

单性结实的分子研究进展

涂冬萍¹, 马小军^{1,2*}, 莫长明³, 潘丽梅³, 冯世鑫³, 黄杰⁴

1. 中国医学科学院 北京协和医学院药用植物研究所, 北京 100193

2. 中国医学科学院药用植物研究所云南分所, 云南 景洪 666100

3. 广西药用植物园, 广西 南宁 530023

4. 广西中医药大学, 广西 南宁 530001

摘要: 单性结实是人们获得无籽果实的有效途径之一, 刺激性单性结实和单性结实品种的获得是目前行之有效的办法。基因单性结实植株具有可稳定遗传、结实率高、品质高、无畸形果、无籽果实等优势。针对单性结实的相关基因和蛋白进行综述, 为转基因工程提供参考依据。

关键词: 单性结实; 分子机制; 无籽果实; 转基因工程; 赤霉素

中图分类号: R282.1 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2014)20-3034-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2014.20.028

Research progress on molecules of parthenocarpy

TU Dong-ping¹, MA Xiao-jun^{1,2}, MO Chang-ming³, PAN Li-mei³, FENG Shi-xin³, HUANG Jie⁴

1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China

2. Yunnan Branch of Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Jinghong 666100, China

3. Guangxi Botanical Garden of Medicinal Plants, Nanning 530023, China

4. Guangxi University of Chinese Medicine, Nanning 530001, China

Abstract: Parthenocarpy is an effective way for people to get seedless fruit, and to obtain the spicy parthenocarpic and parthenocarpic varieties is an effective method. The gene parthenocarpic plants have the advantage of genetic stability, high seed setting rate, high quality, no deformity fruit, seedless fruit, etc. This article reviews the parthenocarpy related genes and proteins to provide the references for genetic engineering.

Key words: parthenocarpy; molecular mechanism; stenospermocarpy; transgenic engineering; gibberellin

无籽果实给人们的生产和生活带来了很大的方便和经济效益, 主要通过单性结实、三倍体和败育基因获得。单性结实是指不经过授粉和受精而发育成果实, 是一种产生无籽果实或空瘪种子果实现象, 是产生无籽果实的理想方法之一。刺激性单性结实是指受到刺激而产生无籽果实, 天然的单性结实无需传粉或别的刺激。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射线处理花粉和通过三倍体等获得单性结实果实。人工诱导的机制是人工增加子

房内生长促进物质, 消除或对抗生长抑制物质的作用, 形成有利于子房发育的激素比例, 从而完成果实的生长和成熟过程^[1]。

目前大量的研究集中于用生长调节剂诱发非单性结实品种单性结实, 但激素诱导存在不能稳定遗传、难以控制浓度、容易产生畸形果、费时、费工、生产成本高等缺点, 有的内在品质也下降, 难以达到商品规格, 大范围应用还存在很多困难。如陈俊伟等^[2]用赤霉素(GA)诱导的无籽核枇杷由于不同浓度的GA处理后果实中的蔗糖代谢酶、己糖代谢

收稿日期: 2014-04-25

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目“罗汉果质量改进和综合开发利用”(2011BAI01B03); 国家自然科学基金资助项目“罗汉果甜苷V代谢关键酶基因CS和CAS功能的研究”(81373914)

作者简介: 涂冬萍(1986—), 女, 博士生, 研究方向为药用植物遗传育种、分子生药学。Tel: 15994323392 E-mail: fairytdp@163.com

*通信作者 马小军 Tel: 13501187416 E-mail: mayixuan10@163.com

酶和山梨醇脱氢酶等的活力均低于正常有核果,果实糖代谢酶活力下降,甜度随之下降。然而,基因工程的单性结实可以弥补这些不足。基因单性结实植株具有可稳定遗传、结实率高^[3]、品质高^[4]、无畸形果、无籽果实等优势^[5]。随着分子技术的发展,单性结实的分子研究和基因工程成为研究热点。人们对于单性结实中的基因变化及转基因植株越来越关注,本文就单性结实的相关基因、蛋白和其他分子进行综述。

