

研究论文

Research Article

植物落粒性状研究进展

罗汝叶^{1,2}, 巩鹏涛^{2,3}

1. 贵州大学生命科学学院, 贵阳, 550025
2. 海南省农作物分子育种重点实验室, 三亚, 572025
3. 东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 哈尔滨, 150040

✉ 通讯作者: gpt321@gmail.com; ✉ 作者

豆科基因组学与遗传学, 2011年, 第2卷, 第1篇 DOI: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0001

收稿日期: 2010年12月05日

接受日期: 2010年12月24日

发表日期: 2010年12月27日

这是一篇采用《Creative Commons Attribution License》进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

建议引用格式:

Luo and Gong, 2011, Research Progress of Seed-Shattering Habit in Plants, Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), Vol.2 No.1 pp.1-13 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0001) (罗汝叶等, 2011, 植物落粒性状研究进展, 豆科基因组学与遗传学(online), Vol.2 No.1 pp.1-13 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0001))

摘要 落粒性(shattering)是作物栽培和育种中的重要农艺性状, 植物中落粒性状的驯化是人类文明史上重要成就之一。本文综述了双子叶及单子叶植物中的落粒性机制;以及影响落粒性的主要因素(形态学、解剖学特征, 环境因素及遗传因素), 并重点综述了这两类植物中落粒性的遗传机制, 对今后的研究方向做了简要的展望。

关键词 落粒性状; 裂荚; 离层; 裂荚区; 数量性状位点

Research Progress of Seed-Shattering Habit in Plants

Ruye Luo^{1,2}, Pengtao Gong^{2,3}

1. College of Life Science, Guizhou University, Guiyang, 550025
2. Haide Institute of Tropical Agricultural Resources, Sanya, 572025
3. Alkali Soil Natural Environmental Science Center, The Northeast Forestry University, Harbin, 150040

✉ Corresponding author, gpt321@gmail.com; ✉ Authors

Abstract Seed-shattering is one of the most important traits in crop cultivation and breeding, Domestication of non-shattering crop lines is one of the greatest achievements of human civilization. This review summarized the mechanisms, and the major factor (anatomical traits and morphological characters, environmental factors and heritability) of shattering, and focused on the advances in Genetic mechanism of shattering. The paper provides a brief perspective for the future research in this important area.

Keywords Seed-shattering habit, Pod dehiscence, Abscission layer, Dehiscence zone, QTLs

植物的一个显著特征就是其器官(花器官、叶片、成熟或未成熟的果实、种子等)能够脱落。对于植物本身来说, 器官的脱落是其生命过程中的重要生理现象, 对物种的繁殖和传播有重要的生物学意义, 但是很多植物(如小麦(*Triticum aestivum* L.)、水稻(*Oryza sativa* L.)、芝麻(*Sesamum indicum* L.)、大豆(*Glycine max* L.)、油菜(*Brassica campestris* L.)等)的果实脱落以及荚裂后种子的落粒在农业生产中会给农民造成严重的损失。

相对于野生品种来说, 大多数作物的栽培品种对种子的脱落是高度抗性的, 但是落粒(shattering)现象

在一些植物中仍然存在着。如果延迟收割的话, 会由于落粒而造成大量的损失。随着科学技术的快速发展, 现在的农业生产中许多地方都是采用机械收割种子, 但是机械收割会由于机械的物理影响造成严重的损失, 所以通过增加种子的落粒抗性来减少损失是非常必要的。

单子叶植物与双子叶植物的果序以及每个果实的形状和结构都不相同。因此, 许多人认为它们种子脱落的物理机制差异非常明显。然而, 在单子叶植物及双子叶植物中落粒的发生都与离层的发育有关。因此, 在落粒性机制多样化的不同品种中, 可能存

在解剖学、生理学以及遗传学方面存在着相似性(Kadkol et al., 1989)。近年来,越来越多的学者在不同的植物中对落粒性进行研究,如水稻(*Oryza sativa* L.) (Ji et al., 2010; Qin et al., 2010)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.) (Liljegren et al., 2004; Ogawa et al., 2009; Sorefan et al., 2009)、油菜(*Brassica campestris* L.) (Kadkol, 2009)以及大豆(*Glycine max* L.) (Tsuchiya, 1987; Suzuki et al., 2010)等,并在解剖学特征及遗传学基础方面取得了一定的成果(Rajani and Sundaresan, 2001)。

1 植物落粒抗性的进化

在许多植物中,落粒抗性已经成为驯化早期非常明显的结果。除人为的选择外,不落粒植物的种子被收获并重新播种,落粒抗性在驯化过程中能够自主进化。落粒抗性在野外环境中可能是一个适应性缺点,因此,物种进化后落粒性减少的植物被认为是依赖于人为的种植而生存。

在某些情况下,半落粒性在植物的生存中扮演着非常重要的角色。例如,在埃塞俄比亚草本植物燕麦和黑麦中,一些种子脱落并散播到地上,而留在植物上的种子被收割并在下个季节中被作为栽培作物种植。这些植物在形态上模仿栽培作物,使得农民很难将它们从栽培作物中鉴定出来,因而适应了被收获和重新播种。这表明在一些物种中,落粒抗性是驯化的结果,而不是通过人类有目的地选择的结果。对于一些具有很长栽培历史的牧草品种黑麦草属(*Lolium*)和近属牛茅草(*Festuca*)和鸭茅(*Dactylis glomerata*)来说,尽管它们的落粒程度已经减少了并且种子保留水平也很高,但是其中只有少部分是通过人类有意识的育种和选择而来的。这可能为落粒抗性驯化过程中的自然选择提供了进一步的证据。目前水稻种植的目标不是种植不易落粒的或者容易落粒的品种,而最佳的落粒程度要借助于水稻育种中的标记辅助选择系统(MAS)来进行选择,现在普遍认为最佳的落粒程度是中度落粒。而大多数品种的落粒程度在一定程度上依赖于收获的形式(Qin et al., 2010)。

小麦祖先种子的脱落首先是通过穗轴的降解以及后来每个小穗分离而完成的。小麦野生品种和栽培品

种间的一个重要的解剖学差异可能是由穗轴的脆性程度不同而产生的(Kadkol et al., 1989)。例如,在小麦二倍体栽培种(*T. monococcum*)中,穗轴是非常坚实的,只有在打谷的时候才会脱落。在它的野生品种(*T. boeoticum*)中,穗在成熟后降解并散播出种子。四倍体栽培种 *T. dicoccum* 和它的野生祖先 *T. dicoccoides* 之间也存在着相似的差异。小麦进化过程中的另一个重要的变化就是从具有顽强护颖的相对未开发的四倍体以及六倍体进化为自由脱粒的品种(Zohary, 1969)。已经有报道表明 *Q* 基因与六倍体以及某些四倍体小麦中的这一变化相关联(Mac Key, 1954; Muramatsu, 1986)。然而, Kerber 和 Rowland (1974)认为 D 基因组中出现了分离基因 *Tg* 控制植物自由脱粒的特性。

双子叶植物朝着不裂荚的方向进化和谷类作物朝着减少落粒性进化的趋势是相似的。例如,在一些豆科植物的进化中,豆荚果皮结构的改变、厚壁细胞层在数量上及方位上的大量变化以及中果皮木质化程度变低,这些转变已经导致了主动裂荚机制的丢失并且进化出不裂荚的品种。豆荚背部缝合线上维管束帽的厚度和长度以及豆荚壁的厚度与裂荚程度呈负相关,其在大豆进化过程中朝着裂荚程度减小的方向发展(Tiwari and Bhatia, 1995)。在十字花科的一些种(如油菜、拟南芥)中也具有相同的不裂荚的进化趋势,这些不裂荚植物果实的结构不形成离层组织。

2 落粒性机制

植物的落粒性状导致收获过程中大量的损失,基本上在所有植物中都普遍存在着落粒性状。然而,其在不同的植物(如双子叶植物及单子叶植物中)中发生机理可能不同,在植物中所表现的相关特征也各不相同。最初的植物进化过程中,落粒性状对种子的散播起了非常重要的作用,其对物种的生存至关重要。因此,自然选择使果实的解剖学及形态学朝着落粒性及荚裂性方向发展。

