

番茄柱头外露性状研究进展

赵攀 沈渊博 王新宇 王晋 黎玉顺 祁世明 梁燕*

西北农林科技大学 园艺学院/番茄品质和抗逆调控机制与遗传改良实验室, 杨凌 712100

*通讯作者, liangyan@nwsuaf.edu.cn

摘要 番茄柱头外露属于部位雄性不育型重要性状,其花柱高于雄蕊,在杂交种子生产中无需人工去雄,种子纯度高,制种成本低,不育性保持较容易,是近年来番茄(*Solanum lycopersicum*)雄性不育性利用与研究的热点。本文归纳总结国内外番茄柱头外露性状相关QTL、基因及其形成与调控等方面的研究进展,总结了柱头外露型番茄性状的应用现状,提出了今后研究和应用的方向与对策,为加速我国番茄雄性不育性状育种提供参考与见解。

关键词 番茄;柱头外露;QTL;基因;形成与调控

中图分类号 S641.2 文献标识码 A

Research Progress of Stigma Exsertion Traits in Tomato (*Solanum lycopersicum*)

ZHAO Pan SHEN Yuan-Bo WANG Xin-Yu WANG Jin LI Yu-Shun QI Shi-Ming LIANG Yan*

College of Horticulture, Northwest A&F University/Laboratory of Tomato Quality and Stress Tolerance Regulation Mechanism and Genetic Improvement, Yangling 712100, China

* Corresponding author, liangyan@nwsuaf.edu.cn

Abstract The stigma exsertion is an important trait for the positional male-sterile types of tomato (*Solanum lycopersicum*), with a longer style than the stamens and it was also used in hybrid seed production without artificial emasculation with high seed purity, low seed production cost and easy sterility maintenance, which has been a hot spot in the use of tomato male sterility in recent years. The research progress of QTL or genes related to stigma exsertion in tomatoes was reviewed in this paper, and the application status of stigma exsertion in tomatoes was clarified, as well as the direction and countermeasures of future research and application, aiming to provide references and insights for accelerating breeding of male sterility traits in tomato.

Keywords Tomato; Stigma exsertion; QTL; Genes; Formation and regulation

番茄(*Solanum lycopersicum*)是世界上栽培范围最广泛、种植面积最大的蔬菜作物之一。作为自花授粉作物,番茄具有明显的杂种优势。传统的制种方式需要人工去雄,消耗大量的人力物力,制种效率低、成本高(Staniaszek et al., 2012)。番茄雄性不育性的利用可以简化制种过程,降低制种成本,提高种子纯度。

柱头外露是指雌蕊柱头伸出,位于雄蕊之上。番茄柱头外露性状与其遗传背景有很大的关系。根据其花柱外露程度,分为3种类型:第一类主要是花柱高度外露,不能自花授粉,以潘那利(*Solanum pennellii*)等野生型番茄为代表(Rick et al., 1976)。第二类以醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*)为主(Rick et al., 1977),此类型中不同种类具有不同的花柱外露率,且自花授粉程度因花柱外露率不

同而存在差异。第三类是以栽培番茄为代表的短花柱类型,其柱头相对于雄蕊或稍微外露,或与雄蕊齐平或低于雄蕊,有利于自花授粉(Rick et al., 1976)。

自然界中番茄雄性不育性分为4种类型:功能不育型(Atanassova, 1999; 2000; Staniaszek et al., 2012)、雄蕊退化型(Sawhney, Polowick, 1986)、花粉败育型(Zhang et al., 2019)和部位不育型(Atanassova, 1999; 陈玉辉等, 2004)。功能不育型主要特征是雌蕊、雄蕊和花粉均发育正常,但花药结构异常,导致植株不能正常散粉,该类型无法进行自花授粉,不育性状稳定,但其花柱短,杂交生产中仍需去雄。雄蕊退化型主要表现为雄蕊退化或畸形,在杂交生产中不需人工去雄,但由于其雄蕊退化,需要保持系、恢复系和不育系的三系配套才能维持其不育性状,纯合不育系的获得周期长。与雄蕊退化型相似,花粉败育型主要是由于花粉小孢子发育异常,使得该不育性状的保持需要保持系参与。部位不育型主要表现为花柱高于雄蕊,即柱头外露,植株不能正常自交授粉。与其他3种类型相比,部位不育型由于花柱高于雄蕊,杂交制种中免去人工去雄,且雌蕊、花粉活力正常,可通过人工辅助自交授粉保持其不育性状,有利于番茄雄性不育系的推广,在杂交制种过程中有巨大的优势及应用前景。

番茄柱头外露性状属于数量性状,不同材料中控制柱头外露的基因存在差异,且该性状也受外界环境影响。本文将与番茄柱头外露性状相关QTL、基因以及形成与调控机制等方面进行归纳总结,初步勾勒调控番茄柱头外露不育性状的调控网络,提出番茄柱头外露性状在育种中的应用及存在的问题与对策,为加速我国番茄雄性不育性状育种提供参考与见解。

1 番茄柱头外露性状相关QTL

截至目前,有报道与番茄柱头外露性状相关的QTL共14个,分别位于1、2、3、4、5、8、9和12号染色体。

1.1 *se2.1*

Bernacchi 和 Tanksley (1997) 以多毛番茄 'LA177' (*Solanum hirsutum*) 和栽培番茄 'E6203' (*S. lycopersicum*) 为材料,在2号染色体上发现了与番茄柱头外露相关的QTL *se2.1*,该位点与TG169标记连锁。Fulton等(1997)利用秘鲁番茄 'LA170' (*Sola-*

num peruvianum) 与栽培番茄 'E6203' (*S. lycopersicum*) 的高代回交系也将控制番茄柱头外露的QTL定位在2号染色体,此位点与TG48标记连锁。Chen 和 Tanksley (2004) 以潘那利番茄 (*S. pennellii*) 的渐渗系 'IL2-5' (长花柱) 和 'M82' (短花柱) 为材料对番茄柱头外露性状进行精细定位,将其定位到2号染色体 T1301 和 CT9 标记的 0.23 cM 范围内,并发现 *se2.1* 是复合位点,包含至少5个紧密连锁的基因,即1个控制花柱长度的基因 (*style2.1*),3个控制雄蕊长度的基因 (*stamen2.1*, *stamen2.2*, *stamen2.3*) 和1个影响花药开裂的基因 (*dehiscence2.1*)。