1 单性结实相关基因

据报道单性结实(parthenocarpic fruit, pat)基因突变增加了胚珠发育中GA的量而导致番茄单性结实^[6],吲哚乙酸单加氧酶(indole acetic acid monooxygenase, iaaM)或水解酶(indole acetic acid Hydrolase, iaaH)基因的胚珠特异性表达影响生长素生物合成导致单性结实^[7],因此获得单性结实的茄子^[8]、烟草^[9]和番茄^[10],而番茄中的吲哚-3-乙酸基因(auxin/indole-3-acetic 9, IAA9)^[11]和生长素应答因子(auxin response factor 7, ARF7)^[12]的沉默、生长素应答因子(auxin response factor 8, ARF8)基因的突变也可诱导出单性结实^[13],许多证据表明转基因是获得单性结实品系和单性结实果实的有效途径^[14-18]。另外,在研究中发现单性结实植株中83%基因无显著差异,只有17%显著改变,其中一些基因调控细胞壁、激素(尤其是生长素)代谢和反应、糖类和脂类代谢。在转基因单性结实果实中还观察到脂质转移蛋白表达上调和几个吲哚-3-乙酸(IAA)和乙烯(ETH)相关基因的差异表达^[19]。尽管一些脂肪酸、氨基酸以及其他代谢物有差异,但基本代谢分布保持不变。通过转入单性结实相关基因已成功获得的中药如橙子^[5]、茄子^[3]、黄瓜^[18]及草莓^[9]等无籽果实。

1.1 赤霉素相关基因

1.1.1 赤霉素合成酶及氧化酶基因 研究结果表明,发育中子房的内源性GA是控制果实的单性结实发育的限制因素。GA是生长素对坐果产生影响的媒介,番茄的坐果取决于GA的量,子房中GA量增加导致了GA20氧化酶(gibberellin 20 oxidase, GA20ox)代谢活性增加,其转录水平也同比增长^[20-21]。体外GA的应用^[21]和编码生长素生物合成酶基因^[3]的异位表达以及子房生长素的积累增强了番茄中编码GA生物合成酶古巴焦磷酸合成酶(Cuba pyrophosphate synthase, CPS)及

GA20氧化酶GA20ox1、GA20ox2基因的转录水平,诱导了番茄坐果。生长素极性运输抑制剂1-萘氨甲酰苯甲酸(NPA)诱导了GA生物合成基因的转录,使子房含有较高的GA,获得单性结实果实。且在NPA诱导植株中发现子房中CPS和GA20ox1的转录水平也产生了变化^[22]。

1.1.2 单性结实基因 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^[23],其单性结实的遗传受这些隐性基因控制。其中pat-2基因突变增强了未授粉子房GA20氧化酶的活性,导致更高的活性GA前体GA20合成^[24],GA20在未授粉子房的积累,增加了子房中GA的量,诱导单性结实^[25]。pat-2单性结实的生长依赖于多胺并通过腐胺精氨酸脱羧酶(ADC)和鸟氨酸脱羧酶(ODC)的生物合成途径,pat-2通过腐胺ODC途径激活了多胺生物合成,使未授粉子房精胺的量升高,子房中活性GA浓度升高^[26]。除了单性结实,pat基因会导致雄性花器官畸变,且伴随着很大程度的雌性不育。在pat突变体花期前,子房生长被触发,影响着花器官特征与发育^[27]。

1.1.3 响应基因 研究表明引入ARF8转录物会影响内源性ARF8和抑制果实触发相关因子的功能。番茄SIARF8的cDNA的分离表明其序列保守,可以控制番茄果实开始发育。在实验中发现拟南芥ARF8基因与番茄ARF8基因的cDNA从同一基因产生,在长短上仅有5bp的差异,较小的cDNA是剪接变体。拟南芥的gAtARF8-4在转基因番茄的表达导致单性结实果实的数目和大小显著增加,增加gAtARF8-4的转录水平可进一步增强番茄单性结实果实发育和大小^[28]。

1.2 生长素相关基因

1.2.1 iaaM基因 iaaM基因编码一种色氨酸单加氧酶,产生吲哚乙酰胺,然后通过化学或酶促转化为生长素IAA,参与了生长素的合成。Rotino等^[7]将驱动胚珠及子房基因的特异表达的启动子DefH9与iaaM基因融合,导入茄子,获得100%的单性结实座果率,果实无籽,产品质量得到了提高。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。RT-PCR分析表明,DefH9-iaaM基因在果实发育后期表达,促进生长素IAA在子房、胚珠和组织中合成,DefH9-iaaM转基因茄子具有果实生产效率高、产品质量好和无籽等优势。到目前为止iaaM基因已被用于番茄^[7]、

