

花发育调控基因的应用研究进展

吕晋慧, 张启翔

(北京林业大学, 100083)

中图分类号: S68.03.6 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2004)06-0017-02

20 世纪 80 年代后期 90 年代初, 随着植物分子生物学的逐步发展和拟南芥、金鱼草等模式植物的建立, 通过突变体类型的分析和基因克隆、转座子标记等分子生物学和遗传学方法, 对花发育的不同阶段进行了研究, 在花发育调控基因方面取得了一定的进展。研究认为植物花发育的调控基因主要有花序分生组织基因、花分生组织基因和花器官特征基因。

1 花发育调控基因

植物一般经过几个阶段才能开花结实完成一个完整的生命周期。首先植物要经过一段营养生长期, 然后在一系列的内、外因素的作用下完成花诱导过程, 然后形成花序分生组织、花分生组织, 最后产生花器官原基并逐步分化为花器官。

花序分生组织特征基因

拟南芥中 TERMINAL FLOWER1(TFL1) 基因和金鱼草中的 CENTRORADIAL1(CEN) 基因的主要功能是保持花序分生组织特性, 而抑制花分生组织特异基因的表达 (Carpenter 1990, Bradley 1996)。TFL1 编码的蛋白与 CEN 编码的蛋白有 70% 同源性 (Bradley 1997)。在野生型拟南芥中, TFL1 和 CEN 在花序分生组织中央表达。TFL1 与维持花序分生组织属性有关, 在花发育早期表达可以延迟营养生长向生殖生长的转变, 后期则大量表达从而维持花序分生组织属性。内源基因 CEN 在腋芽分生组织中高水平表达, 说明 CEN 基因也调控营养器官的生长。

Huang (1998), Sung (1992), Yang (1995) 研究认为 EMF1 和 EMF2 基因阻止植物由营养生长向生殖生长的转变。emf1 和 emf2 突变体种子发芽后经短暂的营养生长就会开花而且不能产生正常的莲座叶, 只能产生由花芽裹着的茎生叶, 花的发育也不完全。EMF 基因可能抑制生殖生长而促进营养生长。

花分生组织特征基因 (LFY/FLO, API/SQUA, CAL)

花分生组织特征基因包括从拟南芥中克隆的 LEAFY (LFY)、APETALA1(API) 和 CAULIFLOWER(CAL) 基因, 金鱼草中的 FLORICAULA(ILO) 和 SQUAMOSA(SQUA) 基因

(Weigel 1992, Coen 1990, Huiljser 1992)。其中 SQUA 与 API 有 68% 的同源性, LFY 与 FLO 有 70% 的同源性。FLO 和 LFY 都属于转录因子。研究发现 Ify 突变体花序分生组织向花分生组织的转变部分受阻 (Schultz 1991, Huala 1992, Weigel 1992)。API 是另一个重要的花分生组织特征基因 (Irish 1990, Mandel 1992)。API 在 LFY 表达之后开始表达。35S-API 的组成型表达转基因植株开花提前, 且侧花序分生组织转变成单花 (Mandel 1995)。API 缺失后, 营养生长不能正常向生殖生长转变。

花器官特征基因

Coen 和 Meyerowitz 于 1991 年提出了花原基形成的 “ABC” 模式假说, 把同源异型基因分为 A、B、C 三类。由外到内的四轮花器官花萼、花瓣、雄蕊和心皮中, 每相邻两轮由一类基因调控, 即 A 类基因调控 1、2 轮花器官萼片、花瓣的发育, B 类基因调控 2、3 轮花器官花瓣、雄蕊的发育, C 类基因调控 3、4 轮花器官雄蕊、心皮的发育。其中 A、C 互相拮抗。目前在拟南芥和金鱼草中发现 5 对同源异型基因: API/SQUA、AP3/DEF、PI/GLO、AG/PLEN 和 AP2/QVU, 都属于 MADA-BOX 基因。其中 API、AP2 属于 A 类基因, AP3、DEF 为 B 类基因, AG、PLE 属于 C 类基因。AG、AP2、LFU、SUP 是目前发现的定域基因, AG、AP2 是 API、AG 的定域基因, LFU、SUP 不直接参与花器官形状的表达, 但他们可调节使同源异型基因只在他们起作用的轮中大量表达。