1.2 *sty4.1*、*sty9.1*、*se5.1*、*qSP1*、*qSP3*

Georgiady 等 (2002) 以 'LA1237' (短花柱) 和 'LA1581' (长花柱) 为材料,将与番茄柱头外露相关的QTL定位在8号染色体49.1 cM范围内,此位点与TG330.8标记关联,且在4、9号染色体上也发现效应较大的QTL,分别为 *sty4.1* (CT165) 和 *sty9.1* (TG18)。Gorguet等(2008)利用2个不同品系 'IL5-1' 和 'IVT-line1' (分别含有不同的多毛番茄 (*S. habrochaites*) 染色体片段),对单性结实性状进行QTL定位,在 'IL5-1' 的5号染色体的长臂上发现了与番茄柱头外露性状相关的QTL *se5.1*,该位点与TG318标记连锁,但并未对此位点做深入研究。Xu等(2017)研究热胁迫下生殖性状相关QTL,在1、3号染色体上发现了与柱头外露相关位点 *qSP1* (*solcap_snp_sl_8704*)、*qSP3* (*solcap_snp_sl_7942*) (图1)。Riccini等(2021)利用不同基因型(长花柱和短花柱)番茄材料进行RNA-seq分析,发现 *bHLH001* 可能是参与番茄花柱伸长过程的新基因,并且 *Sib-HLH001* (Chr1, pos.4.8 Mb) 定位于 *qSP1* 的QTL附近 (Chr01 pos.1.5 Mb, Xu et al., 2017)。马雅琳和梁燕(2020)以长花柱番茄材料 'J59' 和短花柱 'M82' 为亲本,构建F₂群体,共检测到10个与番茄柱头外露性状相关QTL,分布于1、2、3、4、5和12号染色体。

1.3 *SILst*

Cheng等(2021)将控制温敏型番茄材料 'T431' 柱头外露形成的基因定位于12号染色体,利用特异性位点扩增片段-混池分组分析测序 (specific locus amplified fragment-bulked segregant analysis sequencing, SLAF-BSA-seq) 筛选到26个与番茄柱头外露相关的基因,并发现 *Solyc12g027610.1* (*SILst*) 为主要功能基因。

1.4 SE3.1

Shang 等(2021)对 277 份番茄种质资源包括 1 份野生番茄(*Solanum cheesmaniae*)、24 份醋栗番茄(*S. pimpinellifolium*)、103 份樱桃番茄(*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*)、149 份大果番茄(*S. lycopersicum*)进行全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS),在 3 号染色体发现了 1 个新的控制柱头外露的基因 *Solyc03g098070* (*SE3.1*),并重新注释了基因结构。因此,不同番茄材料中,调控柱头外露性状的位点存在差异。

2 番茄柱头外露性状相关基因

2.1 *Style2.1*

Style2.1 是番茄中首个报道的与柱头外露性状相关的基因,其主要在花柱中表达,胚珠中少量表达,该基因编码的蛋白质属于缺少 DNA 结合活性

的非典型碱性螺旋-环-螺旋(basic Helix-Loop-Helix, bHLH)家族(Chen et al., 2007)。比较长短花柱的细胞形态,发现 *style2.1* 主要通过调节细胞伸长调控柱头外露(Chen et al., 2007)。长花柱番茄材料和短花柱番茄材料中, *style2.1* 上游调控区域的序列对比存在较大差异,短花柱等位基因在 *style2.1* 起始位点上游 4 和 8 kb 处分别有 450 和 750 bp 的缺失(命名为 *StyleD1* 和 *StyleD2*), *StyleD1* 是长短花柱番茄的主要差异位点(Chen et al., 2007)。对栽培番茄及其野生近缘种进行系统发育分析,发现 *StyleD1* 的缺失发生在自交不亲和 S-位点缺失之后,导致番茄从异花授粉转变为自花授粉(Chen et al., 2007)。但 *StyleD1* 的缺失是否特异的调控番茄长短花柱之间的转换, Vosters 等(2014)的研究发现,尽管在统计分析上 *StyleD1* 与番茄柱头外露存在一定的关系,但番茄柱头外露的调控是一个复杂的系统发生过程可能与 *style2.1* 上游未发现的基因突变位点有