2.1 脱落及开裂

落粒性的一个普遍特征就是植物的个别种子或者单位种子(小麦及大麦的小穗)能够从植株上脱落,或长角果(油菜的长荚果)以及大豆的豆荚裂开散播出种

子。这种果实脱落和开裂是借助于离层细胞发育的机械性减弱进行的。就像在谷类及草本植物中一样, 离层在果实及穗轴的附着区发生; 在豆荚及长荚果植物中, 离层是在果实活瓣的连接区产生的。

Burson 等(1983)对草本植物 *Paspalum notatum*、*P. dilatatum*、*Panicum colpratum* 和 *P. maximum* 进行研究, 表明了落粒过程中离层的个体发生和作用。离层在孕穗期早期的小穗与穗轴的附着区域开始发育, 并且在孕穗期的最后阶段经过开花期而发育完全。开花期 13 d 后, 离层的中间薄层裂解, 细胞分散以及维管束断裂引起了脱落组织中空隙的形成, 导致穗的脱落。然而, 在一些禾本科植物中, 落粒性状似乎不依赖于脱落组织的发育。例如, 在藨水草 (*Phalaris aquatica*) 中, 穗轴镶嵌在两个护颖压缩后的基底间, 护颖发育并且干燥变硬, 导致小穗轴的断裂以致小穗的脱落, 而在小穗轴中没有脱落组织 (McWilliam, 1980)。

由于油菜角果的中央出现了隔膜(replum), 隔膜将果皮包裹着两个小室分开, 果皮边缘与隔膜连接的地方发育成裂荚区(Dehiscence zone DZ)。裂荚区的细胞最后开始退化并且弱化了果皮间、瓣间以及隔膜间的结合。细胞的凝聚力的损失仅在裂荚区发生并且是由于中间薄层的降解引起的(Spence et al., 1996)。

2.2 主动裂荚机制

双子叶植物的角果失水后通过主动或者被动的裂荚机制而开裂。主动裂荚是角果失水后由一个内置机制产生的压力最终导致裂荚的过程, 这个过程的发生不需要借助于外界的力量。而在被动裂荚中, 离层组织的发育增加了果实脱落性状的发生, 这完全是由外部力量的影响而不是内置机制引起的裂荚(如果皮上不产生拉力)。

在拟南芥中, 裂荚机制主要分为四个主要的步骤 (Rajani and Sundaresan, 2001)。(1)由 *SHP1/SHP2* 基因控制的长角果瓣边缘(valve margin)的裂荚区在长角果受精之后开始分化。(2)果实脱水后瓣膜层内部与裂荚区发生木质化、细胞层木质化并且瓣的外层细胞收缩使得果实产生拉力。(3) *ALC* 基因在瓣膜边缘与假隔膜之间启动裂荚区细胞的一个子集(如非木质化细胞(NLC)层)分化, 随后形成一个非木质化

的边界。因为在 *alc* 突变体中裂荚区细胞的木质化程度没有发生改变, 所以木质化与非木质化细胞层的分化可能是两个独立发生的事件。在 *alc* 突变体的相同位置细胞发生生态型木质化, 如果要阻止非木质化细胞层细胞的木质化, 研究细胞的特征要比研究细胞的位置更加重要。(4)非木质化细胞层最后经过自溶和细胞壁的降解(这些降解可能是经过细胞壁降解酶而引起的)。当这些细胞降解之后, 果实中存在的拉力辅助瓣膜从假隔膜上分离开来使得种子散播。

在主动裂荚中, 果皮拉力的产生是由于果实瓣的厚壁细胞在特定的方位上分化的结果。在蚕豆及羽扇豆中, 外果皮由厚壁细胞组成, 在方向上与内果皮的厚壁细胞层相反。这两个果皮在方向上都与荚的众轴线成 45°角。然而, 与细胞轴相关的微纤维的方位在内果皮及外果皮中都是相同的, 因为在这两个果皮层中, 细胞轴的方位不一样。所以, 干燥后这两个细胞层在方位上的最大收缩程度不一样。不同的收缩使豆荚产生拉力, 这个拉力防止瓣附着于脱落层。瓣弯曲并且爆炸性地裂开(Fahn and Zohary, 1955)。在大豆(Monsi, 1942)、亚麻籽(Holden, 1956)及芝麻(Ashri et al., 1964)中可能存在着相同的机制。Christiansen 等(2002)对大豆豆荚的在成熟过程中的不同阶段的背部和腹部的缝合线横切面进行显微镜观察, 发现大豆的裂荚区(dehiscence zone, DZ)和十字花科裂荚区功能相当。这表明豆科作物的裂荚机制可能与十字花科作物的裂荚机制相似。

3 影响落粒性的相关因素

落粒性是很多作物都具有的一个重要特征, 在最初的生长过程中, 落粒性使种子可以分散到环境中, 保证种子物种的繁殖, 但是在生产中如果不能及时收获种子, 会导致大量的种子丢失, 给种子生产带来一定的困难。然而, 导致落粒的因素很多, 目前普遍认为主要有三个因素: (1)植物果序及荚果的解剖结构; (2)环境因素; (3)遗传因素。

3.1 与落粒抗性相关的解剖学及形态学特征

许多作物中落粒抗性的变化被认为是与果实中果序落粒区的解剖学特征及植物中的某些形态学特征的变化相联系。这些解剖学特征通常有助于落粒区变

坚实, 促使落粒减少。双子叶植物和单子叶植物由于果实的形态结构不相同, 所以它们与落粒性相关的解剖学特征可能也不相同。

3.1.1 单子叶植物落粒性相关的解剖学特征

大多数现代的栽培作物(除水稻外)的品种的穗柄处没有产生离层, 因此, 大都对落粒具有高度的抗性(McWilliam, 1980)。而在水稻中, 离层仍然存在, 甚至在抗落粒的水稻栽培品种中仍然具有一个不完全发育的离层。而在不同品种中离层的形态各不相同。也有一些不落粒的品种不含有离层, 在易落粒的品种中, 离层在果皮与维管束之间发育而成(Ji et al., 2006) (图 1)。落粒的抗性程度可能与维管束及离层间厚壁组织的厚度呈正相关。在 *Zizania aquatica* 野生品种中, 穗轴中的离层促使它脱落, 但是落粒抗性的发生是由于离层细胞不能够溶解与分裂而产生的(Hanten, 1975)。

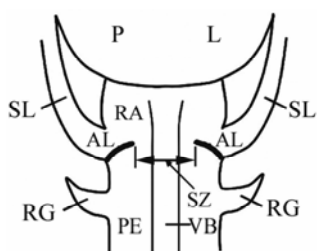


图 1 具有离层的水稻穗柄示意图(Ji et al., 2006)

Figure 1 Schematic of rice pedicel showing abscission layer

注: P: 内稃(palea); L: 外稃(lemma); RA: 小穗轴(rachila); SL: 护颖(sterile lemma); AL: 离层(abscission layer); SZ: 支撑区域(supporting zone); RG: 已退化的护颖(rudimentary glume); VB: 维管束(vascular bundle); PE: 穗轴(pedicel)

Note: P: Palea; L: Lemma; RA: Rachila; SL: Sterile lemma; AL: Abscission layer; SZ: Supporting zone; RG: Rudimentary glume; VB: Vascular bundle; PE: Pedicel

水稻落粒性被认为是由位于护颖和花梗间的接合处离层(abscission layer, AL)的形成以及后来的中间薄层和细胞壁的降解而引起的(Patterson, 2001; Roberts et al., 2002)。离层大约是在抽穗前 16~20 d 幼穗为 5~30 mm 时形成的(Jin, 1986), 当种子成熟后, 离层的细胞降解, 增加了谷粒从母体中脱落的机会。和落粒程度呈反比的穗轴抗张强度(BTS)在抽穗后 10~20 d 后减弱(Ji et al., 2010)。Qin 等(2010)等用一个来自于容易落粒的品种‘Samgang’和适度落粒的品种‘Nagdong’杂交后的双单倍体系(doubled haploid line, DHL)种群来观察了落粒及不落粒品种

的果实中的离层的发育(图 2)。结果在‘Samgang’中出现了离层, 在‘Nagdong’的穗柄组织中观察到部分离层。他们认为落粒性不仅仅是由离层控制的, 离层在穗柄组织中所处的区域和位置只是影响落粒程度的因素之一。

