

## 植物激素对果树单性结实调控的研究进展

王西成, 王晨, 房经贵\*, 上官凌飞, 刘洪, 韩键

南京农业大学园艺学院, 南京210095

**摘要:** 尽管种子与果实的发育过程密切相关, 但由于无籽果实提高了果实的品质并延长了货架期, 因此无籽果实受到生产者和消费者的广泛青睐。果实的生长受激素调控, 而相关研究也初步揭示了激素在单性结实果实形成过程中的作用。本文对单性结实的概念、诱导单性结实的激素种类及功能、诱导机理, 以及转基因技术在单性结实果实生产中的应用概况进行了综述, 以期对果树单性结实的研究提供参考。

**关键词:** 激素; 果树; 单性结实; 无籽果实

## Research Advance of Plant Hormones on the Control of Parthenocarpic of Fruit

WANG Xi-Cheng, WANG Chen, FANG Jing-Gui\*, SHANGGUAN Ling-Fei, LIU Hong, HAN Jian

*College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China*

**Abstract:** Although seed and fruit development are intimately related processes, the seedless fruit is usually appreciated by consumers and producers because it increases fruit quality and fruit shelf-life. The fruit growth is controlled by hormonal, and the researches have also revealed the function of hormone in the formation process of parthenocarpic fruits. This paper gives a brief overview focused on the concept of parthenocarpy, hormone kinds and functions, induction mechanism, and the application of transgenic technology in the production of parthenocarpic fruits as to provide some new reference for the parthenocarpic research of fruit.

**Key words:** hormone; fruit; parthenocarpic; seedless fruit

果实是子房发育的结果, 其为胚胎及种子的生长发育提供了适宜的环境。通常情况下果实的生长发育必须在授粉受精完成以后, 伴随着种子的发育才能进行(Gillaspy等1993), 否则就不能产生果实生长发育所需的各种激素, 也就无法形成强大的库动力调动碳水化合物向果实的供应, 最终将导致落果。但是在受到诸如激素(Bukovac等1985; Pandolfini 2009; 张晓莹等2011)、高温(Ercan和Akilli 1996)等外界条件刺激时, 无需经过授粉受精同样可以完成果实的生长发育; 而有些果树本身就具有单性结实的能力, 无需经过授粉受精或外界条件的刺激即可完成果实的发育。

单性结实是指子房在未完成授粉受精, 或者只需花粉或激素的刺激, 不需要受精, 就能形成正常果实现象。由于单性结实果实未经受精, 所以产生的果实便为无籽果实, 而该方法也是目前果树生产中最常见的无籽果实生产类型(Crane 1965; Arias等2005; Ohara等1997; Bangerth和Schroder 1994; Watanabe等2008; 吴伟民等2010; 杨光等2011; Zhang等2008; Mesejo等2010; Mezzetti等2004; 叶永昌等2005)。无籽果实与有籽果实相比

具有品质优良、食用方便、可食率高、货架期长等诸多优点, 在生产上具有较高的应用价值, 而对于单性结实的研究也必将为果树无籽果实生产开辟新的途径。

果实发育过程中, 影响果实生长及成熟的生化和遗传因素一直是过去几年研究的重点。近年来, 已有研究表明果实的坐果是由多种激素在转录水平共同作用的结果(Vriezen等2008; Wang等2009; Pascual等2009)。因此, 根据果树单性结实研究的情况, 本文从激素的作用、果实单性结实的诱导机制, 以及转基因技术的应用等方面进行综述, 以期为今后有关果实单性结实的研究与合理调控提供一定的参考。

### 1 激素及多胺的作用

激素对于植物的生长发育至关重要, 其控制着果实生长发育的整个过程。目前, 尽管有关外源激素诱导果实单性结实的研究已有很多(Arias

收稿 2012-02-10 修定 2012-03-29

资助 江苏省高校优势学科项目(PAPD)。

\* 通讯作者(E-mail: fanggg@njau.edu.cn; Tel: 025-84399069)。

等2005; Zhang等2008; Mesejo等2010), 但不同激素在诱导植物单性结实果实形成过程中所发挥的作用是不同的(Ohara等1997)。

### 1.1 生长素

生长素是植物中最早发现的一类激素, 几乎控制着包括果实在内的植物生长发育的全部过程, 利用天然和人工合成的生长素类物质处理未授粉花可以诱导果实的正常发育, 这说明外源生长素可以取代由受精产生的信号转导作用(Nitsch 1952)。这种假设与子房完成受精后花器官中生长素含量显著升高相一致(Gillaspy等1993)。近年来, 生长素信号在由花向果转变过程中的突出作用已经得到了分子水平的证实。Pandolfini等(2007)通过对授粉前后子房生长情况的研究, 成功构建了有关生长素与果实形成之间关系的模式图, 并且发现子房在受精完成之前子房生长受到抑制, 而在受精完成之后这种抑制作用将会消失。另外, 生长素类物质同样在单性结实果实发育过程中起着重要的作用, 因为通过生长素的使用可人工诱导单性结实现象的发生(Pariasca等2005; de Jong等2009; Serrani等2010)。

