

胚胎败育与内源激素变化的关系研究进展

黄华宁¹, 贺军虎^{2*}, 赵小青², 陈华蕊², 陈业渊²

(1. 金盾出版社, 北京 100036; 2. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南儋州 571737)

摘要 总结了近年来内源激素的变化对胚胎发育影响的研究, 揭示胚胎败育与内源激素的关系, 为深入研究打下基础。

关键词 胚胎; 败育; 内源激素

中图分类号 S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)32-12534-03

Research Progress on the Relationship between the Change of Endogenous Hormones and Embryo Abortion

HUANG Hua-ning et al (Jindun Publishing House, Beijing 100036)

Abstract Researches about effects of the change of endogenous hormones on embryo abortion in recent years were summarized, the relationship between embryo abortion and endogenous hormone was revealed, which will lay a foundation for further study.

Key words Embryo; Abortion; Endogenous hormone

胚胎败育即种子败育, 在许多植物中普遍存在, 使得产量损失严重。在果树远缘杂交和不同倍性亲本之间杂交的过程中, 常因杂种胚早期败育而难以形成有生命力的种子, 使得常规杂交育种很难顺利进行。有关种子败育的内在机理及外部影响因素一直是国内外育种专家研究的热点。胚胎败育与其体内激素的关系特别密切。笔者就影响种子败育与激素的关系进行论述, 为胚胎败育的研究提供借鉴。

1 胚胎败育与其内源激素的关系

在坐果和发育过程中, 果实的内源激素起着连续的协调作用^[1-3]。利用雄性不育 1 号和胚胎高度败育的梨枣果实的研究表明, 发育正常胚胎中 IAA、GA₃、CTK 的含量高而 ABA 的含量低, 高水平的 ZT 和 IAA 有利于胚胎的正常发育^[4]。在荔枝胚胎发育中也发现, 发育正常胚胎中 IAA、GA₃、CTK 的含量高而 ABA 的含量低^[5]。也有研究认为, 荔枝焦核品种幼胚中的 ABA 含量低于大核品种, 而胚乳中的 ABA 含量高于大核的, 且幼胚和胚乳中 CTK 含量显著高于大核^[6]。

GA 活性在种子和果肉之间分布不同, 并与胚胎败育相关。在胚胎败育的果皮和种子中, GA 活性下降迅速。GA 在单性结实果实的细胞扩张和心皮细胞的分裂中起作用^[7]。研究发现, 当无核禾下串荔枝品种在花后生长促进类物质的激素达到最高值时, 大核怀枝品种生长促进类物质的含量很低^[8]。而 IAA 作为一种植物单性结实的诱导激素, 对胚胎败育也有一定的触发作用^[9]。

ABA 出现在果实发育的中后期^[4,10], 并且随着果实发育成熟累积, 不同品种和部位 ABA 含量及其变化趋势不同。在硬核期以前, 仅在高度败育品种梨枣(胚胎败育型)果肉中检测到 ABA, 以后各期测定结果均显示无种子果肉内 ABA 含量高于有种子果肉。胚败育与其内源激素含量及其

激素平衡有着密切的联系。胚中 ABA 含量的急剧上升改变了 (IAA + GA₃ + ZT)/ABA 的正常配比, 是导致胚胎败育的一个重要因素^[5-6,10]。有研究表明, 玉米胚胎败育不是由碳水化合物供应不足导致的。在败育进程之前, 从穗轴向籽粒运输糖时已经减少, 而 IAA、CTK、ABA 激素的变化只在败育结束完成时才观察到, 败育籽粒中 ABA 含量高而 IAA 低于正常, ABA 可败育启动后促进败育^[11-12]。Reed 等^[13]研究了玉米籽粒败育前后内源激素的变化与胚胎败育的关系, 认为单一的内源激素变化不足以说明败育的成因。籽粒败育可能与乙烯有关。张凤路等^[14]以果穗顶端败育类型玉米杂交种为材料进行研究, 发现在授粉后 0~8 d, 不同类型籽粒间 IAA、GA、ABA 的浓度无明显差异, 而在授粉后 4~8 d 败育籽粒的 CTK 含量显著小于正常。进一步的研究表明, 乙烯比内源激素出现得早, 且差异明显。而花后 0~6 d 是顶部玉米籽粒对乙烯的敏感期, 此时正值中下部籽粒乙烯释放高峰期。由于乙烯可降低胚乳细胞核数, 降低可溶性酸性转化酶活性, 籽粒在发育早期库活性降低, 代谢活性减弱, 内源激素间平衡比例关系失调, 造成顶部籽粒的大量败育。因此, 乙烯是籽粒败育的诱导因素, 而体内 GA₃、IAA、ABA 激素变化是由乙烯信号诱导而成的。

