCHALE L K, ROLLING W, GUYOT R, SANKOFF D, ZHENG C F, ALBERT V A, MING R, CHEN H B, XIA R, LI J G. Two divergent haplotypes from a highly heterozygous lychee genome suggest independent domestication events for early and late-maturing cultivars[J]. Nature Genetics, 2022, 54(1): 73-83.
- [5] 陈厚彬, 苏钻贤, 杨胜男. 2023 年全国荔枝生产调查与形势分析[J]. 中国热带农业, 2023(3): 13-22.  
CHEN Houbin, SU Zuanxian, YANG Shengnan. Investigation and analysis of the litchi production in China in 2023[J]. China Tropical Agriculture, 2023(3): 13-22.
- [6] 孔志强, 张猛, 秋卓君. 疏蕾、疏花、疏果对费约果品质的影响[J]. 中国南方果树, 2021, 50(3): 87-90.  
KONG Zhiqiang, ZHANG Meng, QIU Zhuojun. Effects of flower bud thinning, flower thinning, and fruit thinning on the quality of Feijoa fruit[J]. South China Fruits, 2021, 50(3): 87-90.
- [7] 王功银, 田贞环, 方秉高, 杨帮贵, 覃伟. 椪柑多轮疏果技术及其经济效益[J]. 中国南方果树, 2013, 42(4): 110.  
WANG Gongyin, TIAN Zhenhuan, FANG Binggao, YANG Banggui, QIN Wei. Multiple thinning techniques for ponkan mandarins and their economic benefits[J]. South China Fruits, 2013, 42(4): 110.
- [8] STERN R A, FLAISHMAN M, BEN-ARIE R. Effect of synthetic auxins on fruit size of five cultivars of Japanese plum (*Prunus salicina* Lindl.) [J]. Scientia Horticulturae, 2007, 112(3): 304-309.
- [9] CRONJE R B, MOSTERT P G. Evaluation of maxim® (3,5,6-tpa) for increase in yield, fruit size and retention in litchi, cv. HLH Mauritius, in South Africa[J]. Acta Horticulturae, 2010, 863: 425-432.
- [10] 齐文娥, 陈厚彬, 李伟文, 张浩军. 中国荔枝产业发展现状、趋势与建议[J]. 广东农业科学, 2016, 43(6): 173-179.  
QI Wen'e, CHEN Houbin, LI Weiwen, ZHANG Haojun. Development situation, trend and suggestions of Chinese litchi industry[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2016, 43(6): 173-179.
- [11] AGUSTÍ M, ZARAGOZA S, IGLESIAS D J, ALMELA V, PRIMOMILLO E, TALÓN M. The synthetic auxin 3,5,6-TPA stimulates carbohydrate accumulation and growth in citrus fruit[J]. Plant Growth Regulation, 2002, 36(2): 141-147.
- [12] YILDIRIM B, YEŞİLOĞLU T, KAMILOĞLU M U, İNCESU M. Effects of 3,5,6- trichloro- 2- pyridyloxyacetic acid on fruit size and yield of Valencia oranges (*Citrus sinensis* Osb.) [J]. Journal of Food Agriculture and Environment, 2011, 9(1): 275-279.
- [13] STERN R A, FLAISHMAN M, APPLEBAUM S, BEN-ARIE R. Effect of synthetic auxins on fruit development of 'Bing' cherry (*Prunus avium* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2007, 114(4): 275-280.
- [14] YESILOGLU T, KOÇ S, ÇİMEN B. The usage of auxins with various cultural techniques to increase fruit size in Star Ruby grapefruit[J]. Fresenius Environmental Bulletin, 2017, 26(10): 5717-5722.
- [15] 邓嘉辉. 隔年交替结果技术和 3,5,6-TPA 在 '仙进奉' 荔枝上的应用研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2021.  
DENG Jiahui. The application of alternate bearing technology and 3,5,6- TPA on 'Xianjinfeng' litchi[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2021.
- [16] 李芳, 刘耀婷, 王祥和, 李焕冬, 王果, 王家保. 两个荔枝品种的果实生长发育动态观察[J]. 热带农业科学, 2021, 41(10): 27-33.  
LI Fang, LIU Yaoting, WANG Xianghe, LI Huanling, WANG

- Guo, WANG Jiabao. Dynamic analysis of fruit growth and development of two litchi varieties[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2021, 41(10):27-33.