### 1.2 赤霉素

赤霉素是种类最多的植物激素, 对于协调果实生长与种子的发育至关重要(Mesejo等2010; 张晓莹等2011)。其中GA<sub>1</sub>和GA<sub>3</sub>可诱导多种园艺作物及拟南芥坐果(Gillaspy等1993; Zhang等2008; Watanabe等2008; Dorcey等2009; Mesejo等2010; 杨光等2011)。然而由外源GA诱导的无籽果实却小于有籽果实, 这表明果实生长和发育还需要其他激素的参与(Zhang等2008; de Jong等2009)。在对豌豆和番茄研究中还发现了生长素和赤霉素在果实生长过程中的协同作用, 两种激素可能共同或顺次作用于果实坐果, 该结果表明两种激素共同调节果实的生长发育(Serrani等2008; Weston等2009; O'Neill等2010)。拟南芥和番茄的最新研究资料则表明赤霉素处于生长素调控的下游(Dorcey等2009; Serrani等2008)。Ozga等(2009)研究发现4-Cl-IAA可诱导GA的合成, 该结果与生长素是在种子内合成, 随后被运输到果皮诱导GA的合成, 进而调控果实的生长发育的假设相一致。还有研究发现, 生长素诱导果实的形成过程亦受到赤霉素

的调控, 而利用生长素处理子房将会导致与赤霉素合成相关基因表达水平发生变化(Serrani等2008, 2010)。在拟南芥中也得到了相似的结果, 授粉能引起子房中生长素相关反应以及活性赤霉素合成的增加(Dorcey等2009) (图1)。这说明激素在调控不同植物果实坐果方面的机制非常相似, 同时也证明活性赤霉素的合成及其信号转导受到生长素的调控。

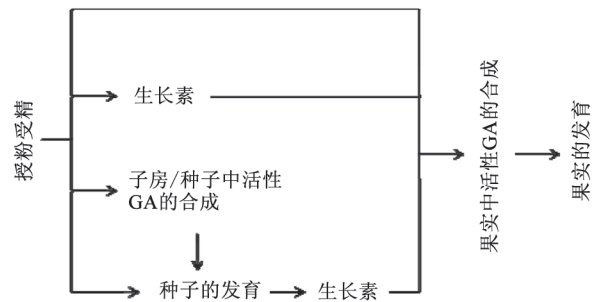


图1 果实和种子发育调控模式

Fig.1 Model processed for the regulation of fruit and seed development

参考Dorcey等(2009)文献修改。

### 1.3 乙烯

乙烯(ethylene, ETH)是一种气态的植物激素, 它调节着植物生长发育的许多过程, 如打破种子休眠、促进开花、果实成熟、器官衰老等(Muller等2000)。乙烯合成基因及信号转导基因在未授粉番茄子房中的表达水平较高, 而在多种植物中, 授粉本身也能瞬间促进雌蕊中乙烯含量的增加, 待果实形成以后乙烯含量又开始下降(Vriezen等2008; Wang等2009)。由授粉诱导产生的乙烯对于协调子房的生长与花的衰老非常重要, 番茄子房转录组研究结果表明, 在由花向果转变的过程中许多与乙烯有关基因的表达水平出现了变化(Vriezen等2008; Wang等2009; Pascual等2009), 这些基因既包括与之合成相关的基因, 也包括与乙烯信号转导途径相关的基因。由此也证明了在进入果实生长阶段以后, 乙烯合成的减少与子房休眠状态的释放密切相关(Vriezen等2008)。一方面, 授粉完成之前乙烯在阻止子房生长方面与生长素和赤霉素起拮抗作用; 另一方面, 增强乙烯相关反应同样可以诱导果实的单性结实。

## 1.4 细胞分裂素

细胞分裂素(N-6位的腺嘌呤衍生物)也是一种可促进果实生长的植物激素,最早是作为一种促进细胞分裂的因子被发现的(Miller等1956)。细胞分裂素的积累始于受精完成以后,它参与了植物生长和发育中的许多方面,包括:芽的起始和生长,顶端优势以及光形态发育等。由于细胞分裂素控制着细胞的分裂,因此将它与细胞数目显著增多的果实生长发育的第一阶段联系起来也非常合理。事实上细胞分裂素含量与细胞分裂水平之间的关系在番茄果实中已有相关研究(Srivastava和Handa 2005)。种子发育过程中细胞分裂素含量较高的事实表明,其在保持与胚胎或种子发育,以及果实生长同步方面起重要作用。

## 1.5 油菜素甾醇类激素

油菜素甾醇类激素属于类固醇类激素,在多种植物发育过程中起重要作用,具有促进植物生长以及与生长素协同作用的功能。该类激素在果实早期发育过程中的作用在黄瓜中已被发现,它通过诱导黄瓜活性细胞的分裂,可促进单性结实果实的生长(Fu等2008),而利用油菜素甾醇类激素合成抑制剂也可阻止单性结实品种果实的生长(Fu等2008)。这说明该激素在促进黄瓜果实生长方面的功能与细胞增殖调控基因的诱导之间关系密切。有趣的是,在未受精黄瓜上应用油菜素甾醇类激素所获得的无籽果实与经过授粉受精所获得的果实非常相似,这也说明该激素在诱导黄瓜果实生长方面有可能替代由受精作用所产生的信号转导作用。

## 1.6 多胺

多胺(PAs)是生物体代谢过程中产生的具有较高生物活性、低分子量的脂肪族含氮碱,广泛存在于植物体内,在调节植物开花坐果和果实发育等方面发挥着重要作用(Fos等2003)。除此之外,多胺同样参与无籽果实早期的发育过程(Arias等2005; Trénor等2010),如:番茄单性结实突变体*pat-2*子房的生长需要多胺的参与(Fos等2003)。同时Fos等(2003)还研究发现多胺处理可以促进部分野生番茄品种'Madrigal'的坐果及果实的生长。目前,尚不确定GAs和PAs是否单独作用于果实的坐果,但与GAs相比PAs效率较低的事实已表明多胺

