

园艺作物单性结实研究进展

刘宏宇, 秦智伟, 周秀艳

(东北农业大学, 哈尔滨 150030)

中图分类号: S603.6 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2004)05-0004-02

园艺植物的座果和果实发育通常在授粉和受精后进行, 受精后才能产生种子, 果实为种子的生长和传播提供了非常适合的条件。不经过授粉和受精而发育成果实则为单性结实, 单性结实的果实是没有种子的, 即无籽果实。无籽果实品质优良, 食用方便深受消费者喜爱, 其市场售价和种植收益相对较高, 市场前景看好。这也是目前单性结实成为研究热点的原因之一。本文试图对国内外单性结实的研究进行较全面的综述, 为国内的园艺作物单性结实的研究提供参考。

1 单性结实的概念、分类及评价方法

1.1 概念、分类

Noll 于 1902 年第一次发现了单性结实的现象, 并提出了“单性结实(Parthenocarpy)”这一术语, Winkler 把单性结实定义为: 产生无籽果实或空瘪种子果实现象, 他还认为受刺激而产生的单性结实是指在传粉以后或受到别的刺激而产生无籽果实, 天然的单性结实则无需传粉或别的刺激。Gustafson 认为子房不经过授粉或别的刺激而发育成果实则为单性结实, 现在普遍认同 Gustafson 的定义。

单性结实有自然(可遗传)的单性结实和人工诱导单性结实两种。可遗传的单性结实又可叫专性单性结实(Obligate Parthenocarpy), 是指由遗传基因控制不随环境变化能稳定遗传的单性结实。目前这种类型单性结实仅在番茄中存在, 只能通过无性方法繁殖和保存。只有在不利于授粉、受精的条件下产生的单性结实称为兼性单性结实(Facultative Parthenocarpy), 它既由遗传基因控制同时又受环境调节影响。例如: 茄子及黄瓜就属于兼性单性结实, 在低温时下部果实产生单性结果, 温度适宜后, 上部果实又产生种子。人工诱导的单性结实是不能遗传的, 通常采用植物生长调节剂处理花、用不亲和的花粉授粉及 X 射线处理花粉。

1.2 评价方法

简单有效的评价方法是研究单性结实的重要手段之一。

Nesterent 和 Ignatova 认为利用花期去雄的方法较好。对于黄瓜而言就是在植株进入开花期时, 将未开放处于蕾期状态的雄花予以摘除, 一般每隔 2 d~3 d(天)去雄 1 次, 每次去除 3~4 节内的雄花蕾, 同时在周围 1 000 m(米)以内不能栽植黄瓜及其它葫芦科作物。Lin 等发现在热胁迫下将番茄分离世代中的果实切开调查对单性结实的选择是有效的。但在合适的条件下该方法对于授粉后有种子发育的单性结实的选择效率较低, 切下花药和花柱比去雄要求较少的时间, 但均降低了座果率(George 1984)。Hall、Mapelli 等发现番茄离体单性结实子房生长比非单性结实子房要快, 至少在花开前 3 d(天)体外单性结实子房的发育是明显的。单性结实番茄品种的子房在培养 2、4、6、12、18 和 24 d(天)后均比非单性结实子房大。这表明利用早期开的花通过体外技术评价遗传性单性结实是可能的。

2 人工诱导单性结实的方法

2.1 采用无活力或不亲合的花粉授粉诱导单性结实

在本世纪之初, 人们已经知道通过授粉而不产生受精能促使果实发育(Fitting, 1909), 而后发现花粉的分离物可以诱导座果和促进果实发育(Yasuda, 1934)。给柱头授以不亲和花粉或亲和但无发芽力的花粉虽未受精, 但可以形成单性结实果。据报道, 用四倍体日本夏橙的花粉给日向夏橙和八朔等品种授粉都很容易得到单性结实果, 这些果实与有种子的果实大小和品质等方面均无差异; 余文贵等将番茄的新鲜花粉置于 100 °C 下 8 h(小时), 使其失去活力后, 授到去雄后的 RP75/79 的柱头上, 也成功地诱导了单性结实。Sugiyama 和 Morishita 用 400~1 000 Gy 软 X 射线辐照过的花粉对二倍体西瓜进行授粉获得了高品质的无籽西瓜。Zhang 用 γ 射线辐照过的花粉对苹果进行授粉, 成功地诱导了 GoldDelicious、Erovan \times 6677、R₁₋₄₉ 苹果的单一性结实。

