

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201710013

引文格式: 崔娅松, 陈庆富, 霍冬敖, 等. 植物落花落果的分子机理研究进展 [J]. 广西植物, 2018, 38(9): 1234-1247
CUI YS, CHEN QF, HUO DA, et al. Research progress on molecular mechanism of plant falling flowers and fruits [J]. *Guihaia*, 2018, 38(9):1234-1247

植物落花落果的分子机理研究进展

崔娅松, 陈庆富*, 霍冬敖, 李洪有

(贵州师范大学 荞麦产业技术研究中心, 贵阳 550001)

摘要: 落花落果是花、果实、种子从母体脱落的一种普遍存在的自然现象。发生器官脱落的区域为离区 (abscission zone, AZ)。离区分化形成离层, 离层与脱落息息相关。离层的发育和功能行使是多酶、多激素、多基因参与调控的复杂而精确的过程。落花落果不仅是作物栽培和育种中的典型农艺性状, 而且是植物器官脱落的主要形式之一。减少植物落花落果或控制某些植物适度落花落果, 提高作物和果蔬类植物的产量和品质, 是人类在作物驯化上努力的目标。该文基于前人对植物器官脱落的生理生化和分子生物学机制的研究, 主要从植物落花落果的细胞学基础、生理生化机制、遗传学规律、分子生物学和相关基因定位、转录组分析方面阐述落花落果分子机理, 重点从落花落果的分子生物学和相关基因定位两个方面进行剖析落花落果的作用机制, 以便为作物遗传育种研究提供理论指导。

关键词: 离层, 落花落果, 细胞学, 基因定位, 分子机制

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)09-1234-14

Research progress on molecular mechanism of plant falling flowers and fruits

CUI Yasong, CHEN Qingfu*, HUO Dong'ao, LI Hongyou

(Research Center of Buckwheat Industry Technology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: Falling flowers, fruits and seeds are the common natural phenomenons of plant organs that are detached from the mother plant. The organ exfoliation area is called as abscission zone (AZ). The abscission layer can be differentiated in abscission zone and has close relationship with shedding. The development and function of the abscission layer are controlled by many enzymes, many hormones, and many genes, which involve a complex and accurate process. Falling flowers and fruits are not only typical agronomic traits in crop cultivation and breeding, but also one of the major forms of plant shedding. Reducing the number of plant organs falling or controlling the proper shattering for increasing the yield

收稿日期: 2018-01-17

基金项目: 国家自然科学基金(31471562); 国家燕麦荞麦现代农业产业技术体系专项项目(CARS-07-A5); 贵州省高层次创新型人才培养对象十百千计划项目(2014GZ97588); 贵州省荞麦工程技术研究中心项目(黔科合农G字【2015】4003号); 贵州省农业攻关项目(黔科合农【2017】005号) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31471562); Special Fund of China Agriculture Research System on Oats and Buckwheat(CARS-07-A5); Program of Innovative Talent Development in Guizhou Province (2014GZ97588); Fund for Research Center of Buckwheat Engineering and Technology in Guizhou Province (G[2015]4003); Guizhou Agricultural Sci-Tech Support Program ([2017]005)]。

作者简介: 崔娅松(1993-), 女, 云南宣威人, 硕士研究生, 主要从事植物学研究, (E-mail) 1760727954@qq.com。

*通信作者: 陈庆富, 教授, 主要从事植物遗传资源的研究与利用, (E-mail) cqf1966@163.com。

and quality in some crops, fruits and vegetable plants have been the goal of crop domestication. Based on the previous studies on the physiological, biochemical and molecular biological mechanisms of plant organ abscission, this paper mainly reviewed the molecular mechanism of falling flowers and fruits from the aspects of cytology, physiological and biochemical mechanism, genetics, molecular biology, related gene mapping, and transcriptome analysis. Among them, molecular biology and related gene mapping were focused, which provided some guidance for crop genetics and breeding.

Key words: absciss layer, falling flowers and fruits, cytology, gene mapping, molecular mechanism

植物落花落果是花、果实、种子等脱离植株主体的一种广泛存在的自然现象。植物在正常生长发育过程中为适应逆境胁迫(如干旱、水淹、极端温度、元素 N、B、Ca、Zn 缺乏、病虫害等)或平衡自身生长水平减少累赘或扩散种子(繁殖体)时,一些器官会发生正常或不正常脱落。在正常脱落方面,叶的正常脱落保存了体内仅有的水分或减少细菌等病原感染(Patharkar & Walker, 2015);花果的正常脱落调节了植物本身源库关系和促进营养物质、矿物质合理分配。然而,自然界中很难避免不正常脱落带来的损失,如水稻和小麦落粒、棉花脱铃、大豆果荚脱落造成大量减产。在农业生产方面,对植物器官脱落进行合理调控,不仅可以有效利用土地资源,而且可以使作物达到高产、优质的效果。孙福东等(2016)报道在大豆叶面喷施植物生长调节剂 DTA-6 使大豆果荚离区 Gm AC 的表达量降低,果荚离区生理代谢被改变,大豆脱落率降低;Yuan & Carbaugh (2007)在柑橘和苹果采摘前喷施 IAA(indole-3-acetic acid)和 ETH(ethylene)阻断剂,防止水果在机械采摘前掉落。Lin et al (2012)在大豆、高粱等粮食作物驯化相关性状进行遗传解析中,借助分子标记等手段发现了一系列调控落粒性状的关键位点。分子标记育种和基因聚合育种是提高育种质量和效率的有效途径,对离层形成的生理和分子机制进行综述,为落花落果的机制研究和育种实践提供线索。

1 落花落果的细胞学基础

植物落花落果与离层形成紧密相关,Patterson & Bleecker(2004)在水稻中也发现水稻种子脱落与穗颖和枝梗之间的离层有关。一般认为落花落果有 4 个阶段(图 1):首先,离区细胞形成;其次,

离区接收脱落信号,启动脱落;接着,离区感知脱落信号,酶水解,细胞发生分离;最后,离区细胞分化形成离层且器官脱落后在紧靠离层细胞(即靠近植物主体一侧)的部位形成保护层(Kim, 2014; 王继恩等, 2017)。值得注意的是,有些植物器官脱落并不形成保护层,比如,大豆复叶(Moline & Bostrack, 1972)。在离层形成这一阶段的研究相对较多,Nakano et al(2012)研究表明植物在脱落器官基部分化出离区(abscission zone, AZ),即器官发生脱落的组织区域及邻近区域,通常由 5~50 层小而等径、胞质致密、胞间隙小的细胞组成,尽管有如此多的离区细胞存在,但是,在整个脱落过程中,离区内仅有 1~2 层细胞发生分离即为离层(separation layer)。Sexton & Roberts(1982)就该现象作出解释:基于诱导因素仅在离层处发挥有效作用,虽然所有的离层细胞均有潜在分化的能力,但是只有 1~2 层离层细胞对诱导信号反应相对敏感。在不同植物与组织中,离层细胞层数也不尽相同,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)花器官的离层细胞有 4~6 层(Patterson & Bleecker, 2004),水稻离层细胞有 12 层(郑丽媛, 2016)。Doorn & Stead(1997)通过比对细胞的形态,大致把离层细胞归为三类:细胞形态相似,大小等径;比相邻细胞小,呈矩形;与相邻细胞在形态和大小上相似。Baird(1984)在电镜下观察锦紫苏时发现离层细胞的液泡较周围细胞小;细胞核较周边细胞大,核仁明显;细胞器(多聚核糖体、高尔基体、粗面内质网和线粒体)明显增多;细胞膜内陷,出现壁旁体。最近,唐连和陈庆富(2017)采用石蜡切片、解剖观察等方法对 7 个落粒和不落粒荞麦属植物的花梗关节进行综合分析并发现:在荞麦开花期,花梗薄壁细胞中淀粉粒丰富;维管束分化不明显;细胞体积较小、排列紧密,这些特征与前人研究的离层结

构相似,我们可以认为:花梗关节作用与离层作用相似。通常情况下,若花梗关节表现为缢缩,则有果实脱落现象产生。

2 落花落果的生理基础

2.1 IAA 和 ETH 调控的生理基础

在植物落花落果的过程中,IAA 和 ETH 扮演着重要的角色(Meir et al, 2010)。离层中的 IAA 信号转导途径是抑制器官脱落的关键,无论是 Addicott et al(1955)提出的“生长素梯度理论”,还是人们按照这一理论适当施用外源植物生长调节剂 NAA、IAA、2,4-D 等处理不同植物或植物同一器官的不同部位,均表现为抑制脱落,如蔬菜类番茄、大豆和水果类柑橘、苹果、梨,番茄叶柄远轴端和近轴端,以上试验为植物落花、落果奠定了研究基础。通常认为,离层区两端生长素浓度能直接影响植物器官的脱落,生长素极性运输到离区是阻断离层形成的首要条件(Taylor & Whitelaw, 2001)。

IAA 通过调节离层细胞对 ETH 的不敏感来负调控器官脱落。IAA 能延缓离层形成,ETH 则促进离层形成。IAA 之所以能对植物器官脱落起到抑制作用,是因为当叶片受到外界环境胁迫时,流向离层部位的 IAA 减少,离层对 ETH 更敏感,继而施用乙烯阻断剂氨基乙氧基乙烯基甘氨酸 HCL (aminoethoxyvinyl glycine HCl) 和合成的生长素 2,4-二氯苯氧基乙酸(2,4-Dichlorophenoxyacetic acid)的混合物来阻止柑橘和苹果在收获前的果实脱落(Yuan & Carbaugh, 2007)。茉莉酸(jasmonic acid, JA)在拟南芥花器官脱落中也起抑制作用。Ueda et al(1996)在菜豆中发现:茉莉酸能使纤维素酶的活性增加,进而水解菜豆叶柄基部细胞壁中的多糖,促进脱落。Kim(2014)在拟南芥中发现:茉莉酸受体突变后,冠菌素不敏感 1(coronatine insensitive 1, coi1)导致拟南芥花器官脱落延迟。