并不是主要的信号转导物质(Fos等2003)。

另外,虽然单一激素可诱导果实单性结实的发生,但也有学者研究发现多种植物激素间的平衡比单一激素对于果实的单性结实更为重要,即每一个生长发育事件往往是激素间协同作用而不是某一种激素单独作用的结果(武洪霞等2007),开花前后较高水平的生长促进物质(如:GA、IAA和CTK等)和果实发育前期较高水平的抑制物质(如:ABA等)与单性结实果实的形成有着紧密的联系(祁业凤和刘孟军2004)。

## 2 激素诱导果树单性结实果实形成的机制

无籽果实生产的主要困难在于种子对果实生长发育的重要性,尽管单性结实资源具有诸多优点,但其存在的问题同样给生产者带来了诸多挑战,其中如何诱导果实单性结实就是其中的一个方面。利用外源激素处理诱导果实单性结实的方法一直在果树生产中占据着重要位置,但以往对于其诱导机制的研究主要集中在花粉活性(Yarushnykov和Blanke 2005)、激素含量(祁业凤和刘孟军2004)、花粉管伸长(刘小宁等2005)以及胚胎发育(邓英毅等2009)等生理变化水平上。近年来,随着分子生物学的快速发展,相关机制的研究重点逐步向更深层次的信号转导及分子水平发展,并取得了一定的成就。

### 2.1 激素信号的感知及传递

生长素是由茎尖和幼叶产生,通过极性运输的方式作用于植物体的其他部位。目前,在番茄上已有两种与生长素信号转导有关的成分被鉴定出来,一种是*IAA9*基因,编码AUX/IAA家族的转录因子,利用反义技术使得*IAA9*基因的表达下调可以诱导单性结实果实的形成;另外一种潜在的AUX/IAA互作蛋白(Wang等2005)。生长素信号的转导则是由AUX/IAA和ARF两个转录因子家族完成。AUX/IAA蛋白是一种抑制转录因子,在生长素信号转导途径中发挥着极其重要的作用,而通过改变生长素信号转导途径即可获得单性结实果实(Leiser 2006)。生长素信号的感应是通过生长素与F-box受体蛋白的结合来完成,一旦生长素与受体完成结合,AUX/IAA阻遏蛋白将通过SCF型E3泛素连接酶介导的泛素途径进行降解。AUX/IAA和ARF两个转录因子家族通过相互作用可形成具

有抑制生长素信号转导与活化作用的复合物, 而AUX/IAA蛋白的降解则使得ARF得以释放, 进而可以介导调控生长素响应因子(Leiser 2006; Dharmosiri和Estelle 2004)。无论授粉与否, AUX/IAA和ARF两个转录因子家族的部分基因均是先在花中表达, 然后在果实中表达, 而与生长素合成相关的基因在果实生长的初始阶段则不参与调控过程(Vriezen等2008; Wang等2009; Pascual等2009)。以上结果说明在缺少生长素的条件下, AUX/IAA蛋白将与ARF转录因子结合, 进而抑制生长素响应基因的表达; 而生长素的存在则会导致AUX/IAA蛋白的降解, 使得ARF转录因子能够促进相关基因的表达, 并最终促进了果实的生长。

GA信号转导过程中的中心物质是DELLA蛋白, 该蛋白具有保守的氨基酸末端结构域, 是GA信号转导途径中的负调控因子, 它的降解可克服果实生长发育的停滞现象(Marti等2007; Sun和Gubler 2004; Weston等2008; Reid等2011)。有关研究表明, 生长素是在完成受精后的子房中合成, 随后被运输到果皮部位诱导GA的合成, 而合成的GA通过降解DELLA蛋白最终促进果实的生长发育, 同时关于果实和种子发育的调控模式也正初步建立(Sundberg和Ostergaard 2009) (图2)。Dorcey等(2009)利用基因工程技术转入反义DELLA基因, 通过改变GA信号转导途径, 也成功获得了单性结实果实。以上结果表明, DELLA蛋白的缺失可导致果实单性结实现象的发生。

在乙烯诱导单性结实果实形成机制的研究方面, Lin等(2008)在番茄中发现了一种新的乙烯信号组成成分SITPR1, 该成分可与乙烯受体NR和LeETR1结合。SITPR1的过表达可诱导番茄单性结实果实的形成, 以及其他与乙烯和生长素相关的生长发育变化(Lin等2008)。Wang等(2005)研究发现SILAA9基因的反义沉默表达将会导致早期果实的发育或不依赖授粉果实的发育, 而在番茄转35S::SITPR1植株中, 乙烯可通过抑制SILAA9基因的表达来诱导单性结实果实的形成。该结果也表明乙烯和生长素在调控果实最初形成方面可能是交叉作用的。