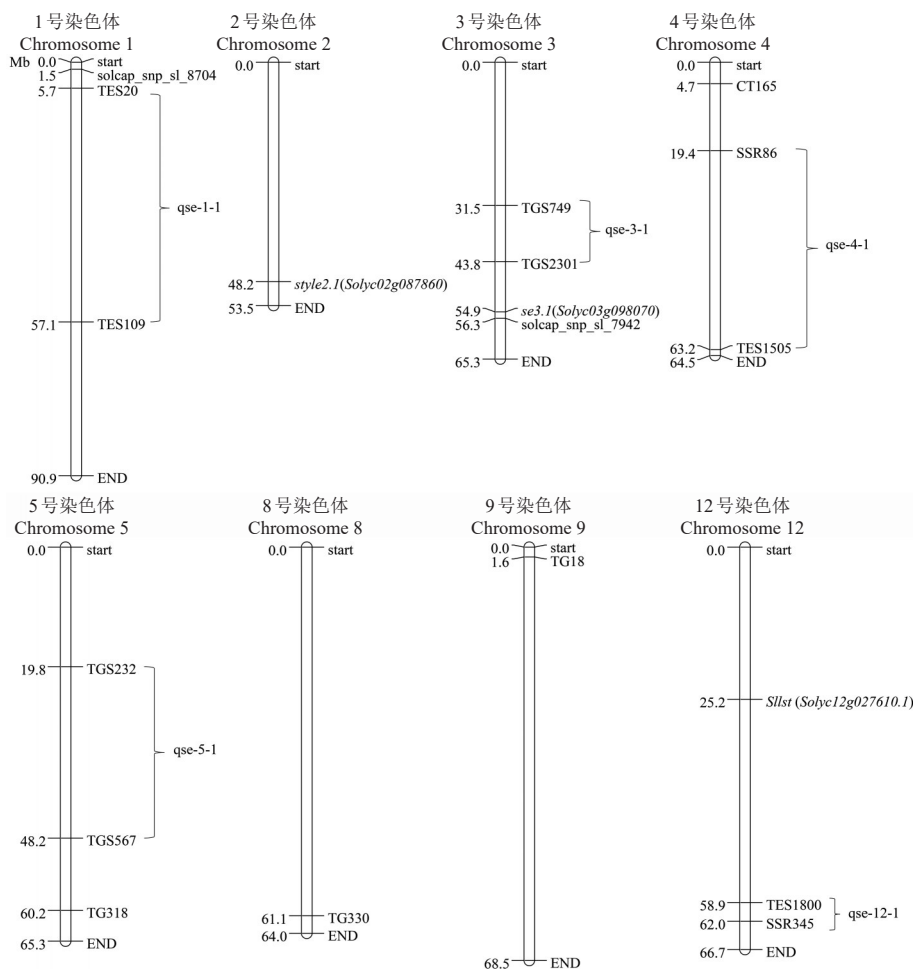


图 1 番茄柱头外露性状相关 QTL (*SL 4.0*)

Figure 1 QTL related to stigma exertion in tomato (*SL 4.0*)

关。bHLH 家族在植物中具有调节激素诱导细胞伸长的作用(Carrera et al., 2012),因此该家族在调控柱头外露方面可能具有保守性。

2.2 *procera* (*pro*)

pro 是编码 DELLA 蛋白的基因 GRAS 区域发生点突变引起的蛋白功能缺失的一类突变体(Carrera et al., 2012; Livne et al., 2015)。*SIDELLA* 是赤霉素(gibberellin, GA)信号通路的抑制因子(Martí et al., 2007)。*pro* 与外源喷施 GA3 以及 *SIDELLA* 蛋白功能缺失植株表型一致,表现为柱头外露(Martí et al., 2007; Song et al., 2013; 王燕等, 2015)。外施多效唑(pacllobutrazol, PAC)后,番茄花柱伸长受到抑制(Carrera et al., 2012)。然而与野生型相比,*pro* 植株花柱中 *style2.1* 表达量并没有增加,外施 GA3 后 *pro* 植株中 *style2.1* 的表达量无变化,所以 *style2.1* 不是 *pro* 植株花柱伸长的主要调控因子,进一步分析发现,*pro* 植株的花柱外露与细胞分裂和伸长相关,受 GA 调控(Carrera et al., 2012)。

2.3 *SILst*

当外界温度高于 27 °C 时,'T431'花柱外露,不能正常授粉,由可育转变为不育(Cheng et al., 2021)。以番茄'Daliang5 (DL5)'和'T431'为材料,探究其柱头外露的形成机制,发现'T431'柱头外露的主要原因是内源激素的变化导致细胞数量的增加,其中生长素(auxin, IAA)和 GA3 对柱头外露起促进作用,脱落酸(abscisic acid, ABA)对柱头外露起抑制作用(Cheng et al., 2021)。并且定位到 *SILst* 为控制'T431'花柱外露的主效基因,序列比对分析发现 *SILst* 在 317 处发生了点突变(T→C, 亮氨酸→脯氨酸),该基因编码乙烯受体蛋白,过表达 *SILst* 抑制了 T431 相对高温(> 27 °C)下柱头外露表型,因此其可能是调控柱头外露的关键基因(Cheng et al., 2021)。*SILst* 可能通过改变植物对乙烯的敏感性影响花粉管发育,促进柱头外露(de Martinis et al., 2002),也可能通过其他内源激素的变化,影响细胞分裂与分化,导致柱头外露(Cheng et al., 2021)。

2.4 *SE3.1*

SE3.1 与 *style2.1* 共同调控花柱从外露到内置的过程(Shang et al., 2021),该基因编码一个 C₂H₂ 型锌指转录因子,单碱基突变(C-T)导致植株从平花柱转化为短花柱。'TS-278' (平花柱, *SE3.1^c*)中过表达

style2.1 转基因植株花柱伸长,'TS-9' (花柱内置, *SE3.1^f*)中过表达 *style2.1*,转基因植株花柱无变化,推测 *style2.1* 在调控花柱过程中可能依赖于 *SE3.1^c* (Shang et al., 2021)。在番茄驯化改良过程中,*SE3.1* 和 *style2.1* 都参与柱头从外露到内置的转变,*style2.1* 控制花柱从外露到平齐的第一步,*SE3.1* 控制花柱从平齐转化为内置的第二步,这种转变有利于番茄自花授粉,提高坐果率(Shang et al., 2021)。Kai 等(2019)过表达 ABA 生物合成过程中关键酶 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶 1 (9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase 1, SINCED1),相对于野生型,转基因植株花柱变短且宽度增加,雌蕊特异性锌指转录因子 SIC3H29、SIC3H66、SIC3HC4 上调。所以,锌指转录因子在调控番茄柱头外露上可能具有独特作用。