2 胚胎败育与其果肉中内源激素的关系

研究发现, 荔枝胚胎正常与败育果实的果皮生长间差异不显著^[15-16]。在种子败育前, 果皮、果肉和种子的发育密切相关。胚胎的发育在某一时间段抑制着果肉的发育。

果实大小与种子数目相关, 并决定果实的养分竞争^[11]。在豌豆上的研究表明, IAA 和 GA₃ 在种子中合成、传递到果肉中, 并且调节其生长, 种子诱导豌豆果皮的生长^[17], 没有种子会让果肉的生长迅速下降。在生长早期, 果肉细胞分裂和增大是由于 GA 和 IAA 的相互作用^[18]。

祁业凤等^[10]研究认为, 在枣果实发育过程中, 果肉和种子之间存在营养成分的竞争。保持种子早期较高水平的生长, 促进类激素 ZT、IAA 和 GA₃, 是确保其正常发育的重要条件。而果肉中高含量的生长类物质不利于其胚胎发育。梨枣幼胚的高度败育是由于其果肉生长发育早期 ZT、GA₃、

基金项目 农业部公益性行业科技项目(201203092)。
作者简介 黄华宁(1978-), 女, 陕西蓝田人, 农艺师, 出版专业中级, 从事农业期刊编辑工作。* 通讯作者, 副研究员, 从事果树生理生态方面的研究。

收稿日期 2013-10-17

IAA 水平高,吸收营养的能力远大于幼胚,幼胚得不到充足营养。相对应的是,在胚胎正常的冬枣种子中 IAA、ZR 含量在整个生长发育期皆高于果肉。王玖瑞等^[4]在研究雄性不育 1 号枣果实发育过程中发现,无籽果肉(种胚发生败育) ZT 含量始终高于有种子果肉(含正常种胚),梨枣无种子果肉 GA_3 含量在硬核期出现一个峰值,枣种子 ZT、 GA_3 和 IAA 含量高于果肉,有利于枣种子的早期发育。通过对葡萄胚胎败育的研究,发现有籽品种 Italia 果肉中的 ABA 含量最高,无籽的 Perlette 品种最低,而空壳的品种 Cvaus 中处于中间状态;有籽及其败育的品种与无籽葡萄果肉中激素的变化模式不一样^[19]。李建国等^[20]研究认为,大核果皮中 GA_3 、IAA 含量和 $(IAA + ZRs + GA_3)/ABA$ 比值均高于焦核果皮,但 ZRs 含量和 ZRs/ABA 比值较低。邱燕平等^[8]研究发现,在大核荔枝品种淮枝胚胎的发育过程中, $(IAA + ZRs + GA_3)/ABA$ 比值逐渐升高,而果皮、假果皮中 $(IAA + ZRs + GA_3)/ABA$ 比值下降,小核品种糯米糍随着胚胎的败育,其种子中 $(IAA + ZRs + GA_3)/ABA$ 比值下降,到后期种子失去内源激素产生中心的功能,测不出其内源激素。但是,假种皮在生长初期具有较高的 $(IAA + ZRs + GA_3)/ABA$ 比值。

3 无籽果实的发育机理

作物授粉、受精不良或中途胚胎败育均能产生无籽果实。另外,外喷 GA 和青鲜素试剂也可以诱导无胚或细核果实的生成^[21-22]。

一般来说,胚珠或胚胎败育变性,妨碍正常水果的发育。在芒果脱落的过程中,激素发挥重要的作用。果实的脱落与内源激素水平有密切关系^[23-24]。从正常发育的苹果种子中鉴定出 GA,但在产生离层的果实种子(即将脱落)中无^[25]。在糯米糍荔枝胚乳解体和胚胎败育的 2 个阶段,CTK、GAs 的构成和含量急剧变化,表明与其坐果期的连续性生理落果有关^[26]。在焦核龙眼果实生长中、后期,由于失去液态胚乳,胚胎发生败育,因而生成的激素骤减,造成养分竞争削弱,引发焦核果脱落^[27]。因此,胚的正常发育对维持果实后期的生长、发育有重要意义^[8]。在果实发育前期,以 IAA 为主包括 GA_3 和 CTK 等内源激素作为一种信号在果肉和种子之间起着直接或间接的协调作用^[28]。有籽果实的发育是依赖种子和果肉中激素共同调节的。正常受精提高种子中 GA_3 、ZT 的水平,保证胚胎的正常发育。种子中的 IAA 和 GA_3 可以促进果皮增长^[29]。