除 IAA 和 JA 之外,其他激素也可能影响脱落,ABA、水杨酸也在调节衰老方面具有广泛应用的前景,花器官和叶片等在脱落前似乎都会衰老(Patharkar & Walker, 2015, 2016)。对脱落起促进作用的 ETH、GAs 等在拟南芥细胞分离层中已

被鉴定(Arnaud et al, 2010)。

2.2 几种重要酶调控的生理基础

在大豆果荚开裂、拟南芥花瓣脱落、荞麦、水稻、小麦落粒(落果)等生理过程中,一旦脱落被激活,许多有趣但相对不明原因的事件发生在 AZ 中,随脱落进展,AZ 细胞膨大,细胞质变得更碱性,这在拟南芥、番茄等中已被证明(Sundaresan et al, 2015),但 AZ 细胞质 pH 变化的原因仍不清楚。对此现象的一个假设是:碱性可能是脱落酶的最佳 pH。而在离层细胞内许多酶类物质明显增多,如氨基酸、蛋白质、mRNA 和 rRNA,离区内的 RNA 最终被翻译成蛋白质或酶,其中纤维素酶和果胶酶是最重要的酶,离层中的纤维素酶活性增加一直延续到最后脱落,在生长发育过程中纤维素同工酶和果胶酶共同作用利于脱落。离层处 β -1,4-葡聚糖酶(β -1,4-glucanase)活性在脱落时呈显著性增加、表达上调。脱落的另一重要变化是中胶层主要成分果胶酸钙等果胶类物质降解成果胶和果胶酸,容易被遗忘的是,一部分酶[多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase)、葡聚糖酶(glucanase)]不参与离区形成,它们只是负责降解细胞壁中的果胶和纤维素,从而促进脱落。另外,RNA 酶、DNA 酶、蛋白质酶、磷酸酯酶、氨酸解氨酶和过氧化物酶等这些酶促进脱落的主要原因可能是促进离区保护层形成,加速离区伤口木质化,在脱落过程中,基于此,在果柄处喷施苯丙氨酸解氨酶抑制剂 AIP(2-aminoindan-2-phosphonic acid),离区苯丙氨酸解氨酶活性降低,果实脱落率降低。

脱落过程中,某些病程相关蛋白明显增加,如在离层表达的几丁质酶、扩张蛋白 expansin、pathogenesis 相关蛋白、metallothioneins、WRKY 蛋白等(Meir et al, 2010;李政, 2014)。值得一提的是,在 PCD(programmed cell death)中的关键蛋白 LX 蛋白是一个 T2/S-like ribonuclease 核糖核酸酶,Bar-Dror et al(2011)在番茄的离区中 LX 蛋白在成熟离区特异性表达,在近轴端和远轴端不对称性表达,这种生理生化变化是花梗脱落的关键;在拟南芥中与 PCD 相关核酶 BFN1 能被离区诱导表达。特别神奇的是,拟南芥离区 BFN1 启动子也在番茄的其他组织叶、花、果实中表达(Lers et al, 2006)。

3 落花落果的遗传学规律

3.1 传统遗传学规律

从传统遗传学角度看,植物个体本身或细胞基因组的自发突变或人工诱变使脱落表型改变,这些表型变化均能找到相应的突变基因。传统遗传学多是研究落花机制的,如番茄离层形成基因(*jointless*、*J2*、*LS*),番茄中若 *J* 基因发生突变,会使第一个外显子的部分序列和起始密码子的上游共 939 bp 的碱基缺失,番茄从有离区品种变成无离区品种;突变体 *jointless* 的表型为花梗无法脱落 (Roldan et al, 2017); 番茄 1,4- β -葡聚糖酶 (*cel2*) 反义抑制转基因植株中,果实离区的断裂力明显增加。此外, Yang et al (2005) 进一步研究表明,番茄离区第 12 染色体近着丝粒处的 *J2* 基因控制着番茄离区的形成。Schumacher et al (1999) 在番茄 *LS* 突变体中发现花中无花瓣现象主要是番茄离区发育基因 *LS* 突变所致。与番茄 *LS* 基因同源的拟南芥基因 *AtLAS*, 其敲除突变体 *las* 表型为花器官脱落延迟 (Greb et al, 2003), 在拟南芥双突变体 *bop1* 和 *bop2* 中, 由于离区无法正常形成而使花器官脱落表型缺失, 这进一步表明 *Bop1* 和 *Bop2* 基因与离层发育有关。Wang et al (2006) 通过基因敲除实验证明, *KNAT/BP* 调控拟南芥花器官离区发育。在 *bp* 突变体中, 花器官离区的泡状细胞较多, 花器官提前脱落。当然, 并不是所有延迟脱落表型都是通过调控离区发育而实现的, 在拟南芥受体激酶 *HAESA* (富含亮氨酸重复序列) 反义抑制转基因植株中, 花瓣外三轮脱落延迟; 在严重的转基因株系中, 花瓣不会脱落。Stenvik et al (2008) 证明, *IDA* 所产生的多肽正是通过 *HAESA* 调控拟南芥花器官脱落过程, 此外 *IDA* 受体基因 (*HAESA*, *HAE*) 不受外源乙烯所影响, 敲除 *HAE* 和 *HAE* 同源基因 (*HAESA-LIKE 2*, *HSL2*) 的突变体, 拟南芥花器官脱落被显著延迟 (Patharkar & Walker, 2016)。利用 T-DNA 插入技术获得的拟南芥生长素响应因子 2 (*Auxin Response Factor2*, *arf2*) 突变体, 其可能通过抑制细胞壁降解酶类的活性, 进一步延迟离区细胞的分离, 促进花器官 (重点是雄蕊)

发育, 使花器官脱落延迟, 但不能阻止脱落。有趣的是 *arf1* 能增强 *arf2* 突变体脱落表型, 可见 *arf1* 和 *arf2* 具有部分冗余的功能, 能辅助调控脱落, 拟南芥突变体之间存在相互作用, 如 *ARF1*、*NPH4/ARF7* 和 *ARF19* 的突变能增强 *arf2* 突变体的延迟脱落表型 (Okushima et al, 2005)。关晓溪 (2015) 发现 *SLARF2-RNAi* 植株花器官脱落延迟。值得留意的还有乙烯受体突变体, 通过 EMS 诱变得到的乙烯受体突变体 *etr1* 和下游的 *ein2*、*ein3*、*ers2* 突变体的花器官脱落延迟, 当乙烯受体 *ETR1* 与外界的乙烯信号分子结合, 激活下游的 *EIN2*, 进而激活转录因子 *EIN3* 调控下游的靶基因传递乙烯信号分子, 植物响应乙烯反应, 植物器官加速脱落。

另外, 拟南芥 (*ACTIN-RELATED PROTEINS*, *ARP*) 家族在花器官脱落中起关键作用。Kandasamy et al (2005) 利用 RNAi 实验产生的 *ARP7* 敲除转基因株系中, 花器官脱落明显延迟, 且其离区发育和乙烯三重反应与野生型保持一致, 表明 *ARP7* 调控花器官脱落独立于乙烯途径, 与其类似的花器官脱落调控基因还有 *AGL15*、*HAESA*、*ARP4*。 *IDA*、*HAESA*、*HSL2* (*HAESA-LIKE2*) 以及 MAPK 级联信号途径的依次作用, 控制拟南芥花器官脱落过程, 如 *HAESA* 下游位于由 MAPK4/5 MITOGEN 活化的蛋白激酶 (MAPK) 级联和 MAPK3/6 MAPK 级联的花器官不能脱落, 相反, 活化的 MAPK4/5 的表达则能够恢复 *hae/hsl2* 双突变体脱落表型, 表明 *HAESA* 下游的 (MITOGEN-ACTIVATED PROTEIN KINASE KINASE4, MAPK4)/MAPK5 激活 (MITOGEN-ACTIVATED PROTEIN KINASE6, MAPK6)/MAPK3 以控制拟南芥花器官的脱落过程。目前尚不清楚哪种 MAPK 三联激酶在脱落途径中起作用, 也不清楚 *HAE* 受体复合物与 MAPK 级联之间是否存在其他中间体。Patharkar & Walker (2015) 发现, MAPK4/5 的敲除导致 *HAE* 的正常表达不到 20%, 因为在花器官脱落区脱落被激活, *HAE* 被认为是 MAPK 级联的上游基因。过表达的 *MADS* 结构域转录因子 *AGAMOUS-LIKE 15* (*AGL15*) 可阻断脱落, 但不会改变 *AZ* 的发育, 这表明 *AGL15* 是脱落的负调控因子 (Fernandez et al, 2000)。此外, 一旦脱落信号传导途径被激活, MAPK 级联使丝氨酸 231 和 257 上的

AGL15 磷酸化,并抑制 *HAE* 表达。一旦新合成的 *HAE* 取代了质膜,就完成了正反馈回路。正向反馈网络和 MAPK 级联反应都显著放大了起始信号的离散性,这就解释了在花器官脱落过程中 *HAE* 表达的增加。尽管 *AGL15* 似乎是调节脱落的主要转录因子,但它不是唯一的转录因子。如 *agl15 / agl18* 双突变体脱落早于野生型,表明 *AGL15* 的姐妹蛋白 *AGL18* 在 *AGL15* 中发挥部分冗余的作用 (Patharkar & Walker, 2016)。