3 番茄柱头外露性状的形成与调控

3.1 高温对番茄柱头外露的影响

外界环境的变化对番茄柱头外露影响较大,高温、干旱、短光周期等外界环境均能诱导番茄柱头外露(Honma, Bukovac, 1966; Scott, George, 1980)。其中高温是引起柱头外露的主要环境因子(Peet et al., 1998)。不同基因型番茄高温胁迫下柱头外露性状表型的百分率在 25%~55% (Pan et al., 2018)。高温诱导的番茄柱头外露是雄蕊与雌蕊的相对长度发生变化引起的,与野生番茄柱头外露不同(Pan et al., 2018)。对高温胁迫下番茄花器官半薄切片观察发现,高温胁迫引起番茄花药细胞数目显著减少,花丝纵向细胞长度变短,即雄蕊长度变短导致柱头外露(王燕, 2015)。Pan 等(2017)的研究同样得出相似结论,高温条件下雄蕊和雌蕊中果胶、糖、膨化素和细胞周期素的变化引起细胞壁重塑和细胞不同程度的分裂和扩大,导致雌蕊和雄蕊长度均缩短,但雄蕊缩短程度更严重,最终表现为柱头外露。

对番茄小 RNA (microRNA, miRNA)表达谱的鉴定分析表明,亚高温胁迫下番茄雄蕊和雌蕊分别有 49 和 10 个特异的 miRNAs 下调表达(Pan et al., 2017),其中 miR398b-3p、miR393-5p、miR160a、miR156e-5p 和 miR397-5p 及其靶基因与植物信号转导、花发育、细胞壁结构密切相关(Bian et al., 2012; Lu et al., 2013; Wang, 2014)。进一步分析证实番茄的 miR398b-3p/*SICS1*、miR393-5p/*SITIR1*、miR160a/*SIARF10/16*、miR156e-5p/*SISPL15*、miR397-5p/*LACs* 主要通过调节生长素和活性氧代

谢(reactive oxygen species, ROS)信号途径影响细胞壁蛋白和结构,调节细胞分裂和扩张,调控柱头外露(Pan et al., 2017)。马雅琳和梁燕(2020)对番茄柱头外露材料'J59'进行温度梯度处理,发现无论高温处理还是低温处理,番茄雄蕊长度、雌蕊长度、花柱长度以及柱头外露长度均无显著差异,其调控机制尚不清楚。

此外,植物激素也参与高温诱导的柱头外露。高温条件下,温敏型雄性不育突变体番茄材料(SI-2)的 IAA 含量显著高于可育材料(*S. lycopersicum*) (Singh et al., 2010)。当外界温度高于 27 °C 时, *SI1st* 可能通过诱导 IAA 含量调节柱头外露性状(Cheng et al., 2021)。Pan 等(2018)研究结果证明, IAA 同样参与调控高温胁迫下番茄雄蕊与雌蕊的细胞分裂和扩张。王燕等(2015)研究发现, GA3 参与番茄雄蕊和雌蕊的伸长生长,尤其在亚高温胁迫下对花柱外露的调控具有重要作用。高温胁迫引起的番茄柱头外露是由于雄蕊损伤程度高于雌蕊,导致雄蕊变短,此时雄蕊中与茉莉酸(jasmonate, JA)信号途径相关的脂肪酸去饱和酶 2 (fatty acid desaturase 2, *SIFAD2*)和 *SIFAD3* 的表达量相对于雌蕊显著下降(Pan et al., 2018)。外源 JA 可以抑制高温引起的花柱外露,细胞学观察发现, JA 处理显著增加了雄蕊和雌蕊的细胞数量,说明 JA 通过直接或间接途径调节细胞形态,缓解了高温条件下柱头外露程度(Pan et al., 2018)。JA/COI1 信号通路是调控高温诱导柱头外露的关键枢纽(Katsir et al., 2008; Kazan, Manners, 2013),雌蕊中较高的 JA 浓度可以保护雌蕊免受高温损伤(Pan et al., 2018)。

3.2 IAA 对番茄柱头外露的影响

生长素(auxin, IAA)在植物生长发育过程中具有重要作用,参与调控细胞的伸长和分裂、花器官的发育等(Enders, Strader, 2015)。*'T431'*发育过程中,当花蕾长度达到 0.9 cm 时, IAA 含量显著高于可育材料'*DL5'*',因此'*T431'*'的柱头外露可能是 IAA 含量的升高而导致的(Cheng et al., 2021)。生长素受体 TIR1 (transport inhibitor response-1)、AFB1/2/3/4/5 (auxin-signaling F-box protein)能够感知生长素信号并引导吡啶三乙酸蛋白(AUX/IAAs)通过泛素化途径降解,释放生长素响应因子(auxin response factor, ARFs)来激活生长素的响应(Boer et al., 2014; Franco-Zorrilla et al., 2014; Kepinski, Ley-

ser, 2005)。番茄中过表达拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) *miRNA167a*,转基因植株中 *ARF6* 和 *ARF8* 表达量下降,花柱细胞数量减少,花柱变短,定量分析显示,转基因植株花柱中 *style2.1* 的表达量下降(Liu et al., 2014)。推测 *style2.1* 可能位于 *ARF6* 和 *ARF8* 的下游,通过调控植株 IAA 含量影响细胞分裂和扩张,导致植株花柱变化(Varaud et al., 2011; Zheng et al., 2017)。生长素输出载体(pin-formed, PIN)参与生长素的极性运输(Justyna et al., 2008; Pattison, Catalá, 2012; Salehin et al., 2019)。番茄长短花柱基因型混池 RNA-seq 结果显示, *SIPIN3* 主要在长花柱基因型材料中表达(Riccini et al., 2021)。研究证实 *PIN3* 主要在花中表达,且调控雌蕊发育(Pattison, Catalá, 2012)。因此, Riccini 等(2021)推测 *SIPIN3* 可能和 *SIARF6*、*SIARF8* 一起,前者通过影响 IAA 运输和在雌蕊中的含量分布,后两者激活雌蕊对 IAA 的响应,导致细胞分裂和扩张,进而调控番茄柱头外露性状。叶片近-远轴极性因子 *SGS3* 和 *YABBY* 通过调控生长素信号通路影响花柱伸长(Ding et al., 2021)。*SGS3* 功能缺失,限制了花柱细胞分裂,导致花柱长度减少(Ding et al., 2021)。同样, RNA 干扰 *YABBY* 基因,转基因植株花柱变短,且花柱长度的变化是由于 *YABBY* 基因表达量下调,减少了花柱细胞分裂和细胞伸长(Ding et al., 2021)。总之,生长素在调控柱头外露过程中具有重要的作用,但生长素如何通过调控细胞分裂和伸长,影响花柱长度仍有待研究(Ding et al., 2021)。