及中药覆盆子^[29]、茄子^[3]、黄瓜^[18]、草莓^[9]等植物单性结实, DefH9-iaaM 也用于驱动单性结实果实发育^[10,30], 而其改良基因 DefH9-RI-iaaM 翻译效率较低, 与 DefH9-iaaM 相比产生 IAA 能力稍弱, 它的使用避免了果实的畸形, 具有更大的优势^[30-31]。

1.2.2 生长素沉默作用 (auxin cum silencing action, Aucsia) 基因家族 Molesini 等^[32]研究发现了参与坐果调控的基因家族 Aucsia, 在单性结实番茄花蕾中差异表达。其中 2 个番茄 Aucsia 基因编码了 53 个氨基酸长的肽段, 均在子房表达并在授粉之后大幅下调。该基因普遍表达, 并在花蕾前优先表达。Aucsia 基因参与了涉及生长素调节过程, Aucsia 沉默的植株中花芽的生长素水平增加, 根部生长素运输降低, 表现出单性结实。实验发现, RNA 干扰介导的 Aucsia 基因抑制能导致单性结实果实发育并使开花前的花蕾中总 IAA 量增加 100 倍。Aucsia 同源基因存在于 2 个绿藻中, 并且编码的多肽的区别仅在于 16 个氨基酸长度区域和富含赖氨酸的羧基末端区。由于其序列高度保守, 在其他被子植物中也有。该基因在 2 种绿藻 chlorophytes 和 streptophytes 中存在, 它们是绿色植物的主要分支, 提示 Aucsia 基因在多细胞生物和陆地定植之前已存在于绿色植物中。

1.3 乙烯

在单性结实番茄子房中乙烯生物合成和信号基因均较高表达^[33], 番茄子房转录组分析也揭示了从花到果实的发育过程中有大量的乙烯相关基因发生变化^[31,34]。这些基因包括了乙烯生物合成及信号转导通路基因。果实发育后乙烯生物合成下调, 而其下调与子房的休眠状态的解除有关^[33]。在这方面, 乙烯与生长素和 GA 可能是对立的, 因为它可以防止授粉前子房生长。而 Laura 等^[35]通过微阵列分析发现在单性结实坐果中有 758 个基因差异表达, 在这些基因中检测到细胞周期相关基因、上调的合成 GA 和乙烯的关键基因, 而开花是最不同的阶段, 是大多数的基因被调控的关键点。但在单性结实中, 花期到坐果是一个短的过渡阶段, 此间, 高浓度的 GA 导致单性结实果实发育, 并且乙烯可能模仿授粉信号, 诱导植物生长素在子房和果实发育中合成。

1.4 细胞分裂素 (cytokinin, CTK) 相关基因

1.4.1 异戊烯基转移酶 (isopentenyl transferase, ipt) 基因 ipt 基因是细胞分裂素生物合成关键酶。毛自朝等^[4]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, 并将嵌合基因经农杆菌介导转入番茄基因组中, GUS 组织化学活性分析表明转基因果实中细胞分裂素的量增加, 种子发育停滞, 胎座组织增厚, 形成了单性结实番茄, 果实采摘后的储藏保鲜时间延长了 1~2 周。

1.4.2 CTK 生物合成的其他基因 比较单性结实与非单性结实番茄果实发现, CTK 相关基因在控制坐果时转录水平并没有显著差异^[31,33], 但在调控番茄果实发育中发挥了重要作用, 尤其是细胞分裂, CTK 核苷和 ipt 浓度及 CTK 生物合成基因 SIPT3、SIPT4、SIPT6、SIPT8 的转录水平在开花期较高, 随后立即下降。与此相反, CTK 生物合成基因 SIPT1、SIPT2 及细胞色素 (cytochrome, CYP) SICYP735A2 的转录水平在开花后增加, CTK 信号转导途径在果实发育的细胞分裂期被激活^[36]。在未授粉的番茄子房中应用合成 CTK 如氯吡脘, 可诱导单性结实, 该果实由于减少了果皮细胞要比授粉果实稍小^[37-38]。