2.2 外源激素处理诱导单性结实

Gustafson 用生长素成功地诱导了番茄的单性结实后, 人们开始在许多果菜类蔬菜上和果树上试验用包括生长素在内的多种激素和植物生长调节剂诱导单性结实。我国学者黄昌贤第一个用生长素诱导了西瓜的单性结实。目前用生长素及其化合物可以诱导番茄、茄子、青椒、黄瓜、西葫芦、南瓜、茄瓜、无花果、芒果、沙田柚、醋栗、番石榴、油梨和黑刺莓等作物的单性结实; 随后其它类型植物激素的发现, 赤霉素也用于诱导单性结实, 目前可有效诱导的园艺作物有番茄、茄瓜、苹果、梨、越桔、山楂、猕猴桃及甜橙的单性结实; 细胞分裂素可使瓠瓜、葡萄、无花果单性结实。许多试验表明, 在大多数园艺作物上, 生长素和赤霉素是两种常用的诱导激素。然而, 在某些场合下必须采用两种或两种以上的激素混和来诱导单性结实。如生长素和赤霉素混用可使桃、梅、杏、枇杷等几乎不能用单生长素诱导其单性结实的果树获得单性结实能力。

一些植物生长延缓剂或抑制剂也能有效地诱导单性结实。葡萄在开花期用矮壮素(CCC, 二氯乙基三甲基氯化铵)处理, 柑桔、荔枝、芒果和黄皮用青鲜素处理均能诱导单性结实。汪俏梅、Hayama 用 CCPU 分别处理苦瓜和甜瓜的雌花, 均能诱导单性结实和提高座果率。

2.3 射线处理诱导单性结实

在柠檬上, 采用 6000rad γ 射线辐照尤力克柠檬接穗, 嫁接到酸橙砧木上, 后代产生无籽柠檬。但辐射诱变的缺点是获得无籽品种的不确定性、偶然性因素高。

2.4 通过三倍体获得单性结实果实

1951 年日本的 kihara 研究小组发明了培养三倍体无籽西瓜的方法。采用秋水仙素处理二倍体西瓜变成四倍体作母本, 二倍体作父本, 产生三倍体的杂种后代。由于配子染色体不平衡, 三倍体杂种植株是自交不孕的。为生产出无籽西瓜, 这种三倍体植株必须用二倍体植株授粉。

香蕉的栽培种的染色体是多倍体(大多数是三倍体), 而且是高度不育的, 因此可以发育成单性结实的果实。至少由 3 个互补的显性基因控制。

*国家 863 重大专项(2002AA207013)资助项目

收稿日期: 2004-05-05

在葡萄上以四倍体与二倍体之间的杂交来获得三倍体无核品种。如日本农村水产省果树试验场安艺津支场用巨峰葡萄与无核杂交育出了三倍体无核葡萄蜜无核;王大元等利用北碚柚和锦橙胚乳培育获得了三倍体的植株。

3 几种园艺作物的单性结实遗传机制

3.1 黄瓜

关于黄瓜单性结实遗传机制的研究有许多报道,目前还没有达成共识。早在1928年Wellington和Hawthorn从有限的试验中得出结论认为,黄瓜的单性结实为不完全显性性状,到1930年他们又认为单性结实是一种隐性性状。Pike和Peterson研究认为控制单性结实的基因Pa为单基因显性,遗传表现为不完全显性,并有修饰调节基因。以后又有试验表明黄瓜单性结实受许多不完全隐性的基因控制(Kvasnikov, et al. 1970),这使黄瓜单性结实的遗传机制进一步复杂化。Ponti采用单性结实的腌渍黄瓜品种进行单性结实的遗传研究,认为单性结实受3个独立的、同分异构的、具有加性效应和上位作用的主基因共同控制,控制单性结实的一个基因同控制雌性表现的基因很可能位于同一染色体上;控制单性结实的另一个基因与控制果实刺、毛性状的基因位于另一个染色体上。

曹培生研究了黄瓜6个世代雌花数、单性结实果数及单性结实产量3个主要性状的遗传效应,结果表明各性状的基因效应符合加性—显性模型,且以加性效应为主,控制这3个性状的最少基因对数分别为3、3、4对。

3.2 番茄

目前已知的番茄单性结实基因有5个pat、pat-2、pat-3、pat-4和pat-5(Lukyanenko AN, 1991)。

短花药突变Stock-2524由一个隐性基因控制(Soressi, 1975)。Philouze和Pecaut研究也表明单性结实是由单基因隐性控制,同时这个基因具有多效性,最后把这个基因命名为pat;Steven和Rick也同意此观点。单性结实品种Severiamin由pat-2基因控制,RP75/79由几个隐性基因控制,而且与pat或pat-2不是等位基因,至少有3个基因对单性结实有反应(Philouze, 1978)。Neuz等(1986)报道Rp75/79有两个隐性单性结实基因(pat-3, pat-4)。Sub-Arctic Plenty含有一个单性结实基因pat-5。此后Philouze研究后认为Rp75/79的单性结实至少由3个隐性基因控制。薛林宝等研究番茄的单性结实,认为Os与83-15品种在逆温下的单性结实性状受1对隐性基因控制。从以上的研究结果不难看出,比较一致的看法认为番茄的单性结实的遗传受隐性基因控制。