3.3 赤霉素对番茄柱头外露的影响

GA 是植物生长发育过程中重要的内源激素,参与植物细胞伸长,与生长素协同调节细胞分裂和扩大,促进果实成熟(Carrera et al., 2012)。对'*Micro-Tom'*外施 GA3,植株花柱外露,同样,对番茄品种'*Indian River'* GA3 处理,植株花柱伸长,表现为柱头外露(Carrera et al., 2012; Honma, Bukovac, 1966)。*SIDELLA* 参与 GA 介导的花器官调控,“*SIDELLA* 与野生型相比,花瓣增大,花梗伸长,柱头外露,植株不能自花授粉(Martí et al., 2007)”。光敏色素互作因子(phytochrome interacting factors, PIFs)也属于 bHLH 转录因子家族成员,可调控多种激素生物合成相关基因的表达,如 IAA、GA3 等,以调节细胞的伸长生长(Leivar, Quail, 2011; Paik et al., 2017)。Riccini 等(2021)发现 *SIGRAS24* 和 *SI-*

*GRAS14*在长花柱混池中表达量高于短花柱混池材料,而Niu等(2017)研究结果显示*SIGRAS14*参与光敏色素信号转导。因此,PIFs可能参与赤霉素诱导的番茄柱头外露过程(张小全等,2018)。

3.4 JA对番茄柱头外露的影响

茉莉酸(jasmonate, JA)在植物发育和防御过程中具有重要的调节作用(Yuan, Zhang, 2015),能够影响细胞扩张(Kazan, Kemal, 2015; Noir et al., 2013; Wasternack, Hause, 2018)。番茄JA不敏感突变体*jai1*开花后期,花柱高于雄蕊,植株表现为柱头外露,进一步分析发现,该突变体*SICO11*基因缺失6.2 kb,影响了JA信号的转导(Li et al., 2004)。*CO11*突变体花期雄蕊伸长受到抑制,花柱外露,植株表现为雄性不育(Feys et al., 1994),同样,JA信号通路基因*OPR3*功能缺失也得到了与*coi1*相似表型(Browse, 2009)。一些转录因子也参与JA介导的番茄雄性不育,利用基因编辑技术分别得到*Slmyb21-2*和*Slmyb21-3*纯合突变体,该突变体花完全开放时,花柱伸出,高于雄蕊,柱头外露,且成熟果实无种子(Schubert et al., 2019)。番茄长短花柱混池RNA-seq分析表明,在长花柱番茄材料雌蕊中,*SlFAD5*的表达量上调,与高温胁迫下*SIFADs*的表达变化一致(Riccini et al., 2021)。Riccini等(2021)总结相关研究,认为*ARF6/8*通过调控JA途径影响花发育。所以*ARF6/8*是否通过JA途径调控花柱外露还有待进一步验证。

3.5 细胞分裂素对番茄柱头外露的影响

细胞分裂素(cytokinin, CTK)是调节植物生长发育的重要植物激素之一。研究发现,生长素与细胞分裂素共同参与调控雌蕊发育(Poulios, Vlachonasios, 2018)。Cheng等(2021)认为玉米素通过增加IAA含量调控细胞分裂,影响番茄花柱外露。拟南芥*CLV1/GCN5*双突变体表现出雌蕊增长,柱头和花柱增大等表型,分析发现,*CLV1*和*GCN5*通过负调控雌蕊中生长素的生物合成和促进生长素极性运输影响雌蕊形态,而且*CLV1*和*GCN5*在雌蕊发育过程中共同促进心皮边缘分生组织细胞分裂素转导,抑制柱头细胞分裂素信号转导,调节细胞分裂素在雌蕊中的时空分布,进而影响雌蕊发育和伸长(Poulios, Vlachonasios, 2018)。转录因子SPT和细胞分裂素可能共同促进生长素合成基因*TAA1*和生长素外排转运体*PIN3*基因的表达,调控雌蕊发育(Reyesolal-

de et al., 2017)。总之,生长素参与调控番茄柱头外露过程,但细胞分裂素和生长素是否协同调控番茄柱头外露及其调控机制尚不清楚。

4 展望

截止目前,已经定位到番茄柱头外露性状相关QTL 14个,挖掘主效调控基因3个,分别为*style2.1*、*SILst*和*SE3.1*。然而目前对于这些柱头外露相关位点、基因的应用研究甚少。北京市农林科学院利用'福寿'选育出的长花柱不育番茄品种与其他可育材料进行杂交,获得了表型优良的杂交后代(王鸣, 1979)。张贺等(2012)利用番茄花柱外露材料'TL431'和花药闭合材料'T69'杂交,培育出优良稳定的新型花柱外露番茄雄性不育系'N431-69',为长花柱番茄不育系在制种中的应用提供新的种质。尽管如此,柱头外露型番茄不育系还没有在实际杂交生产中广泛应用,主要原因有以下几点:1)柱头外露表型受外界环境影响较大;2)遗传复杂;3)受多对基因控制;4)调控机制尚不清楚。因此,明确番茄柱头外露不育系性状的调控机制是成功利用其制种的关键。