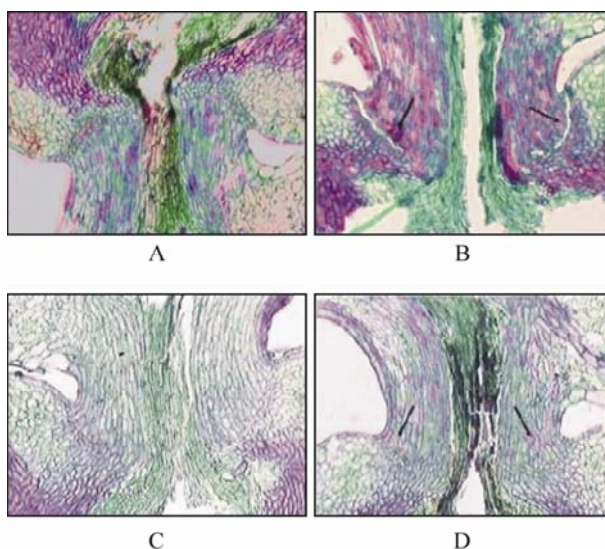


图 2 易落粒和不易落粒的水稻穗柄离层解剖图(Qin et al., 2010)
注: A 和 B 分别表示亲本‘Samgang’和‘Nagdong’的穗轴组织中的离层(AL); C 和 D 分别表示一个易落粒品系和一个不易落粒品系中穗轴的离层(AL); 图中的黑色箭头表明出现了离层(AL)

Figure 2 Schematic of the AL in pedicel tissues of easy shattering line and difficult shattering line

Note: A and B showed the AL in pedicel tissues for parents ‘Nagdong’ and ‘Samgang’, respectively; C and D showed the AL in pedicel tissues of an easy shattering line and a difficult shattering line, respectively; The black arrows indicated the presence of AL

3.1.2 双子叶植物落粒性相关的解剖学特征

在一些豆科植物及其它双子叶植物中, 同时存在着离层和主动裂荚机制, 落粒抗性是与位于缝合线处离层的损失或主动裂荚机制相联系的, 或者与两者都有关系。

Tsuchiya 等(1987)在大豆(*Glycine max* L.)中对落粒的以及抗落粒性的品种的豆荚形状和大小与落粒性状之间的关系进行研究。发现除了抗性品种中豆荚厚度/豆荚宽度比易裂荚的品种大之外, 其他因素(如豆荚长度、宽度、厚度、弯曲度、豆荚壁的厚度等)在这两个品种中没有多大的区别。Calson (1973)

认为直接引起裂荚的原因是由于豆荚内部厚壁层的细胞水分丢失后产生的拉力。在百脉根(*Lotus corniculatus*)中, 豆荚的解剖学特征对裂荚起了非常重要的作用。其裂荚被认为主要是由果皮中细胞方位的改变(如豆荚的不等位膨胀和收缩), 以及中果皮的少量木质化而引起的(Repkova and Hofbauer, 2009)。

油菜果实和拟南芥具有相似的结构, 都是由两个融合的雌蕊叶组成的雌蕊受精后发育成为长角果(Bowman et al., 1999)。*B. napus* 的荚果由两个瓣组成, 在其发育末期, 荚果的两个瓣由一个条带连接, 长角果完全成熟后, 两个瓣向两个方向伸展(Child et al., 2003)。甘蓝型油菜(*Brassica napus*)荚果的开裂与裂荚区中充满胶质的中间薄片的退化有关。裂荚是因为薄的荚皮存在一个裂荚区域, 此区域的部分细胞分开, 最后由于拉力的作用使荚果开裂(Child et al., 2003)。Summer 等认为抗裂荚能力很可能与荚皮结构或裂荚区域相关而不是与荚的大小相关(Summers et al., 2003)。Kadkol 等(1986)报道了油菜中离层是由荚果薄壁和非木质化的细胞构成, 存在于易裂荚品种的长角果缝合线处, 而在抗裂荚的品种中没有离层的存在(图 3)。

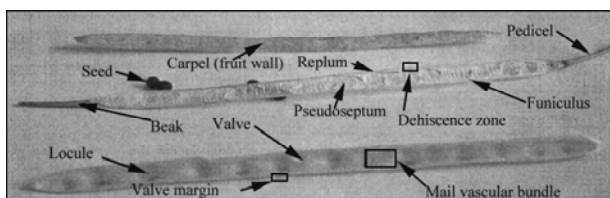


图 3 *B. napus* 荚果的结构特征(Agius et al., unpublished)
Figure 3 Structural features of a *B. napus* pod

Wagstaff 等(2009)将拟南芥的长角果壁的发育分为 4 个阶段: 第一: 绿色角果的成熟阶段(开花期后 10 d); 第二: 50%的角果变黄阶段(开花期后 20 d); 第三: 100%的角果变黄阶段(开花期后 22 d); 第四: 角果完全成熟并在裂荚点脱水阶段(开花期后 24 d)。通过显微镜观察发现, 长角果壁或瓣包含有三个由外部和内部表皮联系的叶肉层, 但是与内表皮相邻的是一层特殊的细胞, 他们具有非常厚的壁, 然后分化成为内果皮。当角果完全伸长后, 内表皮细胞开始降解, 并且内果皮的细胞壁已经开始变厚。内表皮细胞的分解和死亡持续到开花期后 22 天(第三阶段), 内

表皮层只出现在两层紧贴的细胞壁上, 不具有可见的细胞质内容物。内果皮持续加厚到第四阶段, 也就是在裂荚之前, 然后细胞壁层出现裂开的现象。拟南芥的两个瓣(valve)包裹着种子并在内部沿着角果与假隔膜(replum)相连, 当果实发育后假隔膜向外发展, 果实成熟后瓣从假隔膜上分开散播出种子(Dinny et al., 2005)。长角果裂荚是在一系列与瓣边缘形成的裂荚区相关的协调事件下发生的(Rajani and Sundaresan, 2001)。裂荚区(Dehiscence zone, DZ)是瓣与假隔膜分离的边缘区域, 由瓣边缘的离层与木质化层组成(图 4)。离层(separation layer)是夹在假隔膜侧边的相对较大的薄层细胞层与一组在瓣边缘的木质化细胞间的一条不稳定的非木质化细胞条带(Ferrandiz, 2002)。瓣边缘的木质化层是与瓣木质化的内部亚表皮层相连接, 在成熟后长角果中产生拉力使瓣从假隔膜上和离层裂开, 离层的中间薄层通过水解酶使细胞壁的支持力减而被分开(Spence et al., 1996)。目前的研究表明拟南芥中的裂荚区(DZ)在长角果裂开的过程中起着非常重要的作用, 同在离层的发育以及内部亚表皮层的转录网络中也起着非常重要的作用(Tan et al., 2009)。在芝麻中, 落粒抗性可能与缝合线处的中果皮的发育相关。

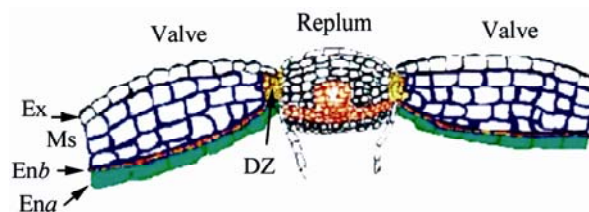


图 4 假隔膜(replum)与瓣(valve)区域的横切面示意图(Rajani and Sundaresan, 2001)

注: Ex: 外果皮; Ms: 中果皮; Ena, Enb: 内果皮层; V: 假隔膜维管系统; DZ: 在假隔膜和瓣的边界线处形成的裂荚区

Figure 4 Schematic representation of transverse section at the replum valve region

Note: The exocarp (Ex), mesocarp (Ms), the two endocarp layers Ena and Enb, and the replum vasculature (V) are shown. The mardehiscence zone (DZ) forms at the valve replum boundary

3.1.3 影响落粒性的形态学特征

人们在一些植物中已经发现落粒抗性与植物的形态特征相关(如果序的密度以及主干上的主要枝条的角度)((Kadkol et al., 1989))。在小麦中, 落粒抗性与外颖的木质化以及果序的紧凑性相关联