正常脱落需要 ADP-核糖基化因子 GTP 酶活化蛋白 (*NEV*, *NEVERSHED*)。 *NEV* 的突变改变高尔基体结构和反式高尔基体网络的位置。*nev* 突变体壁旁区囊泡大量积累,这可能是将 *HAE* 和其他蛋白质移到质膜上的结果。三个不同的次联基因中的突变可以部分恢复囊泡运输和 *nev* 突变体的脱落。这三个辅助基因中的第一个是 *EVR* (*EVERSHED*),也称为抑制剂 (*SOBIR1*, *BIR11*) 的受体样蛋白激酶 (Leslie et al, 2009)。 *BAK1* 相互作用受体类激酶 1 中的突变 (*BIR1*) 可通过 *EVR / SOBIR1* 中的次联突变抑制病原体应答, *SERK1* 中的次联突变也可抑制 *nev* 表型 (Lewis et al, 2010)。从分子机制的角度来看,如何突变 *HAE* 的共同受体可以恢复 *nev* 突变体的脱落并不清楚。三重突变体 *serk1 / serk2 / bak1* 实际上具有轻微的花器脱落缺失表型 (Meng et al, 2016)。最后,一种受体类细胞质激酶 (*CST*, *CAST AWAY*) 中的继发性突变也可以抑制 *nev* 突变体的表型。 *CST* 在拟南芥叶肉原生质体中与 *HAE* 和 *EVR* 相互作用。 *EVR*、*SERK1* 和 *CST* 的二级突变都能恢复 *nev* 突变体的脱落,但这些植物的最终 AZ 痕是过度分化的,说明参与脱落激活阶段的某些基因在 AZ 痕的最终分化中起作用。 *HAE* 除了被囊泡穿梭外,还能检测内质网的错误信息,内质网相关降解系统 (ERAD) 确保 *HAE* 无缺陷 (Baer et al, 2016)。 ERAD 系统有缺陷时,产生部分功能蛋白的 *HAE* 等位基因仍可使其进入质膜并转导脱落信号。

3.2 现代遗传学规律

现代遗传学(即基因层面的分子生物学)在落花落果遗传规律研究上,与传统遗传学不同,主要集中于落果规律的研究,落果的遗传较复杂,并不

是简单由单基因或寡基因控制的质量性状。Porter (1959) 利用 Cimarron×Wichita 杂交,推断出小麦落粒是由多基因中的隐性基因控制。在 Blackhull×Wichita 群体中,落粒由两对基因控制,穗轴的脱落主要与离层有关,穗轴中离层的发育由穗轴 *Q* 位点控制,且离层细胞的层数依赖于此位点上的隐性等位基因 *q* 的表达量 (Sormachev et al, 2015)。此外,普通荞麦 (*Fagopyrum esculentum*) 落粒至少受两对以上基因控制,后来发现由 3 对显性基因控制,只要其中任意两对显性基因互补表型则为落粒 (Wang et al, 2005)。甜荞 HOMO 的花柱同长自交可育基因 *H* 与其中一个落粒性基因 *Sht* 是紧密连锁的 (Pan & Chen, 2010)。在育种实践中发现,荞麦不落粒的自交可育衍生系之间杂交可产生落粒的杂种后代,暗示至少有两对显性互补基因控制着落粒性的遗传。岳鹏等 (2012) 发现落粒性在甜自 21-1 和 Lorena-3 正反交的 2 个 F₂ 群体中均遵循 9 : 7 的分离模式,落粒性为 2 对显性互补基因的遗传模式,当双亲的落粒性均介于难落粒和易落粒之间时,其杂种后代往往会按多基因控制的数量遗传模式分离,落粒性的遗传控制既有主效基因,也有微效基因控制,在落粒类型中有不同落粒强度问题,这涉及数量性状遗传。

4 落花落果的分子生物学

4.1 IAA 和 ETH 调控的分子机制

IAA 主要通过调控基因的表达而影响落花落果过程,IAA 借助 ARF 蛋白行使调控功能,ARF 蛋白一般由 DBD (DNA-binding domain)、MR (middle Region)、CTD (c-terminal domain) 组成,中间区域存在抑制子(脯氨酸、丝氨酸和苏氨酸)和活化子(谷氨酸、亮氨酸),故而能激活或抑制生长素调控基因转录,蛋白质结构域 DBD 与 AuxRE (aux in response element) 元件的 TGTCTC 序列特定结合,调控 IAA 生理效应 (Wu et al, 2011)。Gray & Estell (2000) 研究发现,这种效应随 IAA 含量变化而存在差异,当其含量较低时,ARF 蛋白结构域的 N、C 两末端的 DNA 结合域,即 DBD 区域可与 Aux/IAA 结合形成 Aux/IAA-ARF,ARFs 的活性被抑制;IAA

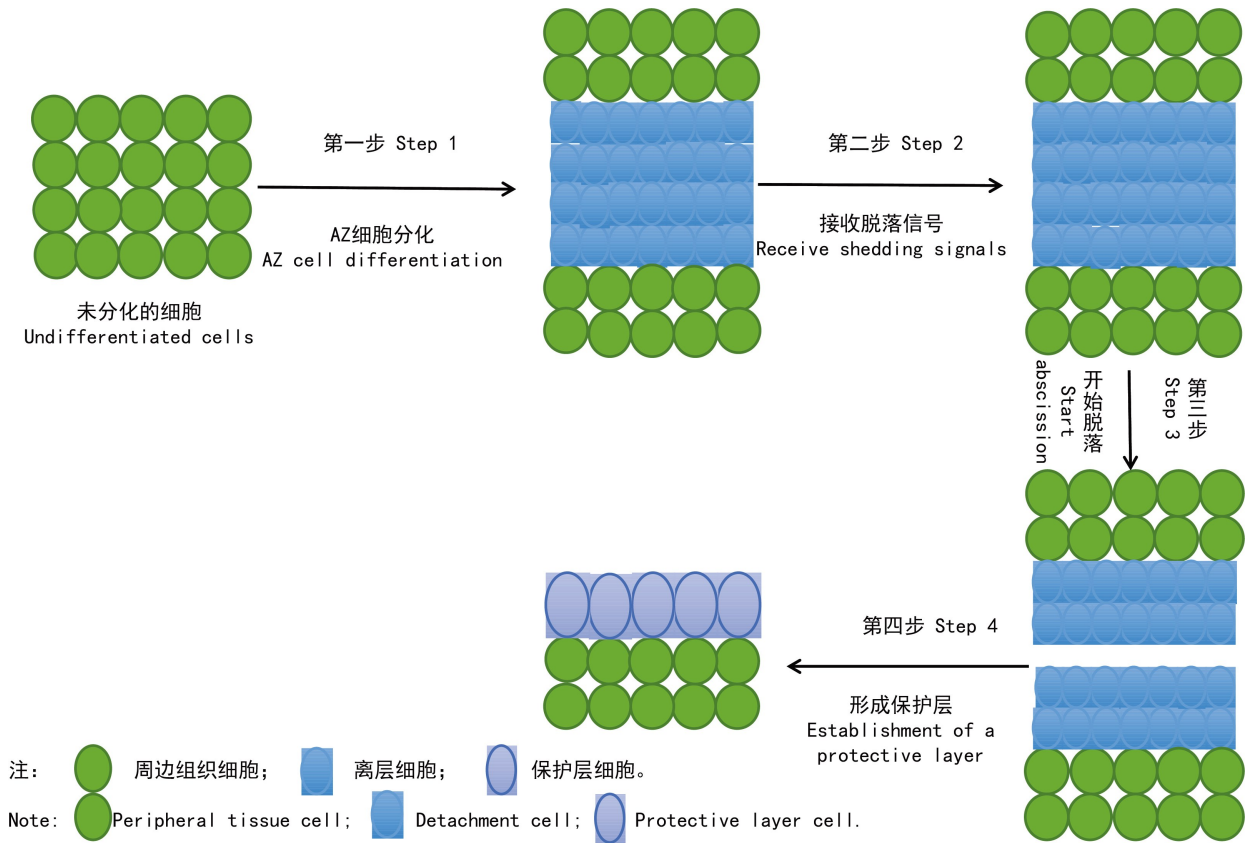


图 1 植物器官脱落的细胞模式(图片改编自:王继恩等, 2017; Li & Olsen, 2016)

Fig. 1 Plant cell shedding patterns of organs (Picture adapted from: Wang Ji'en et al, 2017; Li & Olsen, 2016)

含量较高时, IAA 结合 TIR1, 促进 Aux/IAA 的泛素化, Aux/IAA-ARF 被水解, 激活 ARFs, 促使生长素反应基因表达。Meir et al (2010) 通过番茄花朵离层响应生长素的转录组分析发现: Aux/IAA 部分家族基因表达随花朵的脱落而下降, 拟南芥生长素响应因子基因 *ARF1*、*ARF2*、*ARF7*、*ARF19* 都涉及到花器官离层的形成。以上研究主要是通过抑制 *ARF* 基因参与离层调控, 且通过生长素抑制离层脱落和 *ARF* 响应生长素, 进而调控器官离层的形成。而 Gao et al (2016) 通过基因沉默技术证明, *RhIAA16* 基因在拟南芥过表达对延迟花朵脱落有重要作用, 其主要机理可能是与 ARFs 互作来对离层发育起作用。

与 IAA 相反的是, ETH 不仅可以加速衰老和促进脱落, 还能促进离区中水解酶类诱导合成纤维素和果胶酶。Parra-Lobato & Gomez-Jimenez