3.3 茄子

茄子的单性结实被认为是寡基因控制,并存在加性效应(Hennart, 1996)。

3.4 苹果

单性结实的苹果品种(Spencer Seedless、Wellington Bloomless和Rae Ime)的花器官表现为没有花瓣和雄蕊,只有两个萼片和心皮,不进行授粉可以产生无籽果实,遗传表现为单基因隐性。

3.5 葡萄

葡萄的单性结实遗传认为是一个较复杂的系统控制,即由3个独立的隐性基因控制,同时又有1个显性基因控制这3个隐性基因(Bouquet & Danglot, 1996)。还有研究显示葡萄的单性结实遗传是由3个互补的纯合的隐性基因控制,这3个基因分别位于不同位点(Ledbetter & Burgos, 1994)。

4 单性结实的分子生物学研究

4.1 单性结实相关基因的克隆

到目前为止,只有一个单性结实基因被克隆,即从单性结实的苹果品种Rae Ime克隆出了的MdPI基因,为拟南芥控

制花发育基因MADS盒基因家族(控制花形成)中的PI基因的同源基因。该基因与拟南芥PI的氨基酸序列的同源性为64%,内含子位置和mRNA的表达模式高度保守。

4.2 单性结实相关基因的分子标记

通过对番茄单性结实突变体尤其是pat突变体的研究,发现了一些影响单性结实的基因。这些基因均表现出多效性,如某些花畸形发育、导致雄性不育或雌性不育。在pat突变体中,子房的发育始于开花期之前,因而从这一时间以及从花的各种畸形来看,pat基因在花发育早期控制着花器官的形成。Beraldi等已将pat基因定位到番茄的3号染色体上,找到位于pat基因两侧的SCAR标记,距离为1.2cm(厘米)。

无籽葡萄遗传特性的研究表明,无籽性状是由3个互补的隐性基因。a1, a2和a3控制,并各自独立遗传,但它们还受显性基因I的调控(Bouquet and Danglot, 1996)。最近已找到了与基因I紧密连锁(0.7cm~0.8cm(厘米))的RAPD标记(Lahogue, 1998),并将该标记转换成为共显性的SCAR标记,并进行统计分析,结果显示基因I对葡萄单性结实起重要作用。

4.3 通过转基因技术生产单性结实

研究发现许多园艺作物单性结实的子房中生长素浓度很高,可见单性结实与子房中的生长素含量相关。因此,从理论上讲,运用转基因技术,在植物子房中表达生长素和细胞分裂素生物合成的基因可在开花期和果实发育早期之间诱导单性结实。目前,通过转基因调控花或幼果中IAA的浓度来诱导单性结实果实形成是遗传工程中最为成功的技术。

Rotino等(1997)已将DefH9启动子与iaaM基因融合,并将其导入茄子中,在转基因茄子上获得了100%的单性结实座果率。这表明在子房中表达生长素生物合成途径的某些基因可以诱导单性结实。Mezzetti等将DefH9-iaaM基因转入草莓,获得了单性结实的草莓品种。Pamdolfini等对DefH9-iaaM基因进行了改良。他们将5'ULR起始密码子上游的53个核苷酸用mIA内含子序列的87个核苷酸取代,改良后基因为DefH9-RI-iaaM,转基因后生长素含量比对照仅增加10倍,转入UC82番茄品种后,所结单性结实番茄品质高,无畸形果。

Barg等将一个子房特异启动子TPRP和农杆菌的RolB基因融合,将TPRP-F1-RolB基因转入番茄和草莓,并获得了单性结实品种。

白吉刚(2002)将拟南芥生长素结合蛋白基因(APB1)转入黄瓜品种—津研4号,转基因植株的单性结实率为31.7%,高于对照19.9%。

毛自朝等(2002)用PCR方法获得了番茄果实专一性启动子(2A12)和农杆菌(C58)Ti质粒上的ipt基因。并使两种嵌合基因经农杆菌介导转入番茄品种“中蔬4号”的基因组中。GUS组织化学活性分析表明,2A12启动子具有严格的果实表达专一性。转基因果实中细胞分裂素的含量增加,最终导致果实中种子发育的停滞和胎座组织的增厚,并形成了单性结实的番茄果实,且果实采后的储藏保鲜时间延长了1~2周。

5 展望

从Noll 1902年第一次发现了单性结实现象至今已有一百多年,单性结实的研究取得了很大的进展,通过人工方法产生了许多单性结实的新种质和品种。但单性结实的遗传规律和单性结实机理(特别是分子机理)还未有一个圆满的结论,还需要园艺科研工作者进一步深入研究。随着人们对无籽果实兴趣的增加,保护地早熟栽培的需要,单性结实品种的选育将会成为果树和蔬菜新品种选育的重要组成部分,采用单性结实基因工程手段来改善果实的品质和丰产性将更广泛地应用于园艺作物。