无核果实的发育是由 IAA、CTK、 GA_3 及其混合物的诱导形成的。种子以外的组织中激素水平的提高可能促使果实生长^[7]。诸多研究表明,无籽果实果肉在生长后期 IAA 的含量水平超过有籽的^[8-9,30]。

小核荔枝品种糯米糍在种子失去产生内源激素的能力以后,假种皮在生长初期仍具有较高的 $(GA_3 + IAA + CTK)/ABA$ 比值,生长促进类激素保持在较高水平,不影响果肉的正常生长^[8,31]。焦核果实的正常发育与其果皮中有较高的 CTK,特别是较高的 CTK/ABA 比值有关^[20]。王碧青等^[32]认为,在禾虾串荔枝开花前后,较高浓度的 GA_3 、CTK 和开花后

IAA 升高、ABA 的持续下降与其不授粉子房能继续增大发育、单性结果的关系密切。

有研究表明,种子是芒果 GA 的主要来源,果肉中含量很少^[33]。内源 GA 和 CTK 含量与芒果果实的生长存在相关性,在大果中的含量高于小果^[34-35]。胚胎正常果实中含有高含量的 ZT 和 GA。低含量的 IAA 和 ABA 是细核果发育缓慢、最终较小的主要原因,并且最终导致大部分果实脱落^[36]。

在辣椒^[31]上的研究表明,败育果实的生长得益于其心皮作为种子替代物的生长。心皮替代物是由不正常的胚珠转化而成的,在雌性不育与单性结实之间存在着紧密的关系。单性结实能力可能为单个的隐性基因所控制,而心皮替代物的表现型与单性结实性状不能连锁到同一个单个的基因位点。由此推测,在缺乏授粉受精诱导单性结果的同时,心皮替代物的生长代替发育的种子在促进辣椒果实发育中的作用^[31]。

对于果树胚胎败育的研究,前期主要集中在激素变化对胚胎发育的影响上。但是,由于坐果后几天内的内激素含量波动较大,而热带果树如芒果、荔枝等花序开花的非一致性导致坐果时间难以界定,也带来研究激素和胚胎败育的复杂性。果实胚胎败育的研究,一方面需要胚胎解剖结构作以佐证,另一方面需要延伸到花期花器官的变化。通过其他作物研究方法的多样性,如通过其他作物胚胎败育与激素有关基因的调控关系的深入研究,期待能对果树胚胎败育的研究带来新的突破。

参考文献

- [1] RAM S. Naturally occurring hormones of mango and their role in growth and drop of the Fruitfruit[J]. Acta Horticulturae (ISHS), 1992, 321: 400 - 411.
- [2] KIYOHIDE K, YAMAMOTO Y A, GOTO G A, et al. Changes in ABA, IAA and GAs contents in reproductive organs of satsuma mandarin Kiyohide kojimal[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1996, 65(2): 237 - 243.
- [3] 陈杰忠, 赵红业, 叶自行. 水分胁迫对芒果成花效应及内源激素变化的影响[J]. 热带作物学报, 2000, 21(2): 74 - 79.
- [4] 王玖瑞, 梁海永, 刘孟军. 枣雄性不育种质胚败育与内源激素变化的关系[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 367 - 371.
- [5] 陈伟, 吕柳新, 叶陈亮, 等. 荔枝胚胎败育与胚珠内源激素关系的研究[J]. 热带作物学报, 2000, 21(3): 34 - 38.
- [6] 张以顺, 向旭, 黄上志, 等. 荔枝胚败育过程中内源激素与蛋白质含量的变化[J]. 植物生理与分子生物学报, 2003, 29(3): 233 - 238.
- [7] ADAM A V, KOLTUNOW A M. Genetic analysis of growth regulator induced parthenocarp in arabidopsis[J]. Plant Physiology, 1999, 121: 437 - 451.
- [8] 邱燕平, 向旭, 王碧青, 等. 荔枝三种结实类型内源激素的平衡与坐果机理[J]. 果树科学, 1998, 15(1): 39 - 43.
- [9] CARMÍ C N, SALTS S Y, DEDICOVA D B, et al. Rivka Barg. Induction of parthenocarp in tomato via specific expression of the rolB gene in the ovary[J]. Planta, 2003, 217(5): 726 - 735.
- [10] 祁业凤, 刘孟军. 两个胚败育率不同的枣品种果实生育期内源激素的变化[J]. 园艺学报, 2004, 31(6): 800 - 802.
- [11] STEPHENSON S A G, DEVLIN D B, BRIAN HORTON H J. The effects of seed number and prior fruit dominance on the pattern of fruit production in *Cucurbitis pepo* (Zucchini Squash)[J]. Annals of Botany, 1988, 62(6): 653 - 661.
- [12] REED A J, SINGLETARY G W. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion[J]. Plant Physiology, 1989, 91(3): 986 - 992.
- [13] REED A J, SINGLETARY G W. Roles of carborhydrate supply and phyto-

hormones in maize kernel abortion[J]. Plant Physiol,1989,91:986-992.