- [17] 龙淑珍, 何永群. 荔枝可滴定酸与维生素 C 的测定及其相关性[J]. 广西农业科学, 2002(4):188-189.
- LONG Shuzhen, HE Yongqun. Determination of titratable acids and vitamin C in lychee and their correlation[J]. Guangxi Agricultural Sciences, 2002(4):188-189.
- [18] 王利群, 戴雄泽. 色差计在辣椒果实色泽变化检测中的应用[J]. 辣椒杂志, 2009, 7(3):23-26.
- WANG Liqun, DAI Xiongze. Application of colorimeter for testing its color change during the development of hot pepper (*Cap-sicum annuum* L.) fruit[J]. Journal of China Capsicum, 2009, 7(3):23-26.
- [19] 胡志群, 王惠聪, 胡桂兵. 高效液相色谱测定荔枝果肉中的糖、酸和维生素 C[J]. 果树学报, 2005, 22(5):582-585.
- HU Zhiquan, WANG Huicong, HU Guibing. Measurement of sugars, organic acids and vitamin C in litchi fruit by high performance liquid chromatography[J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(5):582-585.
- [20] 王惠聪, 黄辉白, 黄旭明. 荔枝果实的糖积累与相关酶活性[J]. 园艺学报, 2003, 30(1):1-5.
- WANG Huicong, HUANG Huibai, HUANG Xuming. Sugar accumulation and related enzyme activities in the litchi fruit of 'Nuomici' and 'Feizixiao'[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2003, 30(1):1-5.
- [21] LOWELL C A, TOMLINSON P T, KOCH K E. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit[J]. Plant Physiology, 1989, 90(4):1394-1402.
- [22] 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 陈昆松, 刘拴桃. 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用[J]. 园艺学报, 2001, 28(2):112-118.
- ZHAO Zhizhong, ZHANG Shanglong, XU Changjie, CHEN Kunsong, LIU Shuantao. Roles of sucrose- metabolizing enzymes in accumulation of sugars in Satsuma mandarin fruit[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2001, 28(2):112-118.
- [23] 徐婧, 王丹, 陈庆欣, 张艳青, 王俊, 赵明磊, 李建国. 超高效液相色谱-三重四级杆质谱联用法同时定量荔枝果实组织中 IAA 和 ABA[J]. 中国南方果树, 2022, 51(1):59-66.
- XU Jing, WANG Dan, CHEN Qingxin, ZHANG Yanqing, WANG Jun, ZHAO Minglei, LI Jianguo. Simultaneous quantification of indole-3-acetic acid and abscisic acid in litchi fruit tissues by ultra-high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry[J]. South China Fruits, 2022, 51(1):59-66.
- [24] CRONJE R B, MOSTERT P G. Evaluation of maxim® (3,5,6-TPA) for increase in yield, fruit size and retention in litchi, cv. HLH Mauritius, in South Africa[C]. The Third International Symposium on Lungan, Lychee, and other Fruit Trees in Sapindaceae Family. Guangdong, China: International Society for Horticultural Science, 2008.
- [25] GUELFAT-REICH S, BEN-ARIE R. Maturation and ripening of 'Canino' apricot as affected by combined sprays of succinic acid 2,2-dimethylhydrazide (SADH) and 2,4,5-trichlorophenoxypropionic acid (2,4,5-TP)[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1975, 100(5):517-519.
- [26] STERN R A, STERN D, MILLER H, XU H F, GAZIT S. The effect of the synthetic auxins 2,4,5-TP and 3,5,6-TPA on yield and fruit size of young 'Feizixiao' and 'Heiye' litchi trees in Guangxi province, China[J]. Acta Horticulturae, 2001(558):285-288.
- [27] 李建国, 黄旭明, 黄辉白. NAA 增大荔枝果实及原因分析[J]. 华南农业大学学报(自然科学版), 2004, 25(2):10-12.
- LI Jianguo, HUANG Xuming, HUANG Huibai. NAA sprays increased litchi fruit size and its roles[J]. Journal of South China Agricultural University (Natural Science Edition), 2004, 25(2):10-12.
- [28] ZEMAN S, CMELIK Z, JEMRIĆ T. Size and weight of sweet cherry (*Prunus avium* L. 'Regina') fruit treated with 3,5,6-TPA and GA<sub>3</sub>[J]. Agriculturae Conspectus Scientificus, 2012, 77(1):45-47.