(2011) 在许多不同的物种(拟南芥、番茄)和器官(叶片、花瓣、花朵和果实等)中, ETH 含量直接影响花器官脱落, 并加速离层的形成。乙烯能诱导离层部位 RNA 和蛋白的合成、器官脱落的相关基因、ETH 反应基因 (*pathogenesis related proteins*, *PR*) 表达。植物器官脱落的相关基因 *PR* 表达也因乙烯的诱导而上调 (Tucker et al, 2002)。最近, Chen et al (2011) 发现在乙烯转导途径中 *MADS* 转录因子 (*FOREVER YOUNG FLOWER*, *FYF*) 的过表达, 使器官脱落延迟。

在离层形成过程中, 离区先感受脱落信号, 后启动脱落, 这可解释 ETH 与 IAA 拮抗: 在第一阶段植物器官离区只对 IAA 敏感, 对 ETH 不敏感, 而第二阶段离区细胞能够响应 ETH 而对 IAA 不敏感 (高欣欣等, 2013)。但是, IAA 抑制脱落是不可能被 ETH 逆转的。离区中 IAA 可能借助中间媒介-

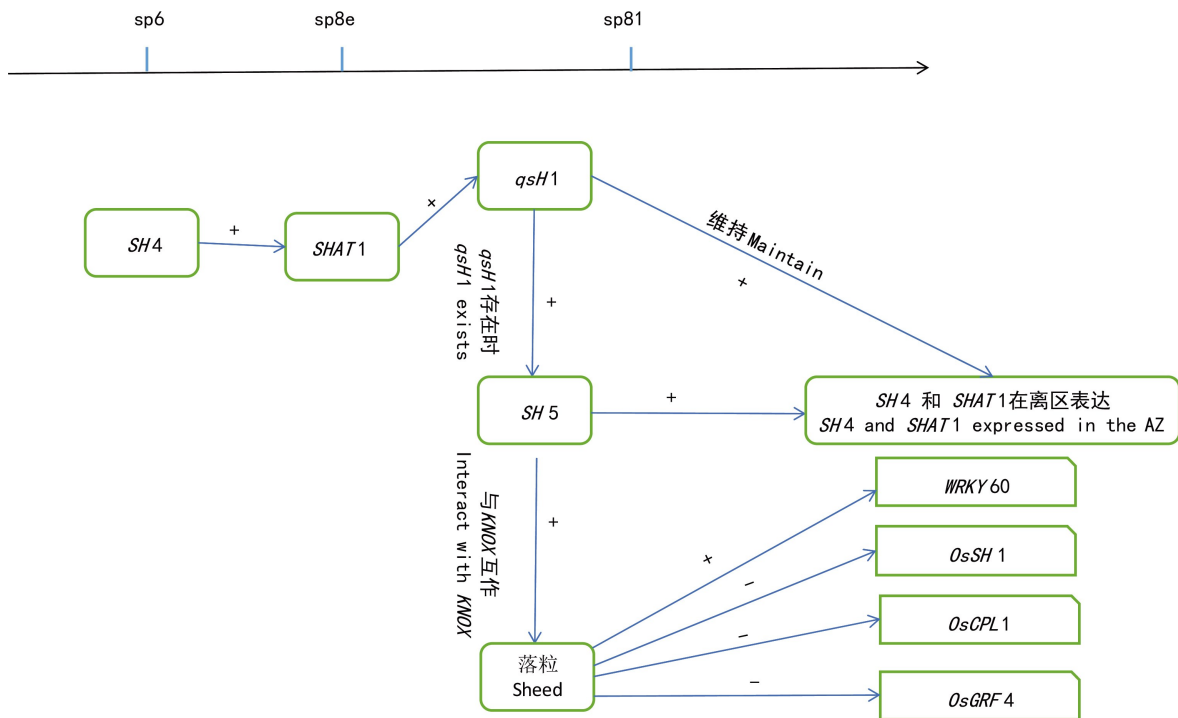


图 2 水稻脱粒性的相关基因调控网络

Fig. 2 Rice threshing related gene regulatory network

乙烯受体(ETR/ERS1),从而改变植物细胞对乙烯的敏感性。Meir et al(2010)研究表明:乙烯受体ETR/ERS1可能经IAA调控而诱导离区细胞适时对乙烯信号产生应答。

4.2 几种重要酶调控的分子机制

纤维素酶中的 β -葡萄糖苷酶(BG)在花果脱落过程中起关键作用。Lashbrook et al(1994)从成熟番茄果实cDNA文库中分离出2个编码内切-1,4- β -葡聚糖酶(EGase)的基因(*TomCel1*、*TomCel2*),两者的编码产物同源性高达50%。此外,在大豆脱落区中表达的和*TomCel1*有68%的同源性,鳄梨(*Persea americana*)果实中表达的*AvoCel1*蛋白与*TomCel2*有57%的同源性。番茄中这2个基因重复表达,即*TomCel1*和*TomCel2*可在同一植物组织中被检测到。但它们在部位表达量存在差异,如脱落区域、成熟花粉囊(*TomCel1* mRNA)、成熟果实(*TomCel2* mRNA1)。此外,欧阳杰等(2007)通过研究EGases在植物细胞生长发育中的作用,发现编码 β -葡聚糖酶的*TomCel2*基因在番茄果柄离区中大量

表达,当细胞分离时,*TomCel2*基因促进果胶层水解,果实脱落。若限制*TomCel2*基因表达,花的脱落也随之降低。Campillo & Bennett(1996)从番茄中分离得到6个纤维素酶基因中的*Cel1*、*Cel5*、*Cel6*在脱落过程中显著表达,但是表达的程度有所不同,可见,纤维素酶在调控离区形成与器官脱落是一个复杂的过程。

果胶酶中的多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)和果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME)对落花落果的作用是不容小觑的。目前,已大量的多聚半乳糖醛酸酶(PG)基因在植物器官的脱落过程中表达上调。番茄*TAPG1-TAPG6*(Hadfield & Bennett, 1998)、油菜*CAW471*(Whitelaw et al, 2002)、RDPG和大豆SDPG(张兰, 2013)、拟南芥*ADPG1*和*ADPG2*(Ogawa et al, 2009)、荔枝*LcPG1*(Peng et al, 2013),这些基因特异编码内切多聚半乳糖醛酸酶(PGs),并在花器官离层和果柄离层中表达。*ADPG1*和*ADPG2*促进酶水解,且是果荚开裂所必需的基因。若其发生

基因突变会导致不开裂果实的形成 (Ogawa et al, 2009)。此外,果胶甲酯酶介于植物细胞壁和细胞之间 (Micheli, 2001)。张莉等 (2012) 在拟南芥花瓣中发现: 一个编码果胶甲酯酶的基因 *At4g022330* 在花器官的离层中表达, 基因 *At4g022330* 可能参与了果胶代谢而影响拟南芥花瓣脱落。最近, Kumpf et al (2013) 通过植物侧根突变分析发现: *IDA* 和 *HAE* 通过调节果胶中 PGs 活性, 进而控制植物侧根离区的发育, 经基因芯片杂交表明: *IDA-HAE/HSL2* 信号调节细胞壁重构基因间接调节离区相关基因。

4.3 落花落果基因定位

植物落粒 (果)、裂荚的分子机制及相关基因的定位与克隆在选育品种上有重要意义。许多研究者基于遗传群体及其连锁图谱, 对控制落粒的 QTL 进行了定位, 其中, 水稻落粒和大豆、拟南芥裂荚的 QTL 研究较多, 而蓼科荞麦属植物落粒性研究相对匮乏。

4.3.1 水稻 水稻落粒性状的 QTL 多数被定位于第 1、3、4、5、6、7 染色体上, 而第 10 染色体目前未被定位到。包括位于第 1 染色体上的基因 *SH1*、*qSH1*、*sh(t)* (朱文银, 2008; Konishi et al, 2006; 朱子超, 2014); 位于第 4 染色体上的基因 *SH4*; 位于第 6 染色体上的基因 *shat*、*SH6(t)* (朱子超, 2014; 郑丽媛等, 2016); 位于第 7 染色体上的基因 *OsCPL1* (*Oryza sativa* CTD phosphatase like1) (Ji et al, 2010)。尽管这些基因与落粒性状相关联, 然而, 各自发挥作用的内部机理却不同, *OsCPL1* 编码 CTD 的磷酸酶区域, *OsCPL1* 基因可能通过降低磷酸酶的活性而阻断离层的分化, 水稻表型变异为不落粒。在水稻籽粒成熟过程中, *qSH1* 基因促进颖壳基部离层形成, 种子易落粒。随后的研究发现 *qSH1* 也影响离层的发育, 是由 1 个 SNP (single nucleotide polymorphism) 控制的顺式作用元件 (5' 上游调控区域 12 kb 碱基 T 替换 G) 突变引起下游一个编码蛋白 (replumless 的直系同源基因) 表达的改变, 进而抑制 *qSH1* 基因的正常表达, 阻碍颖壳基部的离层形成, 导致落粒表型缺失。与 *qSH1* 相似的 Myb3 转录因子同源基因 *SH4*, 该基因的第 1 个外显子中的 1 个核苷酸 G 替换了核