综上所述,本课题组根据文献报道总结归纳番

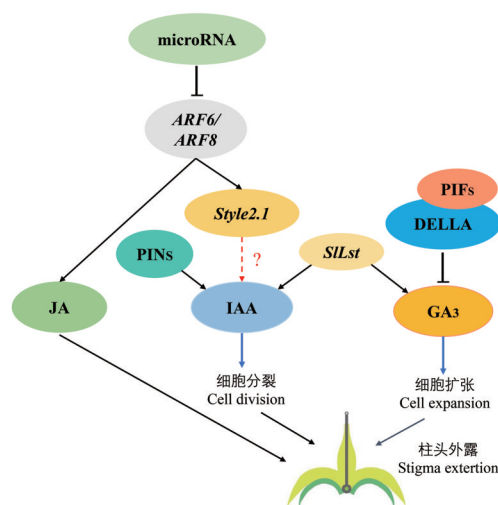


图2 番茄柱头外露调控网络

Figure 2 Regulatory network of stigma exsertion in tomato

ARF: 生长素响应因子; PIN: 生长素输出载体; JA: 茉莉酸; IAA: 生长素; GA: 赤霉素; PIFs: 光敏色素互作因子; *Style2.1*、*SILst*: 番茄柱头外露相关基因

ARF: Auxin response factor; PIN: Auxin efflux carrier pin formed; JA: Jasmonic acid; IAA: Auxin; GA: Gibberellin; PIFs: Phytochrome interacting factors; *Style2.1*, *SILst*: Stigma exsertion genes of *S. lycopersicum*

茄柱头外露性状形成的调控网络模型(图2),该调控网络中 microRNA 负调控 *ARF6/ARF8, style2.1* 位于 *ARF6/ARF8* 下游, *ARF6* 和 *ARF8* 正调控 JA, 促进雌蕊发育。IAA 转运蛋白(PINS)正调控 IAA 活性。GA3 正调控细胞分裂和扩张, DELLA 蛋白通过抑制 GA3 来负调控柱头外露, PIFs 可以与 DELLA 蛋白互作, 进而参与柱头外露调控, *SIL1* 通过提高 IAA 和 GA3 含量促进柱头外露, 而 *style2.1* 和 IAA 之间的关系尚不清楚。该调控网络仍需进一步完善与验证。

在明确调控机制的基础上, 加强番茄柱头外露性状的应用是今后研究的重要方向。一方面, 可以利用基因编辑技术, 创制符合不同育种目标的不育材料, 用于杂优育种; 另一方面, 对于柱头外露性状在番茄杂交制种中的应用技术进行研究, 如柱头外露型番茄不育系的保持技术、杂交制种技术以及杂交种的生产技术等, 推动番茄柱头外露性状在种子生产中的应用。最后, 要充分利用新的生物技术手段如: BSA 测序、全基因组关联分析、转录组分析等, 挖掘新的控制柱头外露性状的 QTL 及主效基因, 探究其形成机制, 为番茄柱头外露性状能够长期有效的在生产中应用提供参考。

参考文献

- 陈玉辉, 许向阳, 李桂英, 等. 2004. 番茄雄性不育研究进展[J]. 东北农业大学学报, 35(2): 129-134. (Chen Y H, Xu X Y, Li G Y, et al. 2004. Review of advance in research of the male sterility in tomato[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 35(2): 129-134.)
- 马雅琳, 梁燕. 2020. 番茄长花柱性状遗传规律与 QTL 分析[J]. 园艺学报, 47(02): 65-75. (Ma Y L, Liang Y, 2020. Inheritance and QTL analysis of long-style trait in tomato[J]. Acta Horticulturae Sinica, 47(02): 264-274.)
- 王鸣. 1979. 番茄育种的理论与实践[M]. 大同. 大同市南郊区蔬菜研究所, pp. 92. (Wang M. 1979. Theory and Practice of Tomato Breeding[M]. Datong. Datong South Suburb Vegetable Research Institute, pp. 92.)
- 王燕. 2015. 高温诱导番茄柱头外露的生理及分子基础的研究[D]. 硕士学位论文, 浙江大学, 导师: 卢钢. pp. 41-58 (Wang Y. 2015. Studies on the physiological and molecular basis of stigma exertion in tomato under high temperature[D]. Thesis for M. S., Zhejiang University, Supervisor: Lu G. pp. 41-58.)
- 王燕, 潘长田, 王洁, 等. 2015. 赤霉素对亚高温胁迫下番茄花柱外露及相关基因表达的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 41(4): 449-457. (Wang Y, Pan C T, Wang J et al. 2015. Effects of gibberellin on tomato stigma exertion and hormone-related gene expression under moderate heat stress[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 41(4): 449-457.)
- 张贺, 李景富, 庄磊, 等. 2012. 番茄新型雄性不育系创造及其制种应用初探[J]. 中国蔬菜, 6: 93-95, 108. (Zhang H, Li J F, Zhuang L. et al. 2012. Initial exploration about creation of new tomato male sterile line and its seed production technology[J]. China Vegetables, 6: 93-95, 108.)
- 张小全, 胡育玮, 武云杰, 等. 2018. 作物柱头外露性状研究进展[J]. 植物生理学报, 54(07): 1172-1178. (Zhang X Q, Hu Y W, Wu Y J. et al. 2018. Research progress of stigma exertion traits in crops[J]. Plant Physiology Journal, 54(7): 1172-1178.)
- Atanassova B. 1999. Functional male sterility (ps-2) in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and its application in breeding and hybrid seed production[J]. Euphytica, 107(1): 13-21.
- Atanassova B. 2000. Functional male sterility in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and its application in hybrid seed production[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 22(3): 221-225.
- Bernacchi D, Tanksley S D. 1997. An interspecific backcross of *Lycopersicon esculentum* X *L. Hirsutum*: Linkage analysis and a QTL study of sexual compatibility factors and floral traits[J]. Genetics, 147(2): 861-877.
- Bian H, Xie Y, Guo F, et al. 2012. Distinctive expression patterns and roles of the miRNA393/*TIR1* homolog module in regulating flag leaf inclination and primary and crown root growth in rice (*Oryza sativa*)[J]. New Phytologist, 196(1): 149-161.
- Boer D R, Freire-Rios A, Vandenberg W M, et al. 2014. Structural basis for DNA binding specificity by the auxin-dependent ARF transcription factors[J]. Cell, 156(3): 577-589.
- Browse J. 2009. The power of mutants for investigating jasmonate biosynthesis and signaling[J]. Phytochemistry, 69(13-14): 1539-1546.
- Carrera E, Ruiz-Rivero O, Peres L E P, et al. 2012. Characterization of the protera tomato mutant shows novel functions of the SIDEELLA protein in the control of flower morphology, cell division and expansion, and the Auxin-Signaling pathway during Fruit-Set and development[J]. Plant Physiology, 160(3): 1581-1596.
- Chen K Y, Cong B, Wing R, et al. 2007. Changes in regulation of a transcription factor lead to autogamy in cultivated tomatoes[J]. Science, 318(5850): 643-645.
- Chen K, Tanksley S D. 2004. High-resolution mapping and functional analysis of se2.1: A major stigma exertion quantitative trait locus associated with the evolution