1.5 其他基因

除此之外, 与单性结实相关的基因还有从单性结实的苹果品种 Raelme 克隆出的 MdPI 基因 (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)^[39]、子房特异启动子 TPRP 和农杆菌的 root locus B (RolB) 基因、拟南芥生长素结合蛋白 (auxinbinding protein 1, APB1) 基因及与细胞周期相关基因^[9,40]。另外, 研究者对参与单性结实番茄果实发育的早期基因进行鉴定, 检测到 212 个转录表达差异, 其中 65 个基因功能未知, 几个差异表达基因具有同源性, 都通过蛋白酶体参与蛋白运输, 与蛋白质降解基因有关, 而这些进程分别对生长素细胞运输和信号传导至关重要。其中新陈代谢基因 47 个, 涉及酶与初级代谢的作用如磷脂、碳水化合物和氨基酸代谢; 未知功能基因 65 个, 参与次级代谢酶如亚精胺合成酶和 ODC 的基因编码, 参与多胺生物合成途径。新陈代谢中有编码钼辅因子生物合成途径酶 sulfurase 蛋白的基因^[41], 是醛氧化酶 (aldehyde oxidase, AOs) 翻译后活化和黄嘌呤脱氢酶 (xanthine dehydrogenase, XDH) 必需的^[42]。在植物中, AOs 多基因家族对吡啶-3-乙醛和脱落酸具有广泛底物特异性, 作用于生长素和脱落酸生物合成^[43]。随后, 利用 cDNA 芯片技术比较了高度单性结实和单性结实能力很低的梨品种在开花前的基因表达谱, 发现一些类苯基丙烷相关基因和光合

相关基因表达存在显著差异,因此推测这些基因可作为单性结实梨育种中 DNA 标记的候选基因。

2 单性结实相关蛋白

2.1 生长素/吲哚-3-乙酸(AUX/IAA)蛋白

AUX/IAA 蛋白是介导植物对生长素反应的转录调节因子,为功能获得的拟南芥突变等位基因^[44],由 IAA9 基因编码的生长素信号是由转录因子 AUX/IAA 和 ARF 家族介导并由 F-box 受体蛋白感知的,生长素只要与受体结合,AUX/IAA 通过蛋白酶体泛素化使蛋白降解。如在传粉和受精后,生长素通过与其受体运输抑制剂响应蛋白 1 (transport inhibitor response protein 1, TIR1) 结合发挥作用,通过 SCFTIR1 泛素连接酶复合物促进 AUX/IAA 蛋白质的降解。在这过程中 AUX/IAA 和 ARF 相互作用形成复合物,再加上潜在的其他未知的蛋白质形成监管复合物,直接阻断目标基因的转录,控制果实发育的起始。同时还可通过防止 ARF8 充当转录激活因子,抑制生长素信号和作用^[45-46],影响生长素的生物合成,促发果实和种子的发育。因此监管复合物的不稳定或其功能减少及 ARF8 异常转录会导致果实启动基因转录抑制的减少或丧失,导致单性结实果实生长。在没有 AUX/IAA9 时,ARF8 与额外信号和活化剂一起刺激早期生长素反应基因的表达,启动果实生长发育^[28]。

2.2 DELLA 蛋白

DELLA 属于 GRAS 核转录调节因子家族,负向调节 GA 信号途径,并抑制植物生长发育。DELLA 蛋白抑制生长和响应激素信号增殖,是植物生殖器官适度表达的转录产物,是生殖器官大小的关键调节因子,对确保最佳的受精很重要,在反义 SIDElla 植物水平显著降低。GA 与其受体结合后,与 DELLA 蛋白发生互作,并通过 26S 蛋白酶体将 DELLA 降解,从而解除 DELLA 对植物发育的抑制作用^[47]。DELLA 通过与不同的转录因子互作,调控下游基因的表达。番茄 SIDElla 参与 GA 介导的花器官大小的控制和 GA 信号的组成性激活。SIDElla 沉默或突变的植物显示出单性结实。SIDElla 沉默对 GA20ox mRNA 的积累变化有显著影响,在某些品系中几乎能完全阻断 SIGA20ox1 诱导,在反义 SIDElla 中 GA3ox 水平下调。研究表明,果实中 SIDElla 的消耗激活了响应于高 GA 水平相同的反馈机制。在研究番茄单性结实中发现,SIDElla 基因是番茄果实发育过程中生长