## 2.2 信号转导相关基因的研究

目前, 许多与信号转导相关的重要基因已经被克隆验证, 因此, 人们对其调控机理的研究也就

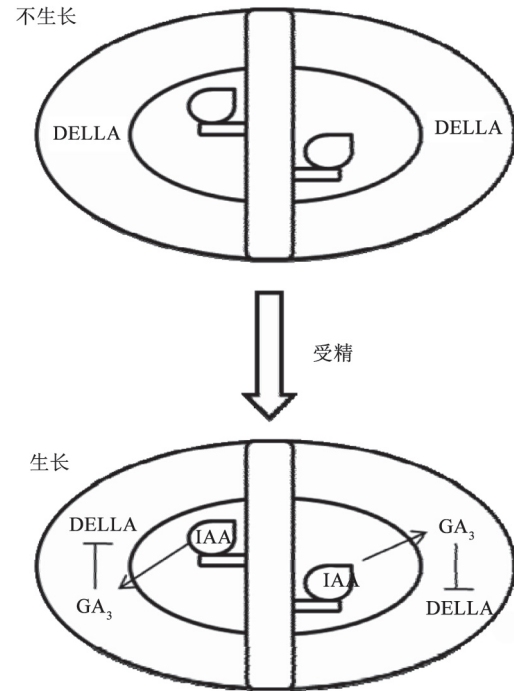


图2 受精完成后激素活性模式

Fig.2 Model for hormonal activities on fertilization

参考Sundberg和Ostergaard (2009)文献修改。

更为深入。在番茄上, 除*LAA9*基因(Wang等2005)以外, 作为ARF家族的两个成员, 番茄的*SLARF7*基因和拟南芥的*AtARF8*基因均属于子房特异转录因子, 在果实坐果过程中起负调控作用(Goetz等2006, 2007), 因此在受精完成以后该基因的表达将会停止。而de Jong等(2011)则利用基因干扰技术进行了有关*SLARF7*基因沉默对于IAA及GA合成相关基因转录水平所产生影响的研究, 结果发现*SLARF7*基因在果实生长发育过程中可以起到调节生长素和赤霉素相关反应的作用, 同时也说明*SLARF7*基因在IAA和GA信号转导过程中发挥着重要作用。

对番茄单性结实突变体的研究同样可以为果实单性结实形成机制研究提供重要参考, *pat1*、*pat2*以及*pat3/pat4*基因的表达对于活性GA的合成, 以及GA合成相关基因表达水平的提高都具有促进作用(Olimpieri等2007)。Fos和Nuez (1997)在对番茄单性结实突变体研究时发现, 开花前一个30 kDa蛋白在野生植株和*pat-2*植株中出现差异表达, 相似结果同样存在于*pat-3/pat-4*植株上。在花期, 非单性结实植株与*pat-2*近等基因系植株相比至少有6种体外翻译产物在花和子房中表现出差异表达

(Fos和Nuez 1997)。可以想象, 这些体外翻译产物的差异表达对于*pat-2*未授粉植株子房中GA<sub>20</sub>的高水平表达和GA<sub>19</sub>的低水平表达具有重要意义。在未授粉子房中, *pat-2*可促进GA<sub>20</sub>氧化酶活性的增加, 结果导致更多GA前体物质GA<sub>20</sub>的合成(Fos等2000), 并最终诱导了植株的单性结实。而RP75/59株系具备单性结实的原因则在于该植株在完成授粉之前, *pat-3/pat-4*基因可以促进其子房中GA<sub>1</sub>和GA<sub>3</sub>的大量积累(Fos等2001)。另外, GA合成途径对于单性结实果实的早期发育也至关重要, 在*pat-3/pat-4*突变体的子房中, 13羟基化代谢途径在GA合成的早期及合成过程中仅有稍许的增加(Fos等2000), 而在*pat-2*突变体子房中, 高含量的GA<sub>1</sub>或GA<sub>8</sub>与GA<sub>20</sub>的积累以及GA<sub>19</sub>的减少密切相关(Fos等2000)。总之, 番茄单性结实突变体形成的主要原因可能在于*pat1*、*pat2*以及*pat3/pat4*基因在未经授粉受精的条件下可促进活性GA的合成。

Testa等(2002)则对番茄*pat*突变体子房中3个基因的不同表达进行了观察与描述, 结果发现‘91号’克隆在*pat*子房中的表达水平高于野生品种, 该基因与谷氨酸脱羧酶(GAD3)具有一定的同源性。利用外源GA<sub>3</sub>处理拟南芥GA缺失型突变体*GIB-1*, *GAD3*的表达出现瞬时下调现象(Jacobsen等1996)。*GAD3*基因与玉米的*TS2*基因为同源基因, 该基因对于控制玉米雄穗中雌性原基的败育起重要作用(DeLong等1993)。当用GA<sub>3</sub>处理*pat*突变体时, 既不会影响子房中*GAD3*的表达水平, 也不影响*pat*突变体中花药的缺少、胚珠的异常, 以及单性结实等典型的表型性状(Mazzucato等1999)。而单性结实子房中高水平的内源赤霉素含量可能正是由于缺少相应的响应因子所致。而在正常植株完成授粉的子房中, GA含量随GA合成相关基因表达水平的上调而增加(Serrani等2007), 而基因出现上调表达的原因则在于授粉完成后子房内种子的形成(Ozga等2009), 但若抑制GA的合成也会阻碍果实的生长发育(Serrani等2008)。

在分子水平上, 与细胞分裂素信号转导相关基因的表达水平在单性结实与非单性结实番茄果实中的表达水平并无差异(Vriezen等2008; Wang等2009)。因此, 目前细胞分裂素的功能尚不清楚, 而有关通过改变细胞分裂素的合成或功能进行果树