- from allogamy to autogamy in the genus *Lycopersicon* [J]. *Genetics*, 168(3): 1563-1573.
- Cheng M Z, Gong C, Zhang B, et al. 2021. Morphological and anatomical characteristics of exserted stigma sterility and the location and function of *SLSt* (*Solanum lycopersicum* Long styles) gene in tomato[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(2): 505-518.
- de Martinis D, Cotti G, Hekker S T L, et al. 2002. Ethylene response to pollen tube growth in *Nicotiana tabacum* flowers[J]. *Planta*, 214(5): 806-812.
- Ding B, Li J, Gurung V, et al. 2021. The leaf polarity factors SGS3 and YABBYs regulate style elongation through auxin signaling in *Mimulus lewisii*[J]. *New Phytologist*, 232(5): 2191-2206.
- Enders T A, Strader L C. 2015. Auxin activity: Past, present, and future[J]. *American Journal of Botany*, 102(2): 180-196.
- Feys B, Be Nedetti C E, Turner P. 1994. *Arabidopsis* mutants selected for resistance to the phytotoxin coronatine are male sterile, insensitive to methyl jasmonate, and resistant to a bacterial pathogen[J]. *The Plant Cell*, 6(5): 751-759.
- Franco-Zorrilla J M, Lopez-Vidriero I, Carrasco J L, et al. 2014. DNA-binding specificities of plant transcription factors and their potential to define target genes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 111(6): 2367-2372.
- Fulton T M, Beck-Bunn T, Emmatty D, et al. 1997. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(5-6): 881-894.
- Georgiady M S, Whitkus R W, Lord E M. 2002. Genetic analysis of traits distinguishing outcrossing and self-pollinating forms of currant tomato, *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill[J]. *Genetics*, 161(1): 333-344.
- Gorguet B, Eggink P M, Oca A J, et al. 2008. Mapping and characterization of novel parthenocarpy QTLs in tomato [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(6): 755-767.
- Honma S, Bukovac M J. 1966. Inheritance of gibberellin induced heterostyly in the tomato[J]. *Euphytica*, 15(3): 362-364.
- Justyna W, Jian X, Daniela S, et al. 2008. Polar PIN localization directs auxin flow in plants[J]. *Science*, 312(5775): 883.
- Kai W, Fu Y, Wang J, et al. 2019. Functional analysis of *SINCE1* in pistil development and fruit set in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Scientific Reports*, 9(1): 16943.
- Katsir L, Schillmiller A L, Staswick P E, et al. 2008. COI1 is a critical component of a receptor for jasmonate and the bacterial virulence factor coronatine[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105(19): 7100-7105.
- Kazan K, Manners J M. 2013. MYC2: The master in action [J]. *Molecular Plant*, 6(3): 686-703.
- Kazan, Kemal. 2015. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 20(4): 219-229.
- Kepinski S, Leyser O. 2005. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor[J]. *Nature*, 435(7041): 441-445.
- Leivar P, Quail P H. 2011. PIFs: Pivotal components in a cellular signaling hub[J]. *Trends in Plant Science*, 16(1): 19-28.
- Li L, Zhao Y, Mccaig B C, et al. 2004. The tomato homolog of coronatine-insensitive1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development[J]. *The Plant Cell*, 16(1): 126-143.
- Liu N, Wu S, Van Houten J, et al. 2014. Down-regulation of AUXIN RESPONSE FACTORS 6 and 8 by microRNA 167 leads to floral development defects and female sterility in tomato[J]. *Journal of Experimental Botany*, 65(9): 2507-2520.
- Livne S, Lor V S, Nir I, et al. 2015. Uncovering DELLA-Independent gibberellin responses by characterizing new tomato procera mutants[J]. *The Plant Cell*, 27(6): 1579-1594.
- Lu S, Li Q, Wei H, et al. 2013. Ptr-miR397a is a negative regulator of laccase genes affecting lignin content in *Populus trichocarpa*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 110(26): 10848-10853.
- Martí C, Orzáez D, Ellul P, et al. 2007. Silencing of *DELLA* induces facultative parthenocarpy in tomato fruits[J]. *The Plant Journal*, 52(5): 865-876.
- Niu Y, Zhao T, Xu X, et al. 2017. Genome-wide identification and characterization of GRAS transcription factors in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *PeerJ*, 5(11): e3955.
- Noir S, B Mer M, Takahashi N, et al. 2013. Jasmonate controls leaf growth by repressing cell proliferation and the onset of endoreduplication while maintaining a potential Stand-By mode[J]. *Plant Physiology*, 161(4): 1930-1951.
- Paik I, Kathare P K, Kim J I, et al. 2017. Expanding roles of PIFs in signal integration from multiple processes[J]. *Molecular Plant*, 10(8): 1035-1046.
- Pan C, Yang D, Zhao X, et al. 2018. Tomato stigma exsertion induced by high temperature is associated with the jasmonate signalling pathway[J]. *Plant Cell and Environment*, 42(4): 1205-1221.
- Pan C, Ye L, Zheng Y, et al. 2017. Identification and expression profiling of microRNAs involved in the stigma ex-