苷酸 T, 导致在 Myb3DNA 结合域上 1 个赖氨酸被天冬酰胺替换, 离层不能正常发育, 从而使落粒表型缺失 (Li & Olsen, 2016)。控制水稻落粒性的基因是相互协作的。Zhou et al (2012) 发现: *SHAT1* 在离层中的表达受 *SH4* 正调节, *SHAT1* 又能维持 *SH4* 在离层中表达, *SH4* 和 *SHAT1* 下游的 *qSH1* 维持 *SHAT1* 和 *SH4* 在离层中的持久表达, 促进离层的形成, 如图 2 所示。Ji et al (2010) 发现: 落粒基因 *SH-H* 编码水稻 (carboxy-terminal domain, CTD) phosphatase 类蛋白 (*OsCPL1*), 突变后功能被抑制, 离层形成, 落粒表型产生。最近, Htun et al (2014) 和 Inoue et al (2015) 表明: *qSH3* 依赖性更强, 必须依赖 *qSH1* 和 *SH4* 共同作用, 才能促进离层细胞发育的功能, 正如 *SH5* 必须在 *qSH1* 的帮助下才能促进离层的发育。故而, 离层发育和功能行使过程是多基因精确调控的复杂过程, 如图 2 所示。

4.3.2 拟南芥 拟南芥中 *BOP1/2* (*BLADE ON PETIOLE1/2*) 编码 *nonexpressor of pathogenesis-related genes 1* 的转录因子进而控制花器官离区形成。其他的一些转录因子 *AGL15* 和 *AGL18* 也影响花器官脱落, 这两个转录因子的过表达都推迟花器官脱落和衰老 (Adamczyk et al, 2007)。最近, Cai & Lashbrook (2008) 利用基因芯片筛选实验得出: 基因 *At ZFP2* (*ZINK FINGER PROTEIN2*) 的过量表达不仅可以延迟花器官脱落, 还影响花的形态和育性。

值得一提的是, 拟南芥果荚开裂也与器官脱落过程相关, 主要涉及 *MADS-box* 基因中控制果荚离层发育的 *SHP1/2* (*SHATTERPROOF1/2*) 和决定果荚发育的 *FUL* (*FRUITFULL*) 基因, 这些基因相互作用共同调节果荚发育。Fernandez et al (2000) 提出: *FUL* 负调控 *SHP* 达到平衡拟南芥果荚正常发育的效果。随后的研究中, 参与到拟南芥果荚离层 (separation layer) 发育的基因不止于此, *FUL* 和 *RPL* 共同发挥作用, 另外 *SH1*、*SH2*、*ALC* (*ALCATRAZ*)、*IND* (*INDEHISCENT*) 只在果荚离层表达, 这些基因还与离层形成有关, *FUL* 对其都有抑制作用, 而 *RPL* (*REPLUMLESS*) 则限制 *SH1/2* 在假隔膜 (replum) 中表达。最近, 在 *FUL*、*SHP*、*ALC* 和 *IND* 的上游发现的基因 *FIL* (*FILAMENTOUS FLOWER*)、

表 1 植物中调控落花落果的部分基因

Table 1 Some genes related to the flowering and deciduous in plants

植物 Plant	基因名称 Gene name	基因类型 Gene type	主要功能 Major function	参考文献 Reference
水稻 <i>Oryza sativa</i>	<i>SH4</i>	Myb3 家族 DNA 结合域蛋白 Myb3 family DNA binding domain protein	编码 1 个与 Myb3 同源功能的未知转录因子, 调节离层发育 Encoding an unknown transcription factor with Myb3 homologous function, regulating the development of the abscission layer	Li & Olsen, 2016; Yan et al, 2015
	<i>OsSH1</i>	YABBY 家族转录因子 YABBY family transcription factor	调节花梗离层发育 Regulation of abscission layer development	Lin et al, 2012
	<i>SH5</i>	同源异型结构域转录因子 Homologous domain transcription factor	调节离层细胞的形成和发育 Regulating the formation and development of stratified cells	Yoon et al, 2014
	<i>Ogsh4</i>	Myb3 家族 DNA 结合域蛋白 Myb3 family DNA binding domain protein	编码 DNA 结合域蛋白调节离层发育 Encoding DNA-binding domain proteins to regulate delamination development	Wang et al, 2014
	<i>Ogsh1</i>	YABBY 家族转录因子 YABBY family transcription factor	与种子落粒有关 Related to seed drop	Wang et al, 2014
陆地棉 <i>Cossypium hirsutum</i>	<i>GhBOP1</i>	NPR1 家族 NPR1 family	参与离层分化调 Participate in stratified differentiation regulation	常璟等, 2015
玉米 <i>Zea mays</i>	<i>ZmSh1</i>	YABBY 家族转录因子 YABBY family transcription factor	调控离层发育 Regulating the abscission layer development	Lin et al, 2012
	<i>sh1-1</i>	YABBY 家族转录因子 YABBY family transcription factor	调控离层发育 Regulating the abscission layer development	Lin et al, 2012
	<i>sh1-5.1</i>	YABBY 家族转录因子 YABBY family transcription factor	调控离层发育 Regulating the abscission layer development	Lin et al, 2012
高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	<i>SbSh1</i>	YABBY 家族 YABBY family	调控种子脱落 Regulating seed shedding	Lin et al, 2012
	<i>SpWRKY</i>	WRKY 家族转录因子 WRKY family transcription factor	调控种子落粒 Regulating seed shedding	Tang et al, 2013
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>SHP1/2</i>	<i>MADS</i> -box 转录因子 <i>MADS</i> -box transcription factor	调节果夹 DZ 分化和果实开裂 Adjusting fruit clip DZ differentiation and fruit cracking	Liljegren et al, 2009
番茄 <i>Solanum esculentum</i>	<i>SLMBP21</i>	<i>MADS</i> -box 转录因子 <i>MADS</i> -box transcription factor	参与花梗离层形成, 决定花柄离层分化 Participating in the formation of pedicels from the layers, determining the flower handle from the stratification	Nakano et al, 2012
	<i>MC</i>	<i>MADS</i> -box 转录因子 <i>MADS</i> -box transcription factor	与 jointless 形成异源二体, 结合靶位序列 CArG-box, 调节花梗离层分化 With the jointless form of heterodimer, binding to the target sequence CArG-box, regulating pedicel division	Nakano et al, 2012
	<i>MicroRNA1917</i>	Unclear	调节花器官离层形成 Adjusting the floral organ from the formation	王艳玲, 2017

注: 影响落花落果的基因大致有 *SHATTERING* 类基因和 *MADS*-box 基因。*SHATTERING* 类基因普遍存在于粮食作物(水稻、高粱、玉米等)和模式植物(拟南芥等)中, 这类基因主要以调控离层细胞的形成和发育为主。*MADS*-box 基因在大豆、拟南芥等荚果类植物中广泛存在, 这些基因主要被划分为几个大家族, 即 YABBY 家族、Myb3 家族、BEL1 家族、WRKY 家族 (Htun et al, 2014)。

Note: The genes affecting flower and fruit drop roughly are *SHATTERING* and *MADS*-box genes. *SHATTERING* genes are commonly found in food crops (rice, sorghum, maize, etc.) and model plants (*Arabidopsis thaliana* etc.), and these genes mainly regulate the formation and development of dendritic cells. The *MADS*-box genes widely exist in *Arabidopsis* and other pod plants, and these genes are mainly divided into several large families which are the YABBY family, the Myb3 family, the BEL1 family and the WRKY family (Htun et al, 2014).

YAB3 (*YABBY3*)、*JAG* (*JAGGED*) 共同促进它们的表达, 而基因 *FIL*、*YAB3* 和 *JAG* 又被 *RPL* 基因反馈抑制。*AS* (*ASYMMETRIC LEAVES*) 在不同部位的不同水平表达对果荚发育的作用也截然不同: 在果荚中过表达能抑制 *KNAT1/BP* 基因的作用; 在假隔膜中低水平表达, 对 *KNAT1/BP*、*RPL* 基因的抑制也随之降低, *KNAT1/BP*、*RPL* 协调作用, 共同影响假隔膜的发育。

4.3.3 大豆 大豆裂荚与器官脱落相似, 其 QTL 也不容忽视, 大豆裂荚的 QTL 已取得巨大进步, 直至 2014 年, Suzuki et al (2010)、Dong et al (2014) 和 Funatsuki (2014) 已报道了果荚开裂基因 *Pdh1* 和 5 个离区形成基因 *SHAT1-5*, 如图 1 所示。最早被定位于 16 染色体上的果荚开裂基因为 *Pdh1*, 来源于抗裂荚品种和易裂荚品种 PI 416937 的重组自交系群体, 基因 *Phd1* (Gm16 g25580) 位于 47 kb 基因组区域 (29,621-29,668 kb) 的上游 20 kb 处, 是造成大豆裂荚的基因, 主要由于单核苷酸突变 (A/T) 导致提前终止密码子的出现, 进而调节果荚开裂的大小。*Pdh1* 基因编码同源蛋白, 并在富含木质素的果荚壁内的厚壁组织中高度表达, 所以说基因 *Phd1* 能调节木质素合成和果荚的开裂。此外, Yamada et al (2009) 以种群抗裂荚品系 Harosoy × 易裂荚品系 Toyomu-sume F₂ 和 Kariyutaka × Wasekogane F₂ 两个群体为材料, 把裂荚相关 QTL 定位于 *qPDH1* 附近并解释了抗裂荚基因尽管遗传背景有所不同, 但 QTL 也定位于 *qPDH1* 附近, 产生这种结果, 最有可能是亲本为杂合基因, 子代表现出高裂荚性状所致, 裂荚抗性性状表现为近隐性性状, 主效 QTL 在 *qPDH1* 处。Dong et al (2014) 通过比较野生型和栽培型大豆之间的核苷酸遗传多样性, 其中两个基因 Gm04g39210 和 Gm16 g02200 在驯化过程中核苷酸多样性降低, 而且大豆种质在两个候选基因中没有遗传变异, Gm16g02200 与大豆荚果开裂相关的 QTL 重叠。遗传和功能分析表明, 被名为 *SHATTERING1-5* (*SHAT1-5*) 的 Gm16g02200 是拟南芥 *AtNST1/2* 的直系同源基因, 编码 NAC 结构域转录因子 (表 1)。基因表达和转基因互补分析的实验证实: *SHAT1-5* 通过增加其在纤维帽细胞 (Fiber Cap Cells, FCC) 中的自身表达来控制栽培大豆中的抗