无籽果实生产的研究也未见报道。与细胞分裂素相似, 尽管油菜素甾醇类物质可诱导黄瓜的单性结实, 但在番茄上其与果实的坐果和生长并无关系, 因为与油菜素甾醇类激素合成相关基因的突变体在果实发育过程中也未表现出异常(Martí等2006; Serrani等2007)。而利用油菜素甾醇类激素处理番茄子房同样不能诱导单性结实果实的形成(Serrani等2007), 在果树上也尚未见到相关报道。因此, 有关细胞分裂素和油菜素甾醇类物质的作用机制还有待于进一步研究。

而在进行多胺诱导果树单性结实研究时却发现, 利用外源GA处理葡萄(Shiozaki等1998), 可有效诱导自由态多胺含量的增加。据此推测, 番茄*pat-2*未授粉株系子房中多胺的积累可能也是通过较高水平的GAs来实现的。而番茄*pat-2*和*pat-3/pat-4*基因正是通过促进GAs合成途径中的一步或多步反应, 最终导致了赤霉素含量的增加, 而正是这些GAs诱导了单性结实果实的发育(图2)。

### 3 基因工程在果树单性结实上的应用

DNA重组技术的发展为果树基因工程育种提供了有效途径。通过基因工程技术导入单性结实基因一方面可以促进胚发育的不平衡进而阻碍了种子的形成; 另一方面也可以通过调控特殊器官中激素的含量或浓度变化来诱导单性结实果实的发育。这也证实了单性结实果实的发育主要是由于开花以及果实发育过程中子房内生长素和赤霉素含量变化而引起的观点。因此, 通过转入与这两种植物生长调节剂合成相关, 且在子房中表达的基因也可诱导单性结实果实的形成(Varoquaux等2000)。

Rotino等(1997)首次通过转入*iaaM*基因, 获得了烟草和茄子单性结实果实, 该基因受*DefH9*调控因子的控制。后来, 该研究小组还应用*DefH9*与*iaaM*基因在草莓、树莓等多种植物上获得遗传工程无籽果实植株(Pandolfini等2002; Yin等2006; Mezzetti等2004)。也有研究人员利用转基因技术将*DefH9-iaaM*分别导入草莓(Mezzetti等2002)、葡萄(Mezzetti等2005)、甜橙(罗赛男等2008)等多种果树种中, 也分别获得了具有单性结实能力的转基因植株。此外, 通过改变生长素信号转导、增加子房对生长素的敏感性也可诱导无籽果实的形

成。世界上第一个无籽专利原理就是将一个子房特异启动子*TPRP*和农杆菌*rolB*基因融合,然后再通过农杆菌介导体系将这一嵌合基因导入植物体

内,通过调控生长素的信号转导,增加植株对生长素敏感性,干扰植物生长素的产生,最终诱导无籽果实的形成。相关基因及其功能见表1。

表1 进行无籽果实生产所转基因种类

Table 1 Seedless fruit production by genetically engineering hormone-related genes

基因	功能	基因修饰	果实表型	参考文献
<i>DefH9-iaaM</i>	生长素合成	胚珠特异表达	专性和兼性单性结实;无籽;果实的早期生长;果实大小和果型正常(茄子、番茄、黄瓜、蓝莓、草莓、葡萄、甜橙)	Pandolfini等2002; Yin等2006; Mezzetti等2004, 2005; 罗赛男等2008
<i>rolB</i>	生长素反应	子房/果实特异表达	专性和兼性单性结实;无籽;果实大小和果型发生改变(番茄)	Carmi等2003
<i>SIIA49</i>	生长素信号转导	反义下调表达,组成型启动子	单性结实;无籽;果实的早期生长;果实大小和形状正常(番茄)	Wang等2005; Zhang等2007
<i>AtARF8</i>	生长素信号转导	<i>AtARF8-4</i> 突变基因的表达	单性结实;无籽/拟胚;果实大小和果型发生改变(番茄、拟南芥)	Goetz等2007
<i>SIARF7</i>	生长素信号转导	RNA干扰调控基因沉默,组成型启动子	单性结实;无籽;果型发生改变(番茄)	de Jong等2009, 2011
<i>SIAUCSIA</i>	生长素受体	RNA干扰调控基因沉默,韧皮部特异启动子	兼性和专性单性结实;无籽;果实变小(番茄)	Molesini等2009
<i>SIChs</i>	类黄酮合成	RNA干扰调控基因沉默,组成型启动子	单性结实;无籽;果实大小、果型和颜色发生改变(番茄)	Schijlen等2007
<i>SIDELLA</i>	赤霉素信号转导	反义下调表达,组成型启动子	兼性单性结实;无籽;果实变小;形态发生改变(番茄)	Marti等2007
<i>SITPRI</i>	乙烯信号转导	过表达	单性结实;无籽;形态发生改变(番茄、拟南芥)	Lin等2008

Sl: 番茄; At: 拟南芥。

大量有关利用基因工程技术获得单性结实的专利已清楚表明无籽果实的商品价值正在引起广泛的关注(Varoquaux等2000),在基因工程的帮助下,单性结实品种的发展相比传统方法培育的品种更具有市场潜力,主要是因为有许多基因和启动子结合的出现,而传统的产业中主要依靠较少的单性结实基因,且伴有不利的多效性。

#### 4 问题与展望

激素在植物的整个生长发育过程中均扮演者重要角色,激素的作用过程大多数是由激素调控的基因表达来起始或介导。目前,尽管对于部分与激素信号转导有关基因的功能已有初步的了解,同时对于不同种类激素之间的作用关系也有了一定的认识,但对于多种激素诱导果树单性结实的机制仍不十分清楚。相信随着分子生物学进一步发展,以及与激素信号转导相关基因功能的进一