抑制剂,SIDElla 的耗佳能克服生长停滞。反义 SIDElla 工程植株中,SIDElla 表达降低,果实果皮纵轴和横轴的活化细胞伸长,绕过 2 期(授粉后)的细胞分裂,因此果实与野生型相比更小而细长,表明 SIDElla 通过抑制果实细胞增殖起作用。因此,DELLA 蛋白是实现单性结实果实可能的生物技术工具^[48-49]。

2.3 查耳酮合成酶(chalcone synthase, CHS)

黄酮类化合物是花粉发育和花粉管生长所必需的,在植物繁殖中有重要作用。Lee 等^[50]通过 RNA 干扰介导抑制类黄酮途径的第一个基因,即 CHS 基因,抑制类黄酮生物合成途径,获得了单性结实番茄。在 CHS RNAi 植物中,总黄酮量、CHS1 和 CHS2 的转录水平以及 CHS 酶活力均比相应的野生型低,且所有强 CHS 沉默番茄品系均发育出单性结实番茄。

3 基因工程单性结实的品质研究

生长素一直被认为是果实发育尤其是单性结实中最重要的内源激素^[51],许多植物单性结实的子房中生长素浓度很高。外源细胞分裂素对苹果、橘子和番茄等的座果和果实发育有重要作用且花后果实生长时期常伴随着细胞分裂素浓度的最高峰值出现。因此,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及影响合成和转化的基因可诱导单性结实。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^[7]将 DefH9 启动子与 iaaM 基因融合导入茄子;Mezzetti 等^[29]将 DefH9-iaaM 基因转入草莓;Pamdolfini 等^[3]将 DefH9-RI-iaaM 转入番茄;Rotino 等^[9]将 TPRP-F1-RolB 基因转入番茄和草莓,均获得了单性结实品种。白吉刚等^[40]将拟南芥生长素结合蛋白基因(APB1)转入黄瓜,毛自朝等^[4]将番茄果实专一性启动子(2A12)和农杆菌(C58)Ti 质粒上的 ipt 基因经农杆菌介导转入番茄,罗赛男等^[5]将 defh9-iaaM 转入橙中,均成功获得了单性结实现果,果实结实率高、品质好、无畸形果。这些单性结实果实具有与常规品种相同的形状,大小相等或更大,无籽。另外,DefH9-iaaM 无籽番茄果实中 β -胡萝卜素量增高。实验表明转基因番茄果实显示出非常小的变化,在种的变异范围内。该转基因品系单果质量下降,但果实数量增加,因此单株产量与非转基因品系无显著差异。另外,DefH9-iaaM 基因在蔷薇

科表达具生物活性,增加了每株植物的花序数,显著增加果实的生产率。DefH9-iaaM 基因融合,在胚珠中特异表达,促进生长素的合成,赋予了茄子、番茄、烟草、草莓和覆盆子单性结实果实发育。转基因 DefH9-iaaM 茄子和番茄表现出坐果率提高,成果的质量增加^[52]。

4 结语

单性结实作为获得无籽果实的手段之一已成为现今的研究热点,除许多园艺单性结实果实如枇杷^[53]、葡萄^[54]等外,通过激素诱导已获得许多单性结实果实中药,如山楂^[55-56]、芒果^[57]、佛手^[58]等,但由于不能稳定遗传、难以控制浓度、易产生畸形等缺点,无法应用到实际生产中。然而,基因工程的单性结实可以弥补这些不足。基因单性结实植株具有可稳定遗传、结实率高、品质高、无畸形果、无籽果实等优势,如通过转入单性结实相关基因到植株中获得的中药有茄子、黄瓜、草莓、覆盆子、橘子、橙子、苹果等,果实药材高产稳产,节约去籽成分,分级和品质得到提高,提高中药利用率,降低生产成本,如覆盆子由于无籽,风味更佳,且降低了加工的成本。目前,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植物单性结实的机制仍不十分清楚,单性结实的遗传规律和单性结实机制特别是分子机制还未有定论,尤其对果实类中药材中单性结实的分子研究仍较少,对于基因工程在中药材育种和种植中的应用还需要科研工作者进一步深入研究,为果实类药材如枸杞、罗汉果、山茱萸等的无籽果实的获得提供途径和依据,提高药物的利用和经济效益。