裂荚表型。*SHAT1-5* 和 *Pdh1* 共同调节作物品种中的次生细胞壁增厚和抗落粒性 (Dong et al, 2014)。

4.3.4 荞麦 在蓼科荞麦属植物中, 岳鹏等 (2012) 将 SSR 引物成功用于甜荞遗传图谱的构建和种质资源和农艺性状 (如落粒性) 研究, 通过遗传作图表明: 落粒基因 *Sht1* 和 *Sht2* 分别与标记 S1182-1160 和 S1182-1048 紧密连锁, *Sht1* 和 *Sht2* 分子调控功能尚不清楚, 其他落粒基因也未被发现, 可以说荞麦属植物落粒性的研究相对匮乏, 需要进一步努力。

4.4 调控落花落果的部分基因

在多数植物中, 各基因形成一个调控网络而发挥作用, 这在植物中较为常见, 但也存在单独发挥作用的基因。常璟等 (2015) 发现陆地棉 *GhBOP1* 基因序列和拟南芥中 *BOP* 基因相似度较高; *GhBOP1* 在陆地棉根部优势表达, 是通过控制细胞离层区的细胞分化来实现的。*BOP1/2* 是重复功能冗余基因, 编码病程相关基因非表达因子的转录因子, 存在于大多数植物生殖器官尤其是花器官离层发育阶段, 只是在不同的植物离层处以不同的形式表达 (表 1), 拟南芥 (*BOP1/2*)、棉花 (*GhBOP1*) 和烟草 (*NtBOP2*), 尽管 *BOP1/2* 基因在以上植物中冗余, 但在大麦营养器官 (叶柄) 和生殖器官 (花序) 发育过程中却独立作用 (Jost et al, 2016)。

4.5 落花落果转录组分析

随着 2000 年模式植物拟南芥基因组测序完成, 在拟南芥 (Ogawa et al, 2009)、水稻 (Li & Olsen, 2016)、大豆 (Tucker et al, 2002) 等植物都有器官脱落或离层相关基因的序列分析, 相关基因序列都可在 NCBI Genbank 中查到。近年来, 研究者们着眼于荞麦花序、果实、叶和根等组织的转录组测序分析, 且发现了约 28 个不同的基因序列可能与花梗离层形成相关 (李雪等, 2015; 黄娟等, 2017)。RNA-seq 的应用也被广泛应用于其他植物, 如甜瓜成熟果实早期阶段果柄离层被 *MAD-box*、*AP2/ERF* 和 *Aux/IAA* 转录因子下调, *Homeobox*、*Zinc finger bZIP*、*WRKY* 等转录因子上调。而在后期调控阶段, 离层是被 *MYB* 转录因子上调, 所以甜瓜离层的前后期被不同基因调控。

Gao et al (2016) 先构建月季花三个时期 GM1、GM3、GM5 的花瓣离层部位的 cDNA 文库,后运用 Illumina 测序技术进行测序,建构出相应的转录本数据库,其次,对花瓣离层部位进行基因表达谱分析并筛选鉴定 2 571 个与脱落相关的转录本和响应脱落的基因 *RhIAA16*,不仅在离层部位表达,且在花朵其他部位如花瓣、花托、雄蕊、雌蕊等都能被检测到,其中在离层和雌蕊中表达量较高;在脱落发生的离层启动阶段表达量最高,离层启动后表达下调,足以说明 *RhIAA16* 基因与离层启动相关。

5 展望

有关花落果的研究主要是集中在模式植物拟南芥、粮食作物水稻、小麦、高粱 (Meir et al, 2010; Lin et al, 2012), 现在已扩展到其他作物中,以便解决如荞麦落粒 (Chen et al, 1998)、棉花脱铃 (常璟等, 2016)、大豆果角开裂 (Funatsuki et al, 2014) 等实际生产问题。在这些作物中,之前的研究主要集中在激素和酶对植物落花落果的生理调控,而对离层发育和落花落果的分子机制研究相对匮乏。对于植物器官脱落基因的序列全长和序列变异关系还不清楚。通过转录组测序、落粒相关基因的全长、表达规律、序列变异、形态解剖结构等方面,阐明落粒相关基因的变异规律及其与离层形成过程的关系,通过分子标记辅助育种,为克服落粒性问题和植物的起源与进化研究提供依据。人类有望在不久的将来在植物落花落果分子生物学研究上有新进展。所以,植物落花落果的分子生物学研究一方面将深化人们对其本质的认识,另一方面将为其在现代农业生产上的应用做出重要的贡献。

参考文献:

ADAMCZYK BJ, LEHTI-SHIU MD, FERNANDEZ DE, 2007. The MADS domain factors *AGL15* and *AGL18* act redundantly as repressors of the floral transition in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 50(6): 1007-1019.

ADDICOTT FT, LYNCH RS, CARNS HR, 1955. Auxin gradient theory of abscission regulation [J]. *Science*, 121

(3148): 644-645.

ALONSO-CANTABRANA H, RIPOLL JJ, OCHANDO I, et al, 2007. Common regulatory networks in leaf and fruit patterning revealed by mutations in the *Arabidopsis* *ASYMMETRIC LEAVES1* gene [J]. *Development*, 134(14): 2663-2671.

ARNAUD N, IRIN T, SOREFAN K, et al, 2010. Gibberellins control fruit patterning in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genes Dev*, 24(9): 2127-2132.

BAER J, TAYLOR I, WALKER JC, et al, 2016. Disrupting ER-associated protein degradation suppresses the abscission defect of a weak *hsl2* mutant in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 67(18): 5473-5484.

BAIRD LM, REID MS, WEBSTER BD, 1984. Anatomical and physiological effects of silver thiosulfate on ethylene-induced abscission in *Coleus* [J]. *J Plant Growth Regul*, 3(1-4): 217-225.

BAR-DROR T, DERMASTIA M, KLADNIK A, et al, 2011. Programmed cell death occurs asymmetrically during abscission in tomato [J]. *Plant Cell*, 23(4): 146-413.

BELFIELD EJ, RUPERTI B, RORERTS JA, et al, 2005. Changes in expansin activity and gene expression during ethylene promoted leaflet abscission in *Sambucus nigra* [J]. *J Exp Bot*, 56(413): 817-823.

BOWMAN JL, ESHED Y, BAUM SF, et al, 2002. Establishment of polarity in angiosperm lateral organs [J]. *Trend Gene*, 18(3): 134-141.

CAI S, LASHBROOK CC, 2008. Stamen abscission zone transcriptome profiling reveals new candidates for abscission control: enhanced retention of floral organs in transgenic plants overexpressing *Arabidopsis* ZINC FINGER PROTEIN2 [J]. *Plant Physiol*, 146(3): 1305-1321.

CAMPILLO ED, BENNETT AB, 1996. Pedicel break strength and cellulase gene expression during tomato flower abscission [J]. *Plant Physiol*, 111(3): 813-820.

CHANG J, JIN X, PANG JH, et al, 2015. Cloning of abscission zone development gene *Gossypium hirsutum* L. *GhBOP1* and preliminary analysis of its function [J]. *Acta Agric Boreal-Sin*, 30(3): 14-19. [常璟, 晋昕, 庞金环, 等, 2015. 陆地棉离层基因 *GhBOP1* 的克隆及其功能的初步分析 [J]. *华北农学报*, 30(3): 14-19.]

CHEN MK, HSU WH, LEE PF, et al, 2011. The MADS-box gene, *FOREVER YOUNG FLOWER*, acts as a repressor controlling floral organ senescence and abscission in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 68(1): 168-185.

CHEN QF, YEN C, YANG JL, 1998. Chromosome location of the gene for brittle rachis in the Tibetan weedrace of common wheat [J]. *Gene Resour Crop Evol*, 45(5): 407-410.

DONG Y, WANG YZ, 2015. Seed *SHATTERING*: from models to crops [J]. *Front Plant Sci*, 6(476): 476.

DONG Y, YANG X, LIU J, et al, 2014. Pod *SHATTERING* resistance associated with domestication is mediated by a *NAC* gene in *soybean* [J]. *Nat Comm*, 5(2): 1-11.

DOORN WGV, STEAD AD, 1997. Abscission of flowers and floral parts [J]. *J Exp Bot*, 48(4): 821-837.