步验证,有关果树单性结实调控机制的研究必将获得更多分子水平的支持,同时也为果树单性结实的生产提供更为充足的理论依据。

#### 参考文献

- 邓英毅, 杨晓红, 李道高, 何建, 朱华明, 吴赴清(2009).  $GA_3$ 诱导枇杷无核的组织解剖学观察. 果树学报, 26 (3): 409~413
- 刘小宁, 王跃进, 张剑侠, 江淑平(2005). Flame Seedless葡萄胚珠、胚乳及胚发育与败育的研究. 西北植物学报, 25 (10): 1947~1953
- 罗赛男, 邓子牛, 钟晓红, 张家银, 袁飞荣, 杨莉(2008). 用单性结实基因*defH9-iaaM*转化糖橙的研究. 湖南农业大学学报(自然科学版), 34 (2): 177~181
- 祁业凤, 刘孟军(2004). 两个胚败育率不同的枣品种果实生育期内源激素的变化. 园艺学报, 31 (6): 800~802
- 吴伟民, 钱亚明, 赵密珍, 王壮伟, 袁骥(2010). 赤霉素对魏可葡萄无核果实的诱导效果及对品质的影响. 中外葡萄与葡萄酒, (3): 38~39
- 武洪霞, 马蔚红, 王松标, 周毅刚(2007). 植物生长调节剂诱导芒果无胚果技术研究. 广西农业科学, 38 (5): 553~555

- 杨光, 曹雪, 房经贵, 宋长年, 王晨, 王西成(2011). ‘藤稔’葡萄*VvGAI*基因的克隆、亚细胞定位及时空表达分析. 园艺学报, 38 (10): 1883~1892
- 叶永昌, 朱剑云, 王泽槐, 叶耀雄, 招晓东, 周碧燕, 季作梁(2005). “粤引无核荔”退化果形成原因初探. 园艺学报, 32 (3): 489~492
- 张晓莹, 宋长年, 房经贵, 王西成(2011). 赤霉素的生物合成及其在葡萄栽培上的应用. 浙江农业科学, (5): 1015~1018
- Arias M, Carbonell J, Agusti M (2005). Endogenous free polyamines and their role in fruit set of low and high parthenocarpic ability citrus cultivars. *Plant Physiol*, 162: 845~853
- Bangerth F, Schroder M (1994). Strong synergistic effects of gibberellins with the synthetic cytokinin N-(2-chloro-4-pyridyl)-N-phenylurea on parthenocarpic fruit set and some other fruit characteristics of apple. *Plant Growth Regul*, 15: 293~302
- Bukovac MJ, Retamales JB, Xu S-Y, Matsui H (1985). Induction of parthenocarpic fruit growth in sour cherry with N-substituted pathalimide and NAA. *HortScience*, 20 (6): 1083~1085
- Carmi N, Salts Y, Dedicova B, Shabtai S, Barg R (2003). Induction of parthenocarpy in tomato via specific expression of the *rolB* gene in the ovary. *Planta*, 217: 726~735
- Crane JC (1965). The chemical induction of parthenocarpy in the *Calimyrna* fig and its physiological significance. *Plant Physiol*, 40: 606~610
- de Jong M, Mariani C, Vriezen WH (2009). The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set. *J Exp Bot*, 60: 1523~1532
- de Jong M, Wolters-Arts M, Garcia-Martinez JL, Mariani C, Vriezen WH (2011). The *Solanum lycopersicum* AUXIN RESPONSE FACTOR 7 (SlARF7) mediates cross-talk between auxin and gibberellin signalling during tomato fruit set and development. *J Exp Bot*, 62: 617~626
- DeLong A, Calderon-Urrea A, Dellaporta SL (1993). Sex determination gene *TASSELSEED2* of maize encodes a short-chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion. *Cell*, 74: 757~768
- Dharmosiri N, Estelle M (2004). Auxin signaling and regulated protein degradation. *Trends Plant Sci*, 9: 302~308
- Dorcey E, Urbez C, Blazquez MA, Carbonell J, Perez-Amador A (2009). Fertilization-dependent auxin response in ovules triggers fruit development through modulation of gibberellin metabolism in *Arabidopsis*. *Plant J*, 58: 318~332
- Ercan N, Akilli M (1996). Reasons for parthenocarpy and the effects of various hormone treatments of fruit set in pepino (*Solanum muricatum* Ait.). *Sci Hortic*, 66: 141~147
- Fos M, Nuez F (1997). Expression of genes associated with natural parthenocarpy in tomato ovaries. *J Plant Physiol*, 151: 235~238
- Fos M, Nuez F, Garcia-Martinez JL (2000). The gene *pat-2*, which induces natural parthenocarpy, alters the gibberellin content in unpollinated tomato ovaries. *Plant Physiol*, 122: 471~480
- Fos M, Proano K, Alabadi D, Nuez F, Carbonell J, Garcia-Martinez JL (2003). Polyamine metabolism is altered in unpollinated parthenocarpic *pat-2* tomato ovaries. *Plant Physiol*, 131: 359~366