(Chang, 1943)。

油菜中的落粒抗性被认为与长角果中瓣的厚度相关(Rai et al., 1959)。而 Jonsson 等(1968)在油菜中观察到落粒抗性与植物的某种形态特征间只有很低的相关性。Kadkol 等(1984)报道了大量的田间落粒与主干的枝条角度间的正相关性,但是与另一些植物特征(如高度、长角果附着于果序的轴线间的角度、主要枝条的数目、枝条上每个长度单位上长角果的数目、长角果的长度以及长角果梗的长度)并没有表现出明显的相关性。

综上所述,在单子叶植物中,落粒可能与离层的发育相关;而在双子叶植物中,植物的裂荚与荚果的瓣边缘的裂荚区相关。而植物的很多形态学特征与植物的落粒性状只表现出很低的相关性,甚至有的特征对落粒性状并没有严重的影响。

3.2 影响落粒性的环境因素

在豆科作物以及一些其它的双子叶植物中,有报道表明落粒性状与一些环境因素相关;而在单子叶植物及少数双子叶植物中,有关这方面的报道非常少,落粒性更多地是由遗传因素决定的。

豆科植物的裂荚不是在荚果一开始形成就出现的,而是发生在种子的收获期,荚果发育到一定的程度后,在一定的环境条件下发生的。百脉根(*Birdsfoot trefoil*)的克隆 B74 的荚果在相对湿度为 29.5%时开始出现裂荚,裂荚与相对湿度、水分平衡是相互依赖的;在相对较低的湿度条件下,果荚皮含水量会迅速下降到裂荚临界点(Metcalf et al., 1957)。Tsuchiya (1987)认为尽管还没有鉴定出影响裂荚的任何特定环境因子,但是低湿度,高温,温度、湿度以及干燥的快速改变等都可能减少裂荚的发生。他还认为裂荚是由环境因素及遗传因素共同决定的,并且环境因素中豆荚中的水分含量是最主要的因素。Metcalf 等(1957)也认为在豆科作物中相对湿度是影响裂荚的主要环境因素。

3.3 遗传因素

落粒性状在单子叶植物及双子叶植物中都是主要由遗传因素决定的,其遗传性是物种在长期进化过程中形成的稳定的遗传特性,是对自然环境的一种适

应机制。植物将种子散播于环境中,保证了起物种的迅速繁殖。Elmoneim (1993)对野豌豆(*Vicia sativa* L.)的遗传性研究发现,野生品种中的普通野豌豆的不落粒性状是由一个简单的隐性基因控制的,而在栽培品种中的落粒性状是由一对显性的等位基因控制。Grant (1996)认为在莲花中(*Lotus*)落粒抗性是一个高遗传性特征并且是由一个以上的基因控制的。

尽管没有明确的比例,但是 Woods 和 Clark (1976)在野生水稻(*Z. aquatica*)中观察到易落粒性相对于抗落粒性状是显性的并且 F₂ 代的数据表明其是由简单的遗传控制的,可能是由一个或者两个基因控制。Elliot 和 Perlinger (1977)在抗落粒品种和野生的易落粒落粒品种杂交的 F₂ 代中观察到 3:1 与 9:7 的比例,并且易落粒性相对于抗落粒性是显性的。他们认为有两个互补基因影响着水稻的落粒性状。

在大豆中,有报道表明裂荚性状相对于不裂荚性状是显性的,可能是由四个基因控制的。抗裂荚品种与农艺学特征(如开花期和种子蛋白含量)之间有很低的负相关性,并且抗裂荚的广义遗传值为 89%~98% (Caviness, 1969), Tsuchiya 等(1987)认为裂荚是由环境因素及遗传因素决定的,并且在环境因素中,豆荚的水分含量最为重要。同时估计出裂荚性状的遗传性平均为 93%,用最大可能性的方法对 9 个抗裂荚与敏感的杂交品系中的 8 个进行评估,并用 Castle-Wright 的方法对所有杂交品系评估,发现裂荚性状是由 1~2 个基因决定的。Tukamuhabwa 等(2000)认为大豆中的裂荚是由两对基因控制的并且裂荚性状对抗裂性状表现出部分显性。

4 落粒性的遗传机制

早期的植物落粒性的研究都侧重于生理生化、环境影响等方面,对落粒性的遗传性方面的研究比较少。近年来,随着分子遗传学及细胞生物学的发展,很多科学家开始研究脱落层的发育及裂荚的机制方面的问题,并侧重于研究控制脱落层以及开裂遗传基础以及这控制裂荚的基因的调控网络。

4.1 单子叶植物落粒抗性的遗传机制

4.1.1 水稻

从野生水稻品种驯化出不易落粒品种的水稻栽培过程中,人们选择出了控制理想谷粒脱落程度的等位

基因, 但是直到最近几年, 随着分子生物学及细胞遗传学的飞速发展, 关于落粒性状的遗传机制才有了突破性的进展。

2006年, Konishi 等(2006)对易落粒籼稻品种 Kasalath 和不易落粒的粳稻品种 Nipponbare 杂交的 F₂ 代群体的落粒性状的 QTL 进行分析, 在第一染色体长臂上发现了一个贡献率为 68.6% 的主要位点 *qSH1* (*seed shattering in chromosome 1*)。 *qSH1* 的 5' 端调控区域中的一个 SNP (single nucleotide polymorphism) 导致离层不能够形成从而使作物不发生落粒现象。同年, Li 等(2006)用籼稻品种和一年生野生稻作为亲本得到 F₂ 群体, 对水稻中的落粒性状的 QTL 进行遗传分析, 发现了一个贡献率为 69% 的主效 QTL 位点 (*SH4*), 并且为显性遗传, 并最终定位于水稻第 4 染色体的 1.7 kb 范围内。这个基因编码一个未知功能的转录因子, 控制水稻的离层发育。随后的亚细胞定位结果(定位在细胞核中)也认为 *SH4* 是一个转录因子。转基因实验表明栽培种与野生型的水稻落粒性只因第 1 个外显子的单核苷酸改变而使栽培种中的赖氨酸代替了野生种中的天门冬氨酸。另一个能够影响水稻落粒性状的单一基因 *SHAI* (*Shattering 1*), 编码植物中 thihelix 家族的特异性转录因子。被定位到第 4 染色体上的包含有一个开放阅读框的 5.5 kb 的基因片段上。其编码的氨基酸与 *SH4* 基因编码的氨基酸有 98% 的序列是一致的, 而且是等位基因。后来在 YJCWR 品种的突变体中发现, 其 cDNA 的 +237 的位置上的 G 转变为了 T, 导致氨基酸的第 79 个赖氨酸变成了天门冬氨酸, 这使得落粒性状的丢失。*SHAI* 基因与 *SH4* 基因不同的是, 它并不能影响水稻种离层的形成, 但是可能与离层的细胞壁的降解有关(Lin et al., 2007)。

另一个与水稻落粒性相关的基因 *SH-H*, 位于第 7 染色体上的 34 kb 的区域上。此基因被称为 *Oryza sativa* CTD phosphatase like 1 (Ji et al., 2010), 编码一个含有一个保守的羧基端结构域(CTD)的磷酸酶区域, 亚细胞定位及生物化学分析表明 *OsCPL1* 蛋白是一个核磷酸, 后生动物中的 CTD 磷酸酶的一个普遍特征就是与细胞的分化有关。结果表明 *OsCPL1* 基因在穗的发育期间抑制离层的分化, 从而使水稻不能够脱落。但是水稻中的离层不是由单一的基因

控制的, 并且落粒性不仅仅由离层决定的; 从物理力的角度来说, 离层在穗组织中的区域和位置只是影响谷类作物落粒程度的因素之一(Qin et al., 2010)。谷粒的脱落可能是由一个复杂的遗传调控网络控制, 并受很多因素的影响。所以还需要进一步的研究来更清楚地阐明这个调控网络。

4.1.2 其它作物

Srinivas 对不同倍性及不同叶耳形态的小麦穗轴的脱落进行研究, 发现穗轴的脆性是由位于 A、B 和 D 基因组上的许多基因组控制的。对穗轴的脱落起主要作用的 Q 位点控制穗轴中离层的发育, 离层的厚度依赖于这个位点上隐性的等位基因 q 的量。与普通小麦的落粒抗性相关的颖壳韧度是由位于染色体 2D 的长臂上一个 *Tg* 基因控制的, 具有顽强颖的品种相对于自由脱粒的来说是显性的。Porter (1959) 认为 Wichita×Cimarron 杂交的小麦的落粒抗性是由多基因中的隐性基因控制的。在 Wichita×Blackhull 杂交中, 落粒抗性是由 2 对主要基因以及修饰器控制。