- FERNANDE DE, HECK GR, PERRY SE, et al, 2000. The embryo MADS domain factor AGL15 acts postembryonically: inhibition of perianth senescence and abscission via constitutive expression [J]. *Plant Cell*, 12(2):183-197.
- FUNATSUKI H, SUZUKI M, HIROSE A, et al, 2014. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111(50): 17797-17802.
- GAO Y, LIU C, LI X, et al, 2016. Transcriptome profiling of petal abscission zone and functional analysis of an Aux/IAA family gene *RhIAA 16* involved in petal shedding in rose [J]. *Front Plant Sci*, 7(106): 1375-1388.
- GAO XX, LIU SC, ZHANG YB, et al, 2013. Progress in researches on the mechanism of abscission of plant organs [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 29(33): 17-21. [高欣欣, 刘少春, 张跃彬, 等, 2013. 植物器官脱落相关激素和酶的研究进展 [J]. *中国农学通报*, 29(33): 17-21.]
- GRAY WM, ESTELLE M, 2000. Function of the ubiquitin-proteasome pathway in auxin response [J]. *Trend Biochem Sci*, 25(3): 133-138.
- GREB T, CLARENZ O, SCHAFFER E, et al, 2003. Molecular analysis of the *LATERAL SUPPRESSOR* gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation [J]. *Gene Dev*, 17(9): 1175-1187.
- GUAN XX, 2015. Preliminary screening and functional identification of *ARFS* during tomato flower pedicel abscission [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [关晓溪, 2015. 番茄花柄脱落相关生长素响应基因 *ARFs* 的筛选及其功能的初步鉴定 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学.]
- HADFIELD KA, BENNETT AB, 1998. Polygalacturonases: many genes in search of a function [J]. *Plant Physiol*, 117(2): 337-343.
- HAN J, WANG YQ, 1999. Progress in researches on the mechanism of abscission of plant organs [J]. *Bull Bot*, 16(4): 405-410. [韩静, 王幼群, 1999. 植物器官脱落的机制及其研究进展 [J]. *植物学通报*, 16(4): 405-410.]
- HTUN TM, INOUE C, CHHOURN O, et al, 2014. Effect of quantitative trait loci for seed shattering on abscission layer formation in Asian wild rice *Oryza rufipogon* [J]. *Breed Sci*, 64(3): 199-205.
- HUANG J, DENG J, CHEN QF, 2017. Transcriptome analysis of *Fagopyrum* root and identification of genes involved in flavonoid biosynthesis [J]. *J Agric Sci Technol*, 19(2): 9-19. [黄娟, 邓娇, 陈庆富, 2017. 荞麦根的转录组学分析及黄酮合成基因的鉴定 [J]. *中国农业科技导报*, 19(2): 9-19.]
- INOUE C, HTUN TM, INOUE K, et al, 2015. Inhibition of abscission layer formation by an interaction of two seed-shattering loci, *sh4* and *qSH3*, in rice [J]. *Jpn J Gene*, 90(1): 1-9.
- ISHII T, NUMAGUCHI K, MIURA K, et al, 2013. *OsLG1* regulates a closed panicle trait in domesticated rice [J]. *Nat Gene*, 45(4): 462-465.
- JI H, KIM SR, KIM YH, et al, 2010. Inactivation of the CTD phosphatase-like gene *OsCPL1* enhances the development of the abscission layer and seed shattering in rice [J]. *Plant J*, 61(1): 96-106.
- JOST M, TAKETA S, MASCHER M, et al, 2016. A homolog of *Blade-On-Petiole 1/2* (*BOP1/2*) controls internode length and homeotic changes of the barley inflorescence [J]. *Plant Physiol*, 171(2): 1113-1127.
- KANDASAMY MK, MC KINNEY EC, DEAL RB, et al, 2005. *Arabidopsis ARP7* is an essential actin-related protein required for normal embryogenesis, plant architecture, and floral organ abscission [J]. *Plant Physiol*, 138(4): 2019-2032.
- KIM J, 2014. Four shades of detachment: Regulation of floral organ abscission [J]. *Plant Signal Behav*, 9(11): 40-45.
- KONISHI S, IZAWA T, LIN SY, et al, 2006. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication [J]. *Science*, 312(5778): 1392-1396.
- KUMPF RP, SHI CL, LARRIEU A, 2013. Floral organ abscission peptide *IDA* and its *HAE/HSL2* receptors control cell separation during lateral root emergence [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110(13): 5235-5240.
- LASHBROOK CC, GONZALEZ-BOSCH C, BENNETT AB, 1994. Two divergent endo-beta-1, 4-glucanase genes exhibit overlapping expression in ripening fruit and abscising flowers [J]. *Plant Cell*, 6(10): 1485-1493.
- LEERS A, SONEGO L, GREEN PJ, et al, 2006. Suppression of LX ribonuclease in tomato results in a delay of leaf senescence and abscission [J]. *Plant Physiol*, 142(2): 710-721.
- LEWIS MW, LESLIE ME, FULCHER EH, et al, 2010. The *SERK1* receptor-like kinase regulates organ separation in *Arabidopsis* flowers [J]. *Plant J*, 62(5): 817-828.
- LI LF, OLSEN KM, 2016. To have and to hold: selection for seed and fruit retention during crop domestication [J]. *Curr Top Dev Biol*, 119: 63-109.
- LI X, HUANG ZQ, JIANG J, et al, 2015. Screening of seed-holding gene in different buckwheat varieties [J]. *Guizhou Agric Sci*, 43(5): 19-23. [李雪, 黄志强, 姜君, 等, 2015. 不同荞麦品种落粒基因的筛选 [J]. *贵州农业科学*, 43(5): 19-23.]
- LI Z, MA J, SUI SZ, et al, 2014. Correlation research on the break strength, expansion protein activity and abscission layer growth of bud in wintersweet [J]. *J Beijing For Univ*, 36(1): 109-113. [李政, 马婧, 陆顺照, 等, 2014. 蜡梅花蕾脱落力、扩张蛋白活性与离层形成相关性研究 [J]. *北京林业大学学报*, 36(1): 109-113.]
- LILIGJEGERN SJ, DITTA GS, ESHED HY, 2000. *SHATTER-PROOF MADS*-box genes control seed dispersal in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 404(6779): 766-770.
- LIN Z, LI X, SHANNON LM, et al, 2012. Parallel domestication of the *SHATTERING1* genes in cereals [J]. *Nat Gene*, 44(6): 720-724.
- LU P, 2000. Chromosome karyotype analysis and location of the gene for brittle rachis in the Tibetan wheat [J]. *Tibetan J Agric Sci*, 22(2): 23-27.
- MCKIM SM, STENVIK GE, BUTENKO MA, et al, 2008. The *BLADE-ON-PETIOLE* genes are essential for abscission zone

- formation in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 135: 1537–1546.
- MCWILLIAM JR, 1980. Development and significance of seed retention in grasses [A]. Seed production [C]. Hebblethwaite PD. Ltd London: Butter worth-Heinman; 51–60.
- MEIR S, PHILOSOPH-HADAS S, SUNDARESAN S, et al, 2010. Microarray analysis of the abscission related transcriptome in the tomato flower abscission zone in response to auxin depletion [J]. *Plant Physiol*, 154(4): 1929–1956.
- MENG X, ZHOU J, TANG J, et al, 2016. Ligand-induced receptor-like kinase complex regulates floral organ abscission in *Arabidopsis* [J]. *Cell Rep*, 14(6): 1330–1338.
- MICHELI F, 2001. Pectin methylesterases: cell wall enzymes with important roles in plant physiology [J]. *Trend Plant Sci*, 6(9): 414–419.
- MOLINE HE, BOSTRACK JM, 1972. Abscission of leaves and leaflets in acer negundo and fraxinus americana [J]. *Am J Bot*, 59(1): 83–88.
- NAKANO T, KIMBARA J, FUJISAWA M, et al, 2012. *MACROCALYX* and *JOINTLESS* interact in the transcriptional regulation of tomato fruit abscission zone development [J]. *Plant Physiol*, 158(1): 439–450.
- OGAWA M, KAY P, WILSON S, et al, 2009. *Arabidopsis* dehiscence zone polygalacturonase1 (*ADPG1*), *ADPG2*, and *QUARTET2* are polygalacturonases required for cell separation during reproductive development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 21(1): 216–33.
- OKUSHIMA Y, MITINA I, QUACH HL, et al, 2005. Auxin response factor 2 (*ARF*)2: a pleiotropic developmental regulator [J]. *Plant J*, 43(1): 29–46.
- OUYANG J, JIANG JX, ZHANG TZ, et al, 2007. The function of Endo-1, 4- β -glucanase on plant cell growth and development [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 27(4): 4844–4851. [欧阳杰, 蒋建雄, 张天真, 等, 2007. 内切-1, 4-葡聚糖酶在植物细胞生长发育中的作用 [J]. *西北植物学报*, 27(4): 4844–4851.]
- PAN SJ, CHEN QF, 2010. Genetic mapping of common buckwheat using DNA, protein and morphological markers [J]. *Hereditas*, 147(1): 27–33.
- PARRA-LOBATO MC, GOMEZ-JIMENEZ MC, 2011. Polyamine-induced modulation of genes involved in ethylene biosynthesis and signalling pathways and nitric oxide production during olive mature fruit abscission [J]. *J Exp Bot*, 62(13): 4447–4465.
- PATHARKAR OR, WALKER JC, 2015. Floral organ abscission is re-regulated by a positive feedback loop [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112(9): 2906–2911.
- PATHARKAR OR, WALKER JC, 2016. Core mechanisms regulating developmentally timed and environmentally triggered abscission [J]. *Plant Physiol*, 172(1): 510–520.
- PATTERSON SE, BLEECKER AB, 2004. Ethylene-dependent and -independent processes associated with floral organ abscission in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 134(1): 194–203.
- PENG G, WU J, LU W, et al, 2013. A polygalacturonase gene clustered into clade E involved in lychee fruitlet abscission [J]. *Sci Hortic*, 150(2): 244–250.
- PINYOPICH A, DITTA GS, SAVIDGE B, et al, 2003. Assessing the redundancy of *MADS*-box genes during carpel and ovule development [J]. *Nature*, 424(6944): 85–88.
- ROBERTS JA, ELLIOTT KA, GONZALEZ-LARRANZA ZH, et al, 2002. Abscission dehiscence and other cell separation processes [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 53(1): 135–158.
- ROLDAN MVG, PERILLEUX C, MORIN H, et al, 2017. Natural and induced loss of function mutations in *SUMBP21 MADS*-box gene led to *jointless-2* phenotype in tomato [J]. *Sci Rep*, 7(1): 4402–4411.
- PORTER KB, 1959. The inheritance of shattering in wheat 1 [J]. *Agron J*, 51(3): 173–177.
- SCHUMACHER K, SCHMITT T, ROSSBERG M, 1999. The lateral suppressor (*LS*) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96(1): 290–295.
- SEXTON R, ROBERTS JA, 1982. Cell biology of abscission [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 33(33): 133–162.
- SHAO YX, 2007. Overview of plant organ shedding and delamination formation [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 9(9): 9–12. [邵月霞, 2007. 植物器官脱落与离层形成概述 [J]. *现代农业科技*, (9): 9–12.]
- SORMACHEV I, GOLOVNINA K, VAVILOVA V, et al, 2015. *Q* gene variability in wheat species with different spike morphology [J]. *Gene Resour Crop Evolu*, 62(6): 1–16.
- STENVIK GE, TANDSTAD NM, GUO Y, et al, 2008. The epip peptide of *infl* orescence deficient in abscission is sufficient to induce abscission in *Arabidopsis* through the receptor-like kinases HAESA and HAESA-like2 [J]. *Plant Cell*, 20(7): 1805–1817.
- SUN FD, FENG NJ, ZHENG DF, et al, 2016. Effects of plant growth regulators S3307 and DTA-6 on physiological metabolism and GmAC of soybean pods [J]. *Sci Agric Sin*, 49(4): 657–666. [孙福东, 冯乃杰, 郑殿峰, 等, 2016. 植物生长调节剂 S3307 和 DTA-6 对大豆荚的生理代谢及 GmAC 的影响 [J]. *中国农业科学*, 49(4): 657–666.]
- SUNDARESAN S, PHILOSOPH-HADAS S, RIOV J, et al, 2015. Abscission of flowers and floral organs is closely associated with alkalization of the cytosol in abscission zone cells [J]. *J Exp Bot*, 66(5): 1355–1368.
- SUZUKI M, FUJINO K, NAKAMOTO Y, et al, 2010. Fine mapping and development of DNA markers for the *qPDH1* locus associated with pod dehiscence in soybean [J]. *Mol Breed*, 25(3): 407–418.
- TANG H, CUEVAS HE, DAS S, et al, 2013. Seed shattering in a wild sorghum is conferred by a locus unrelated to domestication [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110(39): 15824–15829.
- TALOR JE, WHITELAW CA, 2001. Signals in abscission [J]. *New Phytol*, 151(2): 323–339.
- TANG L, CHEN QF, 2017. Study on the peduncle articulation anatomy of *Fagopyrum* plants [J]. *Henan Agric Sci*, 46(10): 49–53. [唐链, 陈庆富, 2017. 荞麦属植物花梗关