此外,当前对转基因单性结实植株研究主要集中于诱导单性结实的方法及结实的外观品质等方面,而对产品的内在品质的变化研究较少。现今社会对于转基因植物的认识还不深刻,民众对转基因食物还存在很多不解,既没有成熟的研究能证明转基因植物可以大范围的应用于市场,也没有确实的证据证明转基因食品对人类的危害,因此,在进行转基因植物研究的同时应加强转基因食物的安全性研究,以保障食品和药品安全性。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,有关植物单性结实调控机制的研究必将获得更多分子水平的支持,同时也为果实单性结实的生产提供更为充足的理论依据,进一步揭

开转基因食物神秘的面纱,使转基因研究更好、更安全地为人类服务。

参考文献

- [1] 顾均. 单性结实 [J]. 生物学通报, 1991(10): 4-5.
- [2] 陈俊伟, 冯建君, 秦巧平, 等. GA3 诱导的单性结实“宁海白”白沙破怕糖代谢的研究 [J]. 园艺学报, 2006, 33(3): 471-476.
- [3] Pandolfini T, Rotino G L, Camerini S, *et al.* Optimisation of transgene action at the post-transcriptional level: high quality parthenocarpic fruits in industrial tomatoes [J]. *BMC Biotechnol*, 2002, 2: 1-11.
- [4] 毛自朝, 于秋菊, 甄伟, 等. 果实专一性启动子驱动 ipt 基因在番茄中的表达及其对番茄果实发育的影响 [J]. 科学通报, 2002, 47(6): 444-448.
- [5] 罗赛男, 邓子牛, 钟晓红, 等. 用单性结实基因 defH9-iaaM 转化糖橙的研究 [J]. 湖南农业大学学报, 2008, 34(2): 177-181.
- [6] Mariano F, Karina P, Fernando N, *et al.* Role of gibberellins in parthenocarpic fruit development induced by the genetic system pat-3/pat-4 in tomato [J]. *Physiol Plantarum*, 2001, 111(4): 545-550.
- [7] Rotino G L, Perri E, Zottini M, *et al.* Genetic engineering of parthenocarpic plants [J]. *Nat Biotechnol*, 1997, 15: 1398-1401.
- [8] Donzella G, Spena A, Rotino G L. Transgenic parthenocarpic eggplants: superior germplasm for increased winter production [J]. *Mol Breed*, 2000, 6: 79-86.
- [9] Spena A, Saedler H, Sommer H, *et al.* Methods for producing parthenocarpic or female sterile transgenic plants and methods for enhancing fruit setting and development: US, 09/331359 [P]. 2002-11-19.
- [10] Ficcadenti N, Sestili S, Pandolfini T, *et al.* Genetic engineering of parthenocarpic fruit development in tomato [J]. *Mol Breed*, 1999, 5: 463-470.
- [11] Wang H, Jones B, Li ZG, *et al.* The tomato Aux/IAA transcription factor IAA9 is involved in fruit development and leaf morphogenesis [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2676-2692.
- [12] de Jong M, Wolters-Arts M, Feron R, *et al.* The *Solanum lycopersicum* auxin response factor 7 (SlARF7) regulates auxin signaling during tomato fruit set and development [J]. *Plant J*, 2009, 57: 160-170.
- [13] Goetz M, Hooper L C, Johnson S D, *et al.* Expression of aberrant forms of auxin response pactor 8 stimulates parthenocarpic in arabidopsis and tomato [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145: 351-366.