- Fos M, Proano K, Nuez F, Garcia-Martinez JL (2001). Role of gibberellins in parthenocarpic fruit development induced by the genetic system *pat-3/pat-4* in tomato. *Physiol Plant*, 111: 545~550
- Fu FQ, Mao WH, Shi K, Zhou YH, Asami T, Yu JQ (2008). A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber. *J Exp Bot*, 59: 2299~2308
- Gillaspy G, Ben-David H, Grissem W (1993). Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell*, 5: 1439~1451
- Goetz M, Hooper LC, Johnson SD, Rodrigues JC, Vivian-Smith A, Koltunow AM (2007). Expression of aberrant forms of *AUXIN RESPONSE FACTOR8* stimulates parthenocarpy in *Arabidopsis* and tomato. *Plant Physiol*, 145: 351~366
- Goetz M, Vivian-Smith A, Johnson SD, Koltunow AM (2006). *AUXIN RESPONSE FACTOR8* is a negative regulator of fruit initiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 1873~1886
- Jacobsen SE, Binkowski KA, Olszewski NE (1996). SPINDLY, a tetratricopeptide repeat protein involved in gibberellin signal transduction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 9292~9296
- Leiser O (2006). Dynamic integration of auxin transport and signaling. *Curr Biol*, 16: R424~R433
- Lin ZF, Arciga-Reyes L, Zhong S, Alexander L, Hackett R, Wilson I, Grierson D (2008). SITPR1, a tomato tetratricopeptide repeat protein, interacts with the ethylene receptors NR and LeETR1, modulating ethylene and auxin responses and development. *J Exp Bot*, 59: 4271~4287
- Marti C, Orzaez D, Ellul P, Moreno V, Carbonell J, Granell A (2007). Silencing of *DELLA* induces facultative parthenocarpy in tomato fruits. *Plant J*, 52: 865~876
- Martí E, Gisbert C, Bishop GJ, Dixon MS, García-Martínez JL (2006). Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. *J Exp Bot*, 57: 2037~2047
- Mazzucato A, Testa G, Biancari T, Soressi GP (1999). Effect of gibberellic acid treatments, environmental conditions, and genetic background on the expression of the *parthenocarpic fruit* mutation in tomato. *Protoplasma*, 208: 18~25
- Mesejo C, Reig C, Martínez-Fuentes A, Agustí M (2010). Parthenocarpic fruit production in loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) by using gibberellic acid. *Sci Hortic*, 126: 37~41
- Mezzetti B, Landi L, Pandolfini T, Spena A (2004). The *defH9-iaaM* auxin-synthesizing gene increases plant fecundity and fruit production in strawberry and raspberry. *BMC Biotechnol*, 4: 1~10
- Mezzetti B, Lucia L, Scortichini L, Spena A, Pandolfini T, Rebori A (2002). Genetic engineering of parthenocarpic fruit development in strawberry. *Acta Hortic*, 567: 101~104
- Mezzetti B, Silvestroni O, Costantini E, Pandolfini T, Spena A (2005). Genetic transformation of table grape via organogenesis and field evaluation of *DefH9-iaaM* transgenic plants. *Acta Hortic*, 689: 463~468
- Miller CO, Skoog F, Okumura FS, von Saltza MH, Strong FM (1956). Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J Am Chem Soc*, 78: 1345~1350
- Molesini B, Pandolfini T, Rotino GL, Dani V, Spena A (2009). *Aucsia* gene silencing causes parthenocarpic fruit development in tomato. *Plant Physiol*, 149: 534~548
- Muller R, Sisler EC, Serek M (2000). Stress induced ethylene production, ethylene binding, and the response to the ethylene action inhibitor 1-MCP in miniature roses. *Sci Hortic*, 83 (1): 51~59
- Nitsch JP (1952). Plant hormones in the development of fruits. *Quart*