另外还有开花时间决定基因, 它们的表达可激活花分生组织特征基因, 而影响植物开花。如: FVE、GAL1、ADG-1、CO、FPF-1、DET2、FCA、FHA、FT、GAL、FPF-1、GI、LD、PGMPH1 基因促进开花, 而 EMF、CCAL、CLF、ELF3、LHY、SPY、TFL1、WLC、ESD4 等起抑制作用。还有一些基因通过影响生物钟而改变花期, 如: 拟南芥中有五个编码红光和远红光接受光敏色素 PHYA-PHYE 基因, 编码蓝光接受体的 CRY1 和 CRY2 基因, 及其它与生物钟有关的基因 ZTL、LKP1、FKF1、PAS/LOV、NHP1、LHY、LD、CO 等都可以影响植物开花。

2 花发育调控基因在国内外的应用

从对拟南芥、金鱼草发育的研究中发现花发育在进化上具有保守性。说明花分生组织决定基因在不同种的植物中是高度保守的即控制开花可以在不同植物种中间转移。控制同源异型基因在不同植物中的表达, 可以用来改变植物花期。花分生组织特征基因的过量表达的许多实验表明可以加快花发育进程, 改变开花时间。在 CAMV35S 启动子控制下, 在转基因的拟南芥中使 LFY、API 基因表达, 明显的加快花发育,



第一作者简介: 吕晋慧, 女, 1972 年生, 1996 年毕业于山西农业大学林学院, 1999 年获果树学硕士学位, 同年留校任教, 2001 年于北京林业大学园林学院攻读博士学位。研究方向: 园林植物及观赏园艺。现主要研究内容为: 转成花基因调控菊花花期的研究。

收稿日期: 2004-07-11

使花期提前,如:拟南芥中 LFY 基因过量表达使所有的侧枝都转换成花,从而提高花的形成。同样过量表达 API 也使花期提前,API 的异位表达可缩短植株营养生长期。35S:: API 转基因拟南芥在连续光下 10 h(小时)就开花,野生型则需 18 d(天),短日照下,35S:: API 转基因植株不到 3 周就开花,而野生型开花需 10 周。

通过 LFY、API 因子的组成型表达,诱导植物提前开花在国内外已有成功的先例。Weigel 等将该基因接上 CaMV 35S 启动子和 NOS 终止子,然后导入需 8~20 年才能开花的欧洲山杨中,转基因杨树 7 个月就开花证明提高 LFY 表达水平可以加速开花。转基因杨树在形态上也发生变化由乔木变成了较矮的丛生灌木。从水稻中克隆出 API 类基因,并使其在烟草中表达,烟草花期显著提前。Leandro pena 等使 API 和 LFY 在柑橘中过量表达,转基因植株 1 年后都正常开花结果,大大缩短了柑橘的童期,而且过量表达 API 和 LFY 的转基因植株效果相似,两种转基因植株在以后几年中都正常开花结果。转基因柑橘的这些特征可以稳定遗传,其实播种后代童期也缩短,并在第一年春天开花。同时研究也表明 35S:: API 在缩短柑橘童期和促进开花和叶片正常生长方面效果要比 FLY 好。35S:: LFY 植株生长比 35S:: API 慢的多,大部分转 LFY 的植株主干弯曲,枝条下垂,叶面积减小,并出现不同程度的扭曲。35S:: API 植株生长要比 35S:: LFY 植株正常的多,叶片表现出典型的柑橘性状。同时 35S:: API 植株和 35S:: LFY 植株刺的粗度和数量都有所减少。Zuhua He 在水稻中过量表达 LFY 基因可以使转基因水稻提前开花,比野生型早 26 d~34 d(天)。转基因后代种子发芽后 90 d~98 d(天)即可开花,野生型需要 124 d(天)开花,且比野生型少发育 1~2 片叶子。Zaccari-M 在观赏植物 *lisianthus* (*Eustoma grandiflorum*) 中使 LFY 过量表达,不同转基因株系 F1 代连续两年比野生型开花早 1 至 2 星期,早开花的植株中每个花序中的小花数和花间距减少,且转基因的花全部可育。