- [29] 李卫东. 桃库源关系中源叶光合作用及其碳水化合物代谢的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- LI Weidong. Photosynthesis and carbohydrate metabolism in source leaves in response to sink-source manipulations in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch.] [D]. Beijing: China Agricultural University, 2005.
- [30] ORTOLÀ A G, MONERRI C, GUARDIOLA J L. Fruitlet age and inflorescence characteristics affect the thinning and the increase in fruitlet growth rate induced by auxin applications in citrus[J]. Acta Horticulturae, 1998(463):501-508.
- [31] 沙建川, 贾志航, 张鑫, 吴晓娟, 葛顺峰, 姜远茂. 外源脱落酸对富士苹果果实膨大后期光合产物向果实运输的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(6):1854-1860.
- SHA Jianchuan, JIA Zhihang, ZHANG Xin, WU Xiaoxian, GE Shunfeng, JIANG Yuanmao. Effects of exogenous ABA on translocation of photosynthate to fruit of Fuji apple during late stage of fruit rapid-swelling[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(6):1854-1860.
- [32] COWAN A K, CRIPPS R F, RICHINGS E W, TAYLOR N J. Fruit size: Towards an understanding of the metabolic control of fruit growth using avocado as a model system[J]. Physiologia Plantarum, 2001, 111(2):127-136.
- [33] 许让伟. 砂梨果实和叶片中糖积累及代谢相关酶活性变化研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- XU Rangwei. Studies on changes of sugar accumulation and related enzymes activities in sand pear fruits and leaves[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2009.
- [34] 陈俊伟, 张良诚, 张上隆. 果实中的糖分积累机理[J]. 植物生理学通讯, 2000, 36(6):497-503.

- CHEN Junwei, ZHANG Liangcheng, ZHANG Shanglong. Sugar accumulation mechanism in fruits[J]. Plant Physiology Communications, 2000, 36(6): 497-503.
- [35] LI M J, FENG F J, CHENG L L. Expression patterns of genes involved in sugar metabolism and accumulation during apple fruit development[J]. PLoS One, 2012, 7(3): e33055.
- [36] WOODWARD A W, BARTEL B. Auxin: Regulation, action, and interaction[J]. Annals of Botany, 2005, 95(5): 707-735.
- [37] OZGA J A, VAN HUIZEN R, REINECKE D M. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth[J]. Plant Physiology, 2002, 128(4): 1379-1389.
- [38] MCATEE P, KARIM S, SCHAFFER R, DAVID K. A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 79.
- [39] IRELAND H S, YAO J L, TOMES S, SUTHERLAND P W, NIEUWENHUIZEN N, GUNASEELAN K, WINZ R A, DAVID K M, SCHAFFER R J. Apple *SEPALLATA1/2*-like genes control fruit flesh development and ripening[J]. The Plant Journal, 2013, 73(6): 1044-1056.
- [40] SUN L, ZHANG M, REN J, QI J X, ZHANG G J, LENG P. Reciprocity between abscisic acid and ethylene at the onset of berry ripening and after harvest[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 257.
- [41] 胡冰. ABA 调控荔枝果皮叶绿素降解和花色苷生物合成的分子机理研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- HU Bing. Study on the molecular mechanism of ABA in regulating chlorophyll degradation and anthocyanin biosynthesis in pericarp of *Litchi chinensis*[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018.
- [42] 李翠, 侯柄竹. 脱落酸调控果实成熟的分子及信号转导机制研究进展[J]. 果树学报, 2023, 40(5): 988-999.
- LI Cui, HOU Bingzhu. Molecular mechanism of abscisic acid in regulating fruit ripening[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(5): 988-999.
- [43] JIANG Y M, JOYCE D C. ABA effects on ethylene production, PAL activity, anthocyanin and phenolic contents of strawberry fruit[J]. Plant Growth Regulation, 2003, 39(2): 171-174.
- [44] KOYAMA K, SADAMATSU K, GOTO-YAMAMOTO N. Absciscic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape[J]. Functional & Integrative Genomics, 2010, 10(3): 367-381.
- [45] HU B, LAI B, WANG D, LI J Q, CHEN L H, QIN Y Q, WANG H C, QIN Y H, HU G B, ZHAO J T. Three LcABFs are involved in the regulation of chlorophyll degradation and anthocyanin biosynthesis during fruit ripening in *Litchi chinensis*[J]. Plant & Cell Physiology, 2019, 60(2): 448-461.