Chapman 和 Hockett (1976) 认为在大麦中落粒性是显性基因控制的。并且有证据表明是由至少两对基因控制的。

4.2 双子叶植物落粒抗性的遗传机制

4.2.1 大豆

大豆是世界上重要的粮食、油料作物, 目前中国大豆生产总量不能满足国内对大豆的需求, 其主要原因是大豆产量低(唐晓飞等, 2010)。大豆的裂荚性状是影响其产量的因素之一。而目前国内外对大豆裂荚性状的研究大多是对其 QTL 的分析。

Suzuki 等(2009)检查了近等基因系(near-isogenic lines NILs)中控制裂荚的主要质量性状位点(QTL), 揭示出这个抗裂荚的 QTL 的潜在影响机制。他们还在这些 NILs 中发现这些品系的豆荚长度、宽度以及长度方面都没有表现出不同。进行豆荚的解剖学分析发现大多数裂荚在背部的缝合线处开始, 这在 NILs 中也没有表现出明显的不同。因此, 他们认为 *qPDH1* 控制裂荚的过程中并没有明显地改变豆荚的形态学结构。

Christiansen 等(2002)对大豆豆荚的成熟过程中不同



阶段的背部和腹部的缝合线横切面进行显微镜观察,发现大豆的裂荚区(dehiscence zone, DZ)和十字花科裂荚区在功能上相似。酶分析发现豆荚中出现了内切-1,4-β-葡聚糖(endo-1,4-β- glucanases)和内切聚半乳糖醛酸酶(endopolygalacturonases),这两个酶在豆荚裂荚区积累并在成熟时达到最大值。通过 PCR 克隆出一个编码内切聚半乳糖醛酸酶的单一的不完整的 cDNA,并将这个克隆用来进行提取编码内切聚半乳糖醛酸酶的完整基因的探索。在植物转录载体 pCAMBIA1301 中的 *uidA* (GUS)基因的上游克隆出大约有 1.2 kb 的 5'端上游序列,并转录进拟南芥中。表达分析发现内切聚半乳糖醛酸酶主要在大豆中裂荚相关组织中出现并且与裂荚前中间薄层细胞的断裂有关。在十字花科植物中,长角果的开裂依赖于长角果壁的降解及特殊离层(dehiscence zone)的断开,离层的降解是两个瓣边缘的分开。而离层的分离依赖于细胞壁修饰酶(大多数都是内切聚半乳糖醛酸酶,endo-PG,被称为 RDPG1)来促使中间薄层的断裂(Petersen et al., 1996)。虽然在大豆中的 SDPG 与拟南芥中的 ADPG 以及油菜中的 RDPG 的相似性只有 43%和 57%,并且表达模式也不相同,但是其在大豆中和果实及种子的离层细胞壁的降解相关。

Funatsuki 等(2005)用简单序列重复(SSR)标记对一个重组自交体系(RIL)种群的裂荚性状进行 QTL 分析,复合区间作图发现一个主要 QTL (*qPDHI*)位于连锁群(LG)J 的 SSR 标记的 Sat-093 与 Sat-366 之间。并在裂荚品种与抗裂荚的 RIL (重组自交品系)的杂交 F₂ 代种群中确定此 QTL 的位置和影响。估计这些标记间的距离为 2.9 cm。这可以用于大豆育种中的分子辅助选择(MAS)。2008 年,他们在四个不同的遗传背景下,再次证明了 *qPDHI* 是位于 Sat-093 与 Sat-366 之间的,并且证明这个主要的 QTL 在大豆中控制着裂荚性状(Funatsuki et al., 2008)。

2009 年, Yamada 等(2009)对几个种群的 DNA 标记进行遗传分析,在来自于易裂荚品系 Toyomusume 以及抗裂荚品系 Harosoy 的 F₂ 代种群中,一个与裂荚相关的主要 QTL 被定位于 *qPDHI* 附近,这与 F_{4.5} 代群体中所定位的一样; Wasekogane 和 Kariyutaka 作为抗裂荚的亲本的杂交 F₂ 代种群的 QTL 也位于

qPDHI 附近。所以他们认为尽管抗裂荚基因来自于不同的遗传背景,但是这个主要的 QTL 仍然被定位于 *qPDHI*。在 QTL 处,杂合基因型表现出很高的裂荚性,说明裂荚抗性性状表现为近隐性性状,并且很可能位于 *qPDHI* 处。

Suzuki (2010)构建了一个 *qPDHI* 的高分辨率图谱,并将 *qPDHI* 定位于第 16 染色体上的 134 kb 的区域上,在这个区域中可能存在有与裂荚相关的基因。但是这些基因与目前所报道的拟南芥中的相关的裂荚基因并没有序列同源,说明在大豆中可能会出现关于裂荚相关的新基因及新机制。对抗裂荚和易裂荚品种的亲本进行序列分析,发现在这些品种中的基因区具有高频率的核苷酸多态性。通过一个大豆分离群体以及大豆基因组资源对 *qPDHI* 进行精细定位,为抗裂荚的发展提供了有用的选择标记并且鉴定出引起抗裂荚的候选基因,发现有三个抗裂荚标记(SRM0、SRM1 和 SRM2)与 *qPDHI* 紧密地联系。还将 *qPDHI* 定位于 Sca184_267k 与 Sca184_401k 之间,并进一步推测 *qPDHI* 可能位于 Sca184_267k 与 Sca184_281k 间或者 Sca184_394k 与 Sca184_401k 之间,估计其遗传距离分别为 0.06 cM 和 0.19 cM。因为大豆的裂荚性状可能是由一个新基因或者一个未知的机制引起的,需要鉴定基因的功能对更大的分离群体进行进一步的研究,来对转基因植物或新突变体的选择进行互补分析。

4.2.2 拟南芥

模式植物拟南芥是通过裂荚机制来散播种子的。其长角果分为 3 个主要的区域:瓣、假隔膜以及离层。瓣是包裹着正在发育的种子并与假隔膜相连的心皮壁;离层是在瓣与假隔膜间的分界线处形成的,是由瓣膜边缘发育而成的一个很窄的细胞条带。离层细胞和木质化细胞一起促使裂荚过程的发生。当长角果成熟并且角果干燥后,瓣沿着假隔膜上的边缘分开,这个过程被称为裂荚。在拟南芥中,已经发现很多与裂荚过程相关的基因。

2000 年, Liljegren 等(2000)报道了两个与拟南芥裂荚性状相关的 MADS-box 基因, *SHATTERPROOF1* (*SHP1*)和 *SHATTERPROOF2* (*SHP2*)。它们编码重复的蛋白,通过促进 *INDEHISCENT* (*IND*)



和 *ALCATRAZ* (*ALC*) 这两个基因编码 bHLH 转录因子而促使离层发育(裂荚区细胞的分化以及与裂荚区相连的离层细胞的木质化) (Liljegren et al., 2004; Rajani and Sundaresan, 2001)。*SHPI* 和 *SHPI2* 是两个功能重复的基因, 它们的氨基酸序列具有 87% 的一致性, 并且它们在发育过程中的表达模式基本上是一致的。*IND* 大多在 *SHPI* 和 *SHPI2* MADS 转录因子的下游区域, 是木质化细胞层和瓣膜边缘层细胞的分化所必须的基因。*ALC* 主要与离瓣膜层的形成有关。它的突变 *alcatraz* (*alc*) 基因能够阻止瓣细胞从假隔膜上分离从而阻止裂荚过程的发生。通过电子显微镜观察发现 *ALC* 基因在拟南芥的裂荚过程中, 促使一层不稳定的非木质化细胞挤进木质化细胞层而使细胞分离。与 *ALC* 最接近的同源基因是 *SPT*, *SPT* 也在离层表达, 但是在 *spt* 突变体中并没有发现植物的表型发生变化。