- 节解剖结构研究 [J]. 河南农业科学, 46(10): 49-53.]
- TUCKER ML, WHITELAW CA, LYSENKO NN, et al, 2002. Functional analysis of regulatory elements in the gene promoter for an abscission-specific cellulase from bean and isolation, expression, and binding affinity of three TGA-type basic leucine zipper transcription factors [J]. *Plant Physiol*, 130(3): 1487-1496.
- UEDA J, MIYAMOTO K, HASHIMOTO M, 1996. Jasmonates promote abscission in bean petiole explants: Its relationship to the metabolism of cell wall polysaccharides and cellulase activity [J]. *J Plant Growth Regul*, 15(4): 189-195.
- WANG H, SUN X, YUE YL, et al, 2014. Association mapping of flower and pod abscission with SSR markers in northeast spring sowing soybeans [J]. *Soil Crop*, 3(1): 32-40. [王欢, 孙霞, 岳岩磊, 等, 2014. 东北春大豆花荚脱落性状与 SSR 标记的关联分析 [J]. 土壤与作物, 3(1): 32-40.]
- WANG JE, QIU DF, ZHANG ZJ, 2017. The progress and prospect of rice shattering [J]. *Hubei Agric Sci*, 56(14): 2601-2604. [王继恩, 邱东峰, 张再君, 2017. 水稻脱粒性的研究进展及展望 [J]. 湖北农业科学, 56(14): 2601-2604.]
- WANG M, YU Y, HABERER G, et al, 2014. The genome sequence of African rice (*Oryza glaberrima*) and evidence for independent domestication [J]. *Nat Genet*, 46(9): 982-988.
- WANG XQ, XU WH, MA LG, et al, 2006. Requirement of *KNAT1/BP* for the development of abscission zones in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Integr Plant Biol*, 48(1): 15-26.
- WANG YJ, SCARTH R, CAMPBELL GC, et al, 2005. Inheritance of seed shattering in interspecific hybrids between *Fagopyrum esculentum* and *F. homotropicum* [J]. *Crop Sci*, 45(2): 693-697.
- WANG YL, 2017. Study of molecular mechanism of *MicroRNA1917* mediating tomato pedicel abscission [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [王艳玲, 2017. *MicroRNA1917* 调控番茄花柄脱落的分子机制研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学.]
- WHITELAW CA, GONZALEZ-CARRANZA ZH, SWARUP R, 2002. Temporal and spatial expression of a polygalacturonase during leaf and flower abscission in oilseed rape and *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 128(2): 534-543.
- WU J, WANG F, CHENG L, et al, 2011. Identification, isolation and expression analysis of auxin response factor (ARF) genes in *Solanum lycopersicum* [J]. *Plant Cell Rep*, 30(11): 2059-2073.
- XU Y, SUN XH, SUN X, et al, 2015. QTL mapping of flower and pod abscission and pod number per plant in soybean [J]. *Soil Crop*, 4(2): 71-76. [徐琰, 孙晓环, 孙霞, 等, 2015. 大豆花荚脱落及单株荚数的 QTL 定位 [J]. 土壤与作物, 4(2): 71-76.]
- YAMADA T, FUNATSUKI H, HAGIHARA S, et al, 2009. A major QTL, *qPDH1*, is commonly involved in shattering resistance of soybean cultivars [J]. *Breed Sci*, 59(4): 435-440.
- YAN H, MA L, WANG Z, et al, 2015. Multiple tissue-specific expression of rice seed-shattering gene *SH4* regulated by its promoter *pSH4* [J]. *Rice*, 8(1): 12-21.
- YANG TJ, LEE S, CHANG SB, et al, 2005. In-depth sequence analysis of the tomato chromosome centromeric region: Identification of a large CAA block and characterization of pericentromere retrotransposons [J]. *Chromosoma*, 114(2): 103-117.
- YOON J, CHO LH, KIM SL, et al, 2014. The BEL1-type homeobox gene *SH5* induces seed shattering by enhancing abscission-zone development and inhibiting lignin biosynthesis [J]. *Plant J Cell Mol Biol*, 79(5): 717-728.
- YUAN R, CARBAUGH DH, 2007. Effects of NAA, AVG, and 1-MCP on ethylene biosynthesis, preharvest fruit drop, fruit maturity, and quality of golden supreme and golden delicious apples [J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 42(1): 101-105.
- YUE P, HUANG KF, CHEN QF, 2012. Inheritance of shattering habit, acute achene, and red stem of common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) [J]. *Henan Agric Sci*, 41(1): 28-31. [岳鹏, 黄凯丰, 陈庆富, 2012. 普通荞麦落粒性、尖果和红色茎秆的遗传规律研究 [J]. 河南农业科学, 41(1): 28-31.]
- ZHANG L, 2013. Functional characterization of two shattering and yield related genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [张兰, 2013. 小麦落粒性与产量性状相关基因功能鉴定 [D]. 北京: 中国农业科学院.]
- ZHANG L, XUE JA, YU HQ, et al, 2012. The expression and function study of pectin methylesterase genes which regulate and control the petal falling in *Arabidopsis* [J]. *J Plant Physiol*, 48(4): 350-358. [张莉, 薛金爱, 于浩泉, 等, 2012. 调控拟南芥花瓣脱落的果胶甲酯酶基因表达和功能分析 [J]. 植物生理学报, 48(4): 350-358.]
- ZHENG LY, WEI X, ZHOU K, et al, 2016. Identification of a rice chromosome segment substitution line Z481 carrying a major gene for seed shattering and mapping of *SH6* (*t*) [J]. *Chin Sci Bull*, 61(7): 748-758. [郑丽媛, 魏霞, 周可, 等, 2016. 携带主效落粒基因的水稻染色体片段代换系 Z481 的鉴定及 *SH6(t)* 定位 [J]. 科学通报, 61(7): 748-758.]
- ZHOU Y, LU D, LI C, 2012. Genetic control of seed shattering in rice by the *APETALA2* transcription factor shattering abortion1 [J]. *Plant Cell*, 24(3): 1034-1048.
- ZHU WY, ZHU Z, YANG DW, et al, 2008. Mapping of *SH1*, A dominant gene controlling seed shattering using SSR markers in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 24(8): 84-87. [朱文银, 朱镇, 杨德卫, 等, 2008. 一个水稻落粒性基因 *SH1* 的 SSR 标记定位 [J]. 中国农学通报, 24(8): 84-87.]
- ZHU ZC, 2014. Genetics analysis and gene mapping of rice grain filling hybrid rice [J]. *Hybrid Rice*, 29(1): 62-66. [朱子超, 2014. 水稻落粒性的遗传分析和基因定位 [J]. 杂交水稻, 29(1): 62-66.]