- [14] 刘迪, 李群, 李冠. IAA合成关键基因 *iaaM* 研究进展 [J]. 生物技术, 2008(2): 87-90.
- [15] Martinelli F, Uratsu Sandra L, Reagan Russell L, *et al.* Gene regulation in parthenocarpic tomato fruit [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3873-3890.
- [16] Cecchetti V, Maddalena I M, Giovanna S, *et al.* ROX1, a gene induced by rolB, is involved in procambial cell proliferation and xylem differentiation in tobacco stamen [J]. *Plant J*, 2007, 49(1): 27-37.
- [17] Vardi A, Levin I, Carmi N. Induction of seedlessness in citrus: From classical techniques to emerging biotechnological approaches [J]. *J Am Soc Horticult Sci*, 2008, 133(1): 117-126.
- [18] Yin Z, Malinowski R, Ziolkowska A, *et al.* The DefH9-*iaaM*-containing construct efficiently induces parthenocarpy in cucumber [J]. *Cell Mol Biol Lett*, 2006, 11: 279-290.
- [19] Martinelli F, Uratsu S L, Reagan R L, *et al.* Gene regulation in parthenocarpic tomato fruit [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3873-3890.
- [20] Marti C, Orzaez D, Ellul P, *et al.* Silencing of DELLA induces facultative parthenocarpy in tomato fruits [J]. *Plant J*, 2007, 52: 865-876.
- [21] Serrani J C, Fos M, Atarés A, *et al.* Effect of gibberellin and auxin on parthenocarpic fruit growth induction in the cv Micro-Tom of tomato [J]. *J Plant Growth Regul*, 2007, 26: 211-221.
- [22] Talon M, Zacarias L, Primo-Millo E. Gibberellins and parthenocarpic ability in developing ovaries of seedless mandarins [J]. *Plant Physiol*, 1992, 99: 1575-1581.
- [23] Lukyanenko A N. Parthenocarpy in tomato [A]. Kalloo G. *Genetic Improvement of Tomato, Monographs on Theoretical and Applied Genetics 14* [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1991.
- [24] Rebers M, Kaneta T, Kawaide H, *et al.* Regulation of gibberellin biosynthesis genes during flower and early fruit development of tomato [J]. *Plant J*, 1999, 17: 241-250.
- [25] Mariano F, Fernando N, Jose L. The gene *pat-2*, which induces natural parthenocarpy, alters the gibberellin content in unpollinated tomato ovaries [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122: 471-479.
- [26] Mariano F, Karina P, David A, *et al.* Polyamine metabolism is altered in unpollinated parthenocarpic *pat-2* tomato ovaries [J]. *Plant Physiol*, 2003, 131: 359-366.
- [27] Mazzucato A, Taddei A R, Soressi G P. The parthenocarpic fruit (*pat*) mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sets seedless fruits and has aberrant anther and ovule development [J]. *Development*, 1998, 125: 107-114.
- [28] Marc G, Lauren C, Susan D, *et al.* Expression of aberrant forms of auxin response factor 8 stimulates parthenocarpy in arabidopsis and tomato [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145: 351-366.
- [29] Bruno M, Lucia L, Tiziana P, *et al.* The DefH9-*iaaM* auxin-synthesizing gene increases plant fecundity and fruit production in strawberry and raspberry [J]. *BMC Biotechnol*, 2004, 4: 1-10.
- [30] Maestrelli A, Lo Scalzo R, Rotino G L, *et al.* Freezing effect on some quality parameters of transgenic parthenocarpic eggplants [J]. *J Food*, 2003, 56: 285-287.
- [31] Wang H, Schauer N, Usadel B, *et al.* Regulatory features underlying pollination-dependent and-independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling [J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 1428-1452.
- [32] Molesini B, Pandolfini T, Rotino G L, *et al.* AUCSIA gene silencing causes parthenocarpic fruit development in tomato [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149: 534-548.
- [33] Vriezen W H, Feron R, Maretto F, *et al.* Changes in tomato ovary transcriptome demonstrate complex hormonal regulation of fruit set [J]. *New Phytol*, 2008, 177: 60-76.
- [34] Pascual L, Blanca J M, Cañizares J, *et al.* Transcriptomic analysis of tomato carpel development reveals alterations in ethylene and gibberellin synthesis during *pat3/pat4* parthenocarpic fruit set [J]. *BMC Plant Biol*, 2009, 9: 1-18.
- [35] Laura P, Blanca J M, Joaquin Cañizares, *et al.* Transcriptomic analysis of tomato carpel development reveals alterations in ethylene and gibberellin synthesis during *pat3/pat4* parthenocarpic fruit set [J]. *BMC Plant Biol*, 2009, doi: 10.1186/1471-2229-9-67.
- [36] Srivastava A, Handa A K. Hormonal regulation of tomato fruit development: a molecular perspective [J]. *J Plant Growth Regul*, 2005, 24: 67-82.
- [37] Antognozzi E, Famiani F, Proietti P, *et al.* Effect of CPPU treatment on fruit anatomical structure and quality in *Actinidia deliciosa* [J]. *Acta Hort*, 1997, 444: 459-465.
- [38] Patterson K J, Mason K A, Gould K S. Effects of CPPU (*N*-(2-chloro-4-pyridyl)-*N'*-phenylurea) on fruit growth, maturity, and storage quality of kiwifruit [J]. *NZJ Crop Hort Sci*, 1993, 21: 253-261.
- [39] Yao J, Dong Y, Morris B A. Parthenocarpic apple fruit production conferred by transposon insertion mutations in a MADS-box transcription factor [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(3): 1306-1311.