另外一个 MADS-box 基因 *FRUITFULL* (*FUL*) 是心皮和果实的发育过程中的决定基因, 对瓣的分化起着重要的作用。*FUL* 基因对 *SHPI* 和 *SHPI2* 基因进行负调控来平衡拟南芥长角果的正常发育。*FUL* 基因的持续表达会因为离层细胞随着瓣的发育命运而导致裂荚区(DZ)的缺失(Ferrandiz et al., 2000)。*REPLUMLESS* (*RPL*) 是一个影响果实假隔膜发育的基因, 编码一个同源结构域蛋白, 在假隔膜上的作用与 *FUL* 基因在瓣中的作用相似。*Rpl* 的单一突变产生了形态上很窄的细胞条带并且分子结构与离层的细胞相似, 而没有发育成正常的假隔膜。但是通过三重以及四重突变表明 *RPL* 基因的功能并不是直接产生假隔膜。*RPL* 负调控 *SHPI* 基因在假隔膜中的作用, 避免假隔膜细胞分化为离层细胞。从这个角度来看, *RPL* 基因与在瓣中表达的 *FUL* 基因的功能是相同的, 都限制 *SHPI* 基因表达发育成一条细的离层细胞, 确保果实的裂荚(Robles and Pelaz, 2005)。

Wang 等(2008)通过酵母双杂交筛选的方法得到了 *ALC-INTERACTING PROTEIN1* (*ACII*) 基因。发现其编码一个赖氨酸丰富的区域以及 C 末端丝氨酸丰富的区域蛋白。*ACII* 主要在植物以及长角果瓣的中果皮的维管系统中表达。在酵母中 *ACII* 基因与 *ALC* 基因的 N 端部分强烈地反应, 并且在植物细胞中通过了双分子荧光互补实验证实, *ACII* 基因和 *ALC*

基因具有同样的表达模式, 所以它们在植物中具有相同的功能。*ACII* 基因的功能可能是与 *ALC* 基因重复的。总的来说, *ALC* 基因和 *ACII* 基因相互作用并且在拟南芥的长角果裂荚过程中作用是相同的。

同时, 细胞分离被认为是与几种降解酶特别是多聚半乳糖醛酸酶(PG)引起的果胶的降解有关的。2009年, Ogawa 等(2009)发现编码 PG 的 *QUARTET2* (*QRT2*) 基因, 此基因对花粉的脱落以及拟南芥蛋白质组中的密切相关的三个 PGs 是非常重要的, 包括 *ARABIDOPSIS DEHISCENCE ZONE POLYGALACTURONASE1* (*ADPG1*) 与 *ADPG2*。功能分析以及互补实验发现 *QRT2*、*ADPG1* 与 *ADPG2* 都是 PGs。遗传分析发现 *ADPG1* 和 *ADPG2* 与长角果的裂荚是紧密相关的。另外, *ADPG2* 和 *QRT2* 与花器官的脱落有关, 而三个基因都与花药的脱落相关。遗传分析发现在裂荚的过程中, *ADPG1* 与 *ADPG2* 表现出了部分功能的重复。

同年, Sorefan 等(2009)认为局部生长素最小化对于拟南芥引起开裂的瓣边缘的离层是非常必要的。而与生长素的最小量的调节相关基因有 *IND*、*PIN1*、*PID* 以及 *WAG2*。其中, *PIN1* 基因编码生长素流出载体的 PIN 家族成员。相反, PIN 蛋白的亚细胞位置决定生长素的流出方向并且在多向发育过程中调整生长素最大化。*PID* 基因是调整适当的生长素所必须的。通过对 35S:IND:GR 幼苗进行 DEX 处理后的组织进行了定量 mRNA 丰度分析(qPCR), 他们认为 *IND* 基因反向调控 *PID* 以及 *WAG2* 的表达, 而不调控 *PIN1* 的表达。*PID* 以及 *WAG2* 都是 *PIN* 分布的主要调控子。因此, 在离层形成的过程中, *IND* 直接调节潜在的一组中间因素的主要基因 *PID* 和 *WAG2* 来控制生长素的转运。

IND、*ALC*、*SHPI* 和 *FUL* 基因的相互作用允许木质化瓣层细胞的分化并使得拟南芥长角果的弹簧机制打开荚果。*IND*、*ALC* 和 *SHPI* 在调控网络中相互协调促使离层的分化, 最后发生裂荚。而 *FUL* 不直接影响果实的生长, 而是负调控 *IND*、*ALC* 和 *SHPI* 基因, 以确保离层在瓣的边缘分化(Liljegren et al., 2004)。

拟南芥的裂荚是一个非常复杂的过程, 由许多基因

控制很多酶的活动引起。上面所提到的基因形成一个复杂的调控网络来控制长角果离层的发育。从目前来看, 这个网络可能还需要进一步完整, 需要我们进一步的研究来更清楚地了解其裂荚机制。

4.2.3 番茄

番茄(*Solanum lycopersicum*)被作为是肉质果实发育和成熟研究的主要模式植物。Mao 等(2000)发现了一个控制番茄离层发育的基因 *J* (*jointless*), 它是一个 MAD-box 基因, 并发现其突变引起番茄果(花)柄离层的消失。进行遗传分析发现 *J* 突变是由第一个外显子的部分序列连同起始密码子的上游共 939 bp 的碱基缺失引起的。转基因互补实验证明了这个基因能够控制番茄果实离层的形成。同时, *J* 基因在番茄中对于花序分生组织特异性和每个花序分生组织花原基的保守性来说也是必需的。

2009年, Vrebalov 等(2009)通过 RNA 干扰抑制, 发现番茄中的 *Tomato AGAMOUS-LIKE1* (*TAGL1*)基因和拟南芥中的 *SHATTERPROOF* (*SHP*) *MADS* box 基因是同源, 它是番茄果实成熟过程中所必须的基因。但是它与拟南芥中的 *SHP* 基因相比却具有不同的分子功能。*TAGL1* 基因在肉质果实的生长及成熟过程中具有重要的作用, 并对促使肉质果实的脱落至关重要。因此, 虽然 *SHP1/2* 和 *TAGL1* 基因的分子功能不同, 但是分别在拟南芥和番茄中对于种子的脱落都起着相似的作用。

4.2.4 其它植物

在 *B. rapa* 的易落粒品种和 Torch 的杂交中, 裂荚抗性是由 2~3 个基因决定的。拟南芥中决定落粒表型的 *SHP*、*ALC* 以及 *IND* 基因的直接作用与 *B. rapa* 中的目前所报道的 2~3 个决定落粒抗性的基因相对应, *alc* 和 *ind* 突变的解剖学影响和 Kadkol 等描述的 *B. rapa* 中的抗落粒性的野油菜品种相似(Kadkol et al., 1986)。这种相似性可能可能延伸至 *B. napus* 中的落粒性的生物学过程以及遗传控制过程。甚至可以延伸至其他的双子叶植物中。

5 趋势和展望

落粒性是作物栽培和育种中最重要的农艺性状之一。近年来科学家们都非常关注植物落粒性的分子机制的研究。在许多植物中都鉴定出于落粒或者裂

荚相关的基因, 虽然在水稻中鉴定出了 *qSh1*、*SH4*、*SHAI* 以及 *SH-H*, 但是这些基因的相互作用及影响却还需要进一步的分析。同样, 在拟南芥中, 裂荚的调控网络也还有待进一步的研究。虽然大豆的 *qPDHI* 有很大的影响, 但是可能对于抗裂荚来说还会有更小的 QTL。并需要进一步的研究来确定更小的 QTLs 的影响以及更清楚的定位。

此外对于已经进行基因测序了的植物的落粒的遗传机制的清楚的研究, 将有可能通过同源克隆等方法应用于其他的植物。在十字花科中, 许多植物(如油菜)的豆荚的形态学特征和拟南芥非常相似, 了解拟南芥裂荚的分子机制可能对十字花科中其他植物或者其他的长角果植物的裂荚机制的研究提供一条可以借鉴的途径。在豆科植物中, 许多种群的豆荚的形态学结构也非常相似, 所以了解清楚这些植物的落粒及裂荚机制可能会加快其它植物中落粒相关基因的克隆速度。离层相关的基因研究也应该扩大到其他的重要粮食植物及经济作物中, 如棉花的落铃以及很多豆科牧草的裂荚问题。在棉花的落铃方面, 之前的研究重要集中于植物器官中的激素含量和落铃的关系以及落铃过程中发生的各种细胞壁降解酶的活性及作用方面, 对于其分子机制的研究却很少。随着许多植物基因测序的完成, 人们有望在落粒及裂荚方面的分子机制取得突破性进展。