我国主要集中于花分生组织特征基因的克隆和应用研究方面。如:陈大明等从柑橘中分离出一条长 883bp 的柑橘 LFY 同源基因片段,其氨基酸序列与其它植物 LFY 同源基因的相应区域氨基酸序列同源性大约为 77%~97%,与烟草 NLF 和矮牵牛 ALF 的同源性达 97%。林伯年等用 PCR 扩增法从柑橘中分离出了 API 同源基因的一个片段,与 MADS 盒基因同源性较高达 45%~73%。陈力耕等建立了葡萄高效再生体系,并把 LFY 基因导入葡萄中,有可能培育出花期提前葡萄新品种,有利于葡萄的改季节栽培。张建业等从银杏中分离和克隆了 LFY 的同源基因。曾黎辉等获得了转化 LFY 基因的荔枝再生植株。目前正在进行大田观察阶段,如

能使花期提前,就可以缩短荔枝的童期,不仅可以提高产量而且有利于育种工作者缩短果树的育种周期。安利忻等从拟南芥中克隆了 API 基因并转入矮牵牛中,转基因矮牵牛在 R0 代即可连续开花。邵寒霜等从拟南芥中克隆到 LFY 基因,并将 LFY 基因转入菊花,使菊花花期提前 60 d~70 d(天)。

3 展望

综观近些年的研究,对花发育调控基因的应用主要集中在花分生组织特征基因方面,使其在不同的植物体表达从而改变植物花期。而用来转化的植物主要有模式植物拟南芥和烟草、造林树种杨树、果树柑橘、葡萄、荔枝,观赏植物菊花、矮牵牛和农作物水稻等。而对某些功能已经很清楚并已得到克隆的花发育调控基因还未应用,而用来进行遗传操作的植物种类也很有限。

应用不同的花发育调控基因改变植物开花时间和一些观赏植物的形态特征在生产中有重大的意义,如:利用花期调控催延花期可以使不同花卉在不同季节开花或在节假日供应各种不时之花或使不同花期的花卉在同一时间开放。对调节花卉生产、解决育种、制种中存在的问题的花期不育有重要意义。传统的花期调控是通过人为措施,改变温度、光照或使用生长调节物质等使观赏植物提前或延后开花。但人工调控也有不足之处:周年生产投资大且品质不能保证。把促进开花的基因导入对短日照敏感的植物菊花、一品红、长寿花等中就会改变植物开花对短日照的依赖性。导入不同花期的观赏植物中有可能实现延长花期、推后或提前花期并可能在减少生产成本的条件下进行花卉的周年生产。花分生组织基因 API、LFY 基因导入果树中有利于缩短果树童期,提高生产,通过提前花期也可调整果品上市时间,尤其是一些不耐储藏水果的上市时间,并实现某些水果的改季节栽培如葡萄、桃、草莓等。导入农作物水稻、小麦等中有利于缩短生产周期,提高产量并可大大加快育种进程。相反如果把促进开花的基因在转基因植株中反意表达就可使转基因植株推迟开花或完全不开花,如:转入悬铃木、杨树、柳树等园艺植物中可以解决象杨、柳等树种“飞毛”的问题。同时不同的花发育调控基因还可以从分子水平修饰植物的形态,达到改造植物形态特征的目的,在园林植物中无疑是有重大意义的。可以用分子手段使某些花器官特征基因缺失或多拷贝表达即可改变花的形态。如使 AG 基因缺失或不表达可以获得重瓣花。

分子育种可以深入到细胞水平、亚细胞水平和基因水平定向改变植物的某一特性,而保持其它形状不变。分子育种与常规育种结合,把外源花发育调控基因导入植物中,有可能获得改变花期或改变植株表型(植株形态、花型等)的植物新品种,在果树、花卉、农作物的育种、生产中都有重要意义。

订《园艺》杂志 走致富之路

《园艺》杂志(原《江西园艺》),1978 年创刊,是《中国核心期刊数据库》收录期刊,《中国期刊网》全文收录期刊。《园艺》荟萃当代果树、蔬菜、瓜类、种子、种苗、花卉园林、肥料、农药等当前先进科技信息,预测市场发展,生产、营销并重;突出新技术、新成果、新产品、新情况、新观点、新经验,交流致富信息,传播成功范例,引导广大农民致富。

《园艺》2005 年改为月刊,大 16 开本,每期定价 3.50 元,全年 12 期共 42 元。国内统一刊号 CN36-1238/S;邮发代号:44-114。

自即日起至 2004 年 12 月 20 日止,凡订阅本刊一年者,可享受九大优惠。

全国各地邮局均可订阅,也可随时直接汇款至本刊发行部。陈秀英收。本刊免费邮寄,有意建立工作站请致电 0791-2936053

8336980 8181294(传真)

地址:江西省南昌市青山湖南大道 284 号,邮编:330029