- Rev Biol, 27: 33~57
- O'Neill DP, Davidson SE, Clarke VC, Yamauchi Y, Yamaguchi S, Kamiya Y, Reid JB, Ross JJ (2010). Regulation of the gibberellin pathway by auxin and DELLA proteins. *Planta*, 232: 1141~1149
- Ohara H, Izawa J, Kimura S, Hiroi N, Matsui H, Hirata N, Takahashi E (1997). Induction of fruit set and growth of parthenocarpic 'Hayward' kiwifruit with plant growth regulators. *Jpn Soc Hort Sci*, 66: 467~473
- Olimpieri I, Silicato F, Caccia R, Mariotti L, Ceccarelli N, Soressi GP, Mazzucato A (2007). Tomato fruit set driven by pollination or by the *parthenocarpic fruit* allele are mediated by transcriptionally regulated gibberellin biosynthesis. *Planta*, 226: 877~888
- Ozga JA, Reinecke DM, Ayele BT, Ngo P, Nadeau C, Wickramaratna AD (2009). Regulation of GA biosynthesis and catabolism in pea fruit. *Plant Physiol*, 150: 1684~1689
- Pandolfini T (2009). Seedless fruit production by hormonal regulation of fruit set. *Nutrients*, 1: 168~177
- Pandolfini T, Molesini B, Spena A (2007). Molecular dissection of the role of auxin in fruit initiation. *Trends Plant Sci*, 12: 327~329
- Pandolfini T, Rotino GL, Camerini S, Defez R, Spena A (2002). Optimisation of transgene action at the post-transcriptional level: high quality parthenocarpic fruits in industrial tomatoes. *BMC Biotechnol*, 2: 1~15
- Pariasca JAT, Kato T, Oka M, Ohtani T, Yaegashi Y, Hirabayashi T, Nakagawa H, Sato T (2005). Effect of *p*-CPA-parthenocarpic setting on the delayed ripening of netted-melon fruits. *Plant Growth Regul*, 45: 29~36
- Pascual L, Blanca JM, Cañizares J, Nuez F (2009). Transcriptomic analysis of tomato carpel development reveals alterations in ethylene and gibberellin synthesis during *pat3/pat4* parthenocarpic fruit set. *BMC Plant Biol*, 9: 1~18
- Reid JB, Davidson SE, Ross JJ (2011). Auxin acts independently of DELLA proteins in regulating gibberellin levels. *Plant Signal Behav*, 6 (3): 406~408
- Rotino GL, Perri E, Zottini M, Sommer H, Spena A (1997). Genetic engineering of parthenocarpic plants. *Nat Biotechnol*, 15: 1398~1401
- Schijlen EGWM, de Vos RCH, Martens S, Jonker HH, Rosin FM, Molthoff JW, Tikunov YM, Angenent GC, van Tunen AJ, Bovy AG (2007). RNA interference silencing of chalcone synthase, the first step in the flavonoid biosynthesis pathway, leads to parthenocarpic tomato fruits. *Plant Physiol*, 144: 1520~1530
- Serrani JC, Carrera E, Ruiz-Rivero O, Gallego-Giraldo L, Peres LEP, Garcia-Martinez JL (2010). Inhibition of auxin transport from the ovary or from the apical shoot induces parthenocarpic fruit-set in tomato mediated by gibberellins. *Plant Physiol*, 153 (2): 851~862
- Serrani JC, Ruiz-Rivero O, Fos M, Garcia-Martinez JL (2008). Auxin-induced fruit set in tomato is mediated in part by gibberellins. *Plant J*, 56: 922~934
- Serrani JC, Sanjuán R, Ruiz-Rivero O, Fos M, Garcia-Martinez JL (2007). Gibberellin regulation of fruit set and growth in tomato. *Plant Physiol*, 145: 246~257
- Shiozaki S, Zhuo X, Ogata T, Horiuchi S (1998). Involvement of polyamines in gibberellin-induced development of seedless grape berries. *Plant Growth Regul*, 25: 187~193
- Srivastava A, Handa AK (2005). Hormonal regulation of tomato fruit development: a molecular perspective. *J Plant Growth Regul*, 24: 67~82
- Sun T, Gubler F (2004). Molecular mechanism of gibberellins signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 197~223
- Sundberg E, Ostergaard L (2009). Distinct and dynamic auxin activities during reproductive development. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 16: 1~14
- Testa G, Caccia R, Tilesi F, Soressi GP, Mazzucato A (2002). Sequencing and characterization of tomato genes putatively involved in fruit set and characterization of tomato genes putatively involved in fruit set and early development. *Sex Plant Reprod*, 14: 269~277
- Trénor M, Perez-Amador MA, Carbonell J, Blázquez MA (2010). Expression of polyamine biosynthesis genes during parthenocarpic fruit development in *Citrus clementina*. *Planta*, 231: 1401~1411
- Varoquaux F, Blanvillain R, Delseny M, Gallois P (2000). Less is better: new approaches for seedless fruit production. *Trends Biotechnol*, 18: 233~242
- Vriezen WH, Feron R, Maretto F, Keijman J, Mariani C (2008). Changes in tomato ovary transcriptome demonstrate complex hormonal regulation of fruit set. *New Phytol*, 177: 60~76
- Wang H, Jones B, Li Z, Frasse P, Delalande C, Regad F, Chaabouni S, Latché A, Pech JC, Bouzayen M (2005). The tomato *Aux/IAA* transcription factor *IAA9* is involved in fruit development and leaf morphogenesis. *Plant Cell*, 17: 2676~2692
- Wang H, Schauer N, Usadel B, Frasse P, Zouine M, Hernould M, Latché A, Pech JC, Fernie AR, Bouzayen M (2009). Regulatory features underlying pollination-dependent and -independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling. *Plant Cell*, 21: 1428~1452
- Watanabe M, Segawa H, Murakami M, Sagawa S, Komori S (2008). Effects of plant growth regulators on fruit set and fruit shape of parthenocarpic apple fruits. *Jpn Soc Hort Sci*, 77 (4): 350~357
- Weston DE, Elliott RC, Lester DE, Rameau C, Reid JB, Murfet IC, Ross JJ (2008). The pea DELLA proteins LA and CRY are important regulators of gibberellin synthesis and root growth. *Plant Physiol*, 147: 199~205
- Weston DE, Reid JB, Ross JJ (2009). Auxin regulation of gibberellin biosynthesis in the roots of pea (*Pisum sativum*). *Funct Plant Biol*, 36: 362~369
- Yarushnykov VV, Blanke MM (2005). Alleviation of frost damage to pear flowers by application of gibberellin. *Plant Growth Regul*, 45: 21~27
- Yin ZM, Malinowski R, Ziolkowska A, Sommer H, Plader W, Malapszy S (2006). The *DefH9-iaaM*-containing construct efficiently induces parthenocarpic in cucumber. *Cell Mol Biol Lett*, 11: 279~290
- Zhang C, Lee U, Tanabe K (2008). Hormonal regulation of fruit set, parthenogenesis induction and fruit expansion in Japanese pear. *Plant Growth Regul*, 55: 231~240
- Zhang JH, Chen RG, Xiao JH, Qian CJ, Wang TT, Li HX, Ouyang B, Ye ZB (2007). A single-base deletion mutation in *SIL1A9* gene causes tomato (*Solanum lycopersicum*) *entire* mutant. *J Plant Res*, 120: 671~678