作者贡献

罗汝叶完成本文初稿的写作; 巩鹏涛指导本文的写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本文受国家科技支撑计划(2007BAD59B05)的资助。感谢海南省热带农业资源研究所方宣钧博士对本文提供有益的建议。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。


参考文献

- Ashri A., and Ladijinshi G., 1964, Anatomical effects of the capsule dehiscence alleles in sesame, *Crop science*, 4:136 doi:10.2135/cropsci1964.0011183X000400020003x
- Bowman J.L., Baum S.F., Eshed Y., Putterill J., and Alvarez J., 1999, Molecular genetics of gynoecium development in *Arabidopsis*, *Curr Top Dev Biol*, 45: 155-205 doi:10.1016/S0070-2153(08)60316-6
- Burson B.L., Correa J., and Potts H.C., 1983, Anatomical basis

- for shattering in klein grass and guinea grass, *Crop Science*, 23: 747 doi:10.2135/cropsci1983.0011183X002300040035x
- Calson J.B., 1973, Morphology. in soybeans; improvement, production and uses. ed. Caldwell, American Society of Agronomy, 19-95
- Caviness C.E., 1969, Heritability of pod dehiscence and its association with some agronomic characters in soybeans, *Crop Science*, 9(2): 207-209 doi:10.2135/cropsci1969.0011183X000900020029x
- Chang S.C., 1943, Morphological causes for varietal differences in shattering of wheat, *American society of Agronomy*, 35: 435
- Chapman S., 1976, Gene effects for resistance to kernel shattering in a barley cross1, *Crop Science*, 16(6): 773 doi:10.2135/cropsci1976.0011183X001600060008x
- Child R.D., Summers J.E., Babij J., Farrent J.W., and Bruce D.M., 2003, Increased resistance to pod shatter is associated with changes in the vascular structure in pods of a resynthesized *Brassica napus* line, *Experimental Botany*, 54(389): 1919-1930 doi:10.1093/jxb/erg209 PMID:12837816
- Christiansen L.C., Dal Degan F., Ulvskov P., and Borkhardt B., 2002, Examination of the dehiscence zone in soybean pods and isolation of a dehiscence-related endopolygalacturonase gene, *Plant Cell and Environment*, 25(4): 479-490 doi:10.1046/j.1365-3040.2002.00839.x
- Dinnyen J.R., Weigel D., and Yanofsky M.F., 2005, A genetic framework for fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*, *Development*, 132(21): 4687-4696 doi:10.1242/dev.02062 PMID:16192305
- Elliott W., 1977, Inheritance of shattering in wild rice1, *Crop Science*, 17(6): 851 doi:10.2135/cropsci1977.0011183X001700060008x
- Elmoneim A.M.A., 1993, Selection for non-shattering common vetch, *Vicia-sativa* L., *Plant Breeding*, 110(2): 168-171 doi:10.1111/j.1439-0523.1993.tb01231.x
- Fahn A., and Zohary M., 1955, On the pericarpial structure of the legume, its evolution and relation to dehiscence, *Phytomorphology*, 5: 99-111
- Ferrandiz C., 2002, Regulation of fruit dehiscence in *Arabidopsis*, *J. Exp. Bot.*, 53(377): 2031-2038 doi:10.1093/jxb/erf082 PMID:12324527
- Ferrandiz C., Liljegren S.J., and Yanofsky M.F., 2000, Negative regulation of the *SHATTERPROOF* genes by *FRUITFULL* during *Arabidopsis* fruit development, *Science*, 289(5478): 436-438 doi:10.1126/science.289.5478.436 PMID:10903201
- Funatsuki H., Ishimoto M., Tsuji H., Kawaguchi K., Hajika M., and Fujino K., 2005, Simple sequence repeat markers linked to a major QTL controlling pod shattering in soybean, *Plant Breeding*, 125(2): 195-197 doi:10.1111/j.1439-0523.2006.01199.x
- Funatsuki H., Hajika M., Hagihara S., Yamada T., Tanaka Y., Tsuji H., Ishimoto M., and Fujino K., 2008, Confirmation of the location and the effects of a major QTL controlling pod dehiscence, *qPDH1*, in soybean, *Breeding Science*, 58(1): 63-69 doi:10.1270/jsbbs.58.63
- Grant W.F., 1996, Seed pod shattering in the genus *Lotus* (*Fabaceae*): A synthesis of diverse evidence, *Canadian Journal of Plant Science*, 76(3): 447-456 doi:10.4141/cjps96-079
- Hanten H., 1975, A study in the formation of the abscission layer in two selections of *Zizania aquatica*, University of Minnesota., Holden D.J., 1956, Factors in dehiscence of the flax fruit, *Bot. Gaz. (Chicago)*, 117:294
- Ji H., Kim S.R., Kim Y.H., Kim H., Eun M.Y., Jin I.D., Cha Y.S., Yun D.W., Ahn B.O., Lee M.C., Lee G.S., Yoon U.H., Lee J.S., Lee Y.H., Suh S.C., Jiang W.Z., Yang J.I., Jin P., McCouch S.R., An G., and Koh H.J., 2010, Inactivation of the CTD phosphatase-like gene *OsCPL1* enhances the development of the abscission layer and seed shattering in rice, *Plant Journal*, 61(1): 96-106 doi:10.1111/j.1365-313X.2009.04039.x PMID:19807881
- Ji H.S., Chu S.H., Jiang W.Z., Cho Y.I., Hahn J.H., Eun M.Y., McCouch S.R., and Koh H.J., 2006, Characterization and mapping of a shattering mutant in rice that corresponds to a block of domestication genes, *Genetics*, 173(2): 995-1005 doi:10.1534/genetics.105.054031 PMID:16582442 PMID:1526493
- Jin I., 1986, On the formation and development of abscission layer in rice plants, *Oryza sativa* L., *Japanese Journal of Crop Science (Japan)*: Josefsson E., 1968, Investigations on shattering resistance in cruciferous oil crops, *Z. Pflanzenzucht*, 59:384
- Kadkol G., 2009, Brassica shatter-resistance research update, in, 16th Australian Research Assembly on Brassicas, Ballarat Victoria
- Kadkol G., Macmillan R., Burrow R., and Halloran G., 1984, Evaluation of Brassica genotypes for resistance to shatter. I. Development of a laboratory test, *Euphytica*, 33(1):