- sertion under high-temperature stress in tomato[J]. BMC Genomics, 18(1): 843.
- Pattison R J, Catalá C. 2012. Evaluating auxin distribution in tomato (*Solanum lycopersicum*) through an analysis of the PIN and AUX/LAX gene families[J]. The Plant Journal, 70(4): 585-98.
- Peet M M, Sato S, Gardner R G. 1998. Comparing heat stress effects on male - fertile and male - sterile tomatoes[J]. Plant Cell and Environment, 21(2): 225-231.
- Poulios S, Vlachonassios K E. 2018. Synergistic action of GCN5 and CLAVATA1 in the regulation of gynoecium development in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 220(2): 593-608.
- Reyesolalde J I , VM Zúñigamayo, Serwatowska J, et al. 2017. The bHLH transcription factor SPATULA enables cytokinin signaling, and both activate auxin biosynthesis and transport genes at the medial domain of the gynoecium[J]. PLOS Genetics, 13(4): e1006726.
- Riccini A, Picarella M E, De Angelis F, et al. 2021. Bulk RNA-seq analysis to dissect the regulation of stigma position in tomato[J]. Plant Molecular Biology, 105(3): 263-285.
- Rick C M, Fobes J F, Holle M. 1977. Genetic variation in *Lycopersicon pimpinellifolium*: Evidence of evolutionary change in mating systems[J]. Plant Systematics and Evolution, 127(2): 139-170.
- Rick C M, Kesicki E, Fobes J F, et al. 1976. Genetic and biosystematic studies on two new sibling species of *Lycopersicon* from interandean Perú[J]. Theoretical and Applied Genetics, 47(2): 55-68.
- Salehin M, Li B, Tang M, et al. 2019. Auxin-sensitive Aux/IAA proteins mediate drought tolerance in *Arabidopsis* by regulating glucosinolate levels[J]. Nature Communications, 10(1): 4021.
- Sawhney V K, Polowick P L. 1986. Temperature-induced modifications in the surface features of stamens of a tomato mutant: An SEM study[J]. Protoplasma, 131(1): 75-81.
- Schubert R, Dobritsch S, Gruber C, et al. 2019. Tomato MYB21 acts in ovules to mediate Jasmonate-Regulated fertility[J]. The Plant Cell, 31(5): 1043-1062.
- Scott J W, George W L. 1980. Breeding and combining ability of heterostylous genotypes for hybrid seed production in *Lycopersicon esculentum* Mill[J]. Euphytica, 29(1): 135-144.
- Shang L, Song J, Yu H, et al. 2021. A mutation in a C2H2-type zinc finger transcription factor contributed to the transition towards self-pollination in cultivated tomato [J]. The Plant Cell, 33(10): 3293-3308.
- Singh S, Sawhney V K, Pearce D W. 2010. Temperature effects on endogenous indole-3-acetic acid levels in leaves and stamens of the normal and male sterile 'stamenless-2' mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)[J]. Plant Cell and Environment, 15(3): 373-377.
- Song S, Qi T, Huang H, et al. 2013. Regulation of stamen development by coordinated actions of jasmonate, auxin, and gibberellin in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant, 6(4): 1065-1073.
- Staniaszek M, Szajko K, Kozik E U, et al. 2012. The novel ps and ps-2 specific markers for selection of functional male sterile tomato lines in breeding programs and hybrids seed production[J]. The Journal of Agricultural Science, 4(10): 61.
- Varaud E, Brioude F, Szécsi J, et al. 2011. AUXIN RESPONSE FACTOR8 regulates *Arabidopsis* petal growth by interacting with the bHLH transcription factor BIG-PETALp[J]. The Plant Cell, 23(3): 973-983.
- Vosters S L, Jewell C P, Sherman N A, et al. 2014. The timing of molecular and morphological changes underlying reproductive transitions in wild tomatoes (*Solanum sect. Lycopersicon*) [J]. Molecular Ecology, 23(8): 1965-1978.
- Wang J. 2014. Regulation of flowering time by the miR156-mediated age pathway[J]. Journal of Experimental Botany, 65(17): 4723-4730.
- Wasternack C, Hause B. 2018. Jasmonates: Biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany[J]. Annals of Botany, 111(6): 1021-1058.
- Xu J, Driedonks N, Rutten M, et al. 2017. Mapping quantitative trait loci for heat tolerance of reproductive traits in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. Molecular Breeding, 37(5): 58.
- Yuan Z, Zhang D B, et al. 2015. Roles of jasmonate signalling in plant inflorescence and flower development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 27: 44-51.
- Zhang M, Zhang X, Guo L, et al. 2019. Single-base resolution methylome of cotton cytoplasmic male sterility system reveals epigenomic changes in response to high-temperature stress during anther development[J]. Journal of Experimental Botany, 71(3): 951-969.
- Zheng K, Wang Y, Na Z, et al. 2017. Involvement of PACLOBUTRAZOL RESISTANCE6/KIDARI, an atypical bHLH transcription factor, in auxin responses in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 8: 1813.