- [40] 白吉刚, 宋 明, 刘佩瑛, 等. 生长素结合蛋白 cDNA 的克隆及其在黄瓜中的表达 [J]. 植物学通报, 2002, 19(6): 705-709.
- [41] Mendel R R, Hansch R. Molybdoenzymes and molybdenum cofactor in plants [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53: 1689-1698.
- [42] Wollers S, Heidenreich T, Zarepour M, *et al*. Binding of sulfurated molybdenum cofactor to the C-terminal domain of ABA3 from *Arabidopsis thaliana* provides insight into the mechanism of molybdenum cofactor sulfuration [J]. *J Biol Chem*, 2008, 283: 9642-9650.
- [43] Molesini B, Rotino G L, Spena A, *et al*. Expression profile analysis of early fruit development in iaaM parthenocarpic tomato plants [J]. *BMC Res Notes*, 2009, 2: 143.
- [44] Wang H, Jones B, Li Z G, *et al*. The tomato Aux/IAA transcription factor IAA9 is involved in fruit development and leaf morphogenesis [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2676-2692.
- [45] Leiser O. Dynamic integration of auxin transport and signalling [J]. *Curr Biol*, 2006, 16: 424-433.
- [46] Dharmosiri N, Estelle M. Auxin signaling and regulated protein degradation [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 302-308.
- [47] 张 彤, 赵 琳, 赵建刚, 等. 植物 DELLA 蛋白的功能及其在大豆中的研究 [J]. 大豆科学, 2011, 30(5): 874-879.
- [48] Cristina M, Diego O, Philippe E, *et al*. Silencing of DELLA induces facultative parthenocarpy in tomato fruits [J]. *Plant J*, 2007, 52: 865-876.
- [49] Fuentes S, Ljung K, Sorefan K, *et al*. Fruit growth in *arabidopsis* occurs via DELLA-dependent and DELLA-independent gibberellin responses [J]. *Plant Cell*, 2012, 24: 3982-3996.
- [50] Lee T H, Kato T, Kanayama Y, *et al*. The role of indole-3-acetic acid in vertase in the development of melon (*Cucumis melon* L. cv. Prince) fruit [J]. *J Jap Soc Hort Sci*, 1997, 65: 723-729.
- [51] Schijlen E G W M, de Vos C H R, Martens S, *et al*. RNA interference silencing of chalcone synthase, the first step in the flavonoid biosynthesis pathway, leads to parthenocarpic tomato fruits [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144: 1520-1530.
- [52] Mezzetti B, Landi L, Pandolfini T, *et al*. The defH9-iaaM auxin-synthesizing gene increases plant fecundity and fruit production in strawberry and raspberry [J]. *BMC Biotechnol*, 2004, 4: 1-10.
- [53] 邓英毅, 杨晓红, 李道高, 等. GA3 诱导枇杷无核的组织解剖学观察 [J]. 果树学报, 2009, 26(3): 409-413.
- [54] 吴伟民, 钱亚明, 赵密珍, 等. 赤霉素对魏可葡萄无核果实的诱导效果及对品质的影响 [J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2010(3): 38-39.
- [55] 李永泽, 郁鲁玲. 山楂单性结实现象的探讨 [J]. 烟台果树, 1995(3): 3-4.
- [56] 韦宝田, 郭太君, 王 铭, 等. 伏山楂花粉败育和赤霉素刺激单性结实的实验研究 [J]. 特产科学实验, 1986(2): 11-14.
- [57] 武洪霞, 马蔚红, 王松标, 等. 植物生长调节剂诱导芒果无胚果技术研究 [J]. 广西农业科学, 2007, 38(5): 553-555.
- [58] 李润萍, 徐盛生, 曲卫东. 激素处理促进佛手瓜坐果的效果 [J]. 中国蔬菜, 1995(6): 33-34.