- 63-73 doi:10.1007/BF00022751
- Kadkol G., Beilharz V., Halloran G., and Macmillan R., 1986, Anatomical Basis of Shatter-Resistance in the Oilseed Brassicas, *Australian Journal of Botany*, 34(5): 595-601 doi:10.1071/BT9860595
- Kadkol G.P., Halloran G.M., and Macmillan R.H., 1989, Shatter Resistance in Crop Plants, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 8(3): 169-188 doi:10.1080/07352688909382274
- Kerber E., and Rowland G., 1974, Origin of the free threshing character in hexaploid wheat, *Genome*, 16(1): 145-154
- Konishi S., Izawa T., Lin S.Y., Ebana K., Fukuta Y., Sasaki T., and Yano M., 2006, An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication, *Science*, 312(5778): 1392-1396 doi:10.1126/science.1126410 PMID:16614172
- Li C.B., Zhou A.L., and Sang T., 2006, Rice domestication by reducing shattering, *Science*, 311(5769): 1936-1939 doi:10.1126/science.1123604 PMID:16527928
- Liljegen S.J., Ditta G.S., Eshed Y., Savidge B., Bowman J.L., and Yanofsky M.F., 2000, *SHATTERPROOF* MADS-box genes control seed dispersal in Arabidopsis, *Nature*, 404(6779): 766-770 doi:10.1038/35008089 PMID:10783890
- Liljegen S.J., Roeder A.H., Kempin S.A., Gremski K., Ostergaard L., Guimil S., Reyes D.K., and Yanofsky M.F., 2004, Control of fruit patterning in Arabidopsis by *INDEHISCENT*, *Cell*, 116(6): 843-853 doi:10.1016/S0092-8674(04)00217-X
- Lin Z.W., Griffith M.E., Li X.R., Zhu Z.F., Tan L.B., Fu Y.C., Zhang W.X., Wang X.K., Xie D.X., and Sun C.Q., 2007, Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.), *Planta*, 226(1): 11-20 doi:10.1007/s00425-006-0460-4 PMID:17216230
- Mac Key J., 1954, Eutron and X-ray experiments in wheat and a revision of the speltokd problem, *ereditas*, 0: 65
- Mao L., Begum D., Chuang H., Budiman M., Szymkowiak E., Irish E., and Wing R., 2000, *JOINTLESS* is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development, *Nature*, 406(6798): 910-913 doi:10.1038/35022611 PMID:10972295
- McWilliam J., 1980, The development and significance of seed retention in grasses, *Seed Production*: 51-60
- Metcalfe D.S., Johnson I.J., and R.H., 1957, The relation between pod dehiscence, relative humidity and moisrure equilibrium in birdsfoot trefoil, *Lotus corniculatus*, 49:130-134
- Monsi V.M., 1942, Untersuchungen uber der mechanismus der schleuder-bewegung der sojabohnen-hulse, *Japanese Botany*, 12:437
- Muramatsu M., 1986, The vulgare super gene, Q: its universality in durum wheat and its phenotypic effects in tetraploid and hexaploid wheats, *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 28-30
- Ogawa M., Kay P., Wilson S., and Swain S.M., 2009, Arabidopsis dehiscence zone polygalacturona-sel (ADPG1), ADPG2, and QUARTET2 are polygalacturonases required for cell separation during reproductive development in Arabidopsis, *Plant Cell*, 21(1): 216-233 doi:10.1105/tpc.108.063768 PMID:19168715 PMCID:2648098
- Patterson S.E., 2001, Cutting loose. Abscission and dehiscence in Arabidopsis, *Plant Physiol*, 126(2): 494-500 doi:10.1104/pp.126.2.494 PMID:11402180 PMCID:1540116
- Petersen M., Sander L., Child R., Onckelen H., Ulvskov P., and Borkhardt B., 1996, Isolation and characterisation of a pod dehiscence zone-specific polygalacturonase from *Brassica napus*, *Plant Molecular Biology*, 31(3): 517-527 doi:10.1007/BF00042225 PMID:8790285
- Porter K.B., 1959, The inheritance of shattering in wheat, *Agronomy*, 51:173 doi:10.2134/agronj1959.00021962005100030016x
- Qin Y., Kim S.M., Zhao X.H., Jia B.Y., Lee H.S., Kim K.M., Eun M.Y., Jin I.D., and Sohn J.K., 2010, Identification for quantitative trait loci controlling grain shattering in rice, *Genes & Genomics*, 32 (2): 173-180
- Rai U.K.,and Nair G.C.,1959,Breeding value of radiation induced morphological mutants of *B. juncea* L., *Indian Oilseeds*, 3:237
- Rajani S., and Sundaresan V., 2001, The Arabidopsis myc/bHLH gene *ALCATRAZ* enables cell separation in fruit dehiscence, *Current Biology*, 11(24): 1914-1922 doi:10.1016/S0960-9822(01)00593-0
- Repkova J., and Hofbauer J., 2009, Seed pod shattering in the genus *Lotus* and its overcoming, *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 45(2): 39-44
- Roberts J.A., Elliott K.A., and Gonzalez-Carranza Z.H., 2002, Abscission, dehiscence, and other cell separation processes, *Annu Rev Plant Biol*, 53: 131-158 doi:10.1146/annurev.arplant.53.092701.180236 PMID:12221970
- Robles P., and Pelaz S., 2005, Flower and fruit development in Arabidopsis thaliana, *International Journal of Developmental Biology*, 49(5-6): 633-643 doi:10.1387/ijdb.052020pr PMID:16096970

- Sorefan K., Girin T., Liljegren S.J., Ljung K., Robles P., Galvan Ampudia C.S., Offringa R., Friml J., Yanofsky M.F., and Ostergaard L., 2009, A regulated auxin minimum is required for seed dispersal in Arabidopsis, *Nature*, 459(7246): 583-U114 doi:10.1038/nature07875 PMID: 19478783
- Spence J., Vercher Y., Gates P., and Harris N., 1996, 'Pod shatter' in *Arabidopsis thaliana*, *Brassica napus* and *B. juncea*, *Journal of Microscopy*, 181(2): 195-203 doi:10.1046/j.1365-2818.1996.111391.x
- Summers J., Bruce D., Vancanneyt G., Redig P., Werner C., Morgan C., and Child R., 2003, Pod shatter resistance in the resynthesized *Brassica napus* line DK142, *The Journal of Agricultural Science*, 140(01): 43-52 doi:10.1017/S002185960200285X
- Suzuki M., Fujino K., and Funatsuki H., 2009, A major soybean QTL, *qPDHI*, Controls pod dehiscence without marked morphological change, *Plant Production Science*, 12(2): 217-223 doi:10.1626/pp.12.217
- Suzuki M., Fujino K., Nakamoto Y., Ishimoto M., and Funatsuki H., 2010, Fine mapping and development of DNA markers for the *qPDHI* locus associated with pod dehiscence in soybean, *Molecular Breeding*, 25(3): 407-418 doi:10.1007/s11032-009-9340-5
- Tan X.L., Xia Z.W., Zhang L.L., Zhang Z.Y., Guo Z.J., and Qi C.K., 2009, Cloning and sequence analysis of oilseed rape (*Brassica napus*) *SHP2* gene, *Botanical Studies*, 50(4): 403-412
- Tang et al., 2009, *Agrobacterium*-mediated transformation of *hsf8* into Soybean, *Molecular Plant Breeding*, 7(3): 444-450 (doi: 10.3969/mpb.007.000444) doi:10.3969/mpb.007.000444
- Tiwari S.P., and Bhatia V.S., 1995, Characters of pod anatomy associated with resistance to pod-shattering in soybean, *Annals of Botany*, 76(5): 483-485 doi:10.1006/anbo.1995.1123
- Tsuchiya T., 1987, Physiological and genetic analysis of pod shattering in soybean, *Japan Agricultural Research Quarterly*, 21: 166-175
- Tukamuhabwa P., Rubaihayo P., Dashiell K., and Adipala E., 2000, Inheritance of resistance to pod shattering in soybean, *African Crop Science Journal*, 8(3): 203-211
- Vrebalov J., Pan I.L., Arroyo A.J.M., McQuinn R., Chung M., Poole M., Rose J.K.C., Seymour G., Grandillo S., Giovannoni J., and Irish V.F., 2009, Fleshy fruit expansion and ripening are regulated by the tomato *SHATTER* *PROOF* gene TAGL1, *Plant Cell*, 21(10): 3041-3062 doi:10.1105/tpc.109.066936 PMID:19880793 PMCID: 2782289
- Wagstaff C., Yang T.J.W., Stead A.D., Buchanan-Wollaston V., and Roberts J.A., 2009, A molecular and structural characterization of senescing Arabidopsis siliques and comparison of transcriptional profiles with senescing petals and leaves, *Plant Journal*, 57(4): 690-705 doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03722.x PMID:18980641
- Wang F., Shi D.Q., Liu J., and Yang W.C., 2008, Novel nuclear protein *ALC-INTERACTING PROTEIN1* is expressed in vascular and mesocarp cells in Arabidopsis, *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(7): 918-927 doi:10.1111/j.1744-7909.2008.00694.x PMID:18713402
- Woods D., and Clark K., 1976, Preliminary observations on the inheritance of non-shattering habit in wild rice, *Canadian Journal of Plant Science*, 56: 197-198 doi:10.4141/cjps.76-029
- Yamada T., Funatsuki H., Hagihara S., Fujita S., Tanaka Y., Tsuji H., Ishimoto M., Fujino K., and Hajika M., 2009, A major QTL, *qPDHI*, is commonly involved in shattering resistance of soybean cultivars, *Breeding Science*, 59(4): 435-440 doi:10.1270/jsbbs.59.435
- Zohary D., 1964, The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World, in *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals*, 47



BioPublisher是一个致力于发表生物科学研究论文、开放取阅的出版平台

在BioPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://chinese.sophiapublisher.com>