[14] 张凤路,王志敏,赵明,等. 玉米籽粒败育过程的激素变化[J]. 中国农业大学学报,1999,4(3):1-4.

[15] HUANG H B,HUANG XU J K. The developmental patterns of fruit tissues and their correlative relationships in *Litchi chinensis* Sonn[J]. Scientia Horticulturae,1983,19(3/4):335-342.

[16] 李建国,黄辉白. 荔枝液态胚乳对果实生长和脱落的影响[J]. 园艺学报,2006,33(1):23-27.

[17] VAN HUIZEN R,OZGA J A,REINECKE D M. Influence of auxin and gibberellin on in vivo protein synthesis during early pea fruit growth[J]. Plant Physiology,1996,112(1):53-59.

[18] OZGA O J A,VAN HUIZEN R,REINECKE D M. Hormone and seed specific regulation of pea fruit growth[J]. Plant Physiology,2002,128(4):1379-1389.

[19] NILGÜN G B,HARMANKAYA N. Changes in endogenous hormone levels during the ripening of grape cultivars having different berry set mechanisms[J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry,2005,29(3):205-210.

[20] 李建国,周碧燕. 大核和焦核“桂味”荔枝果实发育及其发育期间果皮中内源激素含量的变化比较[J]. 植物生理学通讯,2005,41(5):587-590.

[21] 刁森标,官雪芳. 赤霉素和青鲜素诱导荔枝果实无核或细核试验[J]. 中国南方果树,1998,27(4):25.

[22] 周碧燕,李建国,黄旭明,等. 荔枝大核品种诱导焦核结果研究[J]. 果树学报,2002,19(2):111-114.

[23] ROBERTO N E,DAVENPORT T L. Abscission of mango fruitlets as influenced by enhanced ethylene biosynthesis[J]. Plant Physiology,1986,82(4):991-994.

[24] ROBERT N E,DAVENPORT T L. Abscission and ethylene production in mango (*Mangifera indica* L.) fruit cv. Tommy Atkins[J]. Proceedings of the Florida. State. Horticultural. Society,1983,96:185-188.

[25] AVANZI S,VERNIERI P,CECCARELLI N,et al. Developmental stages

and gibberellin activity in ovules of abscission abscission-affected fruits of *Malus domestica* Borkh[J]. Journal of. Plant Physiology,1988,132(1):10-15.

[26] 向旭,张展薇,邱燕平,等. 糯米糍荔枝坐果与内源激素的关系[J]. 园艺学报,1994,21(1):1-6.

[27] 王晶,罗国光. 巨峰葡萄胚和胚乳的发育[J]. 园艺学报,1996,23(2):191-193.

[28] ROTINO G L,PERRI E,ZOTTINI M,et al. Genetic engineering of parthenocarpic plants[J]. Nature Biotechnology,1997,15(13):1398-1401.

[29] CHEIKH W B,JOAN J P,FRANCISCO R T,et al. Pollination increases gibberellin levels in developing ovaries of seeded varieties of citrus[J]. Plant Physiology,1997,114(2):557-564.

[30] GARCIA-PAPI M A,GARCIA-MARTINEZ J L. Endogenous plant growth substances content in young fruits of seeded and seedless Clementine Mmandar in as related to fruit set and development[J]. Scientia Horticulturae,1984,22(3):265-274.

[31] TIWARI T A. Parthenocarpic fruit development in *Capsicum annum* [D]. Wageningen,the Netherlands:Wageningen University,2011.

[32] 王碧青,邱燕萍,向旭,等. 荔枝结果过程中内源激素变化及单性结果的诱导[J]. 园艺学报,1997,24(1):19-24.

[33] RAM S. Hormonal control of fruit growth and fruit drop in mango cv. Dashehari[J]. Acta Horticulturae,1983,134:169-178.

[34] KRISANAPOOK K,PHAVAPHUTANON L,KAEWLADDAKORN V,et al. Studies on fruit growth,levels of GA-like substances and CK-like substances in fruits of mango cv. Khiew sawoey[J]. Acta Horticulturae,2000,509:697-704.

[35] CHEN W S. Cytokinins of the developing mango fruit. Isolation,identification,and changes in levels during maturation[J]. Plant Physiology,1983,71(2):356-361.

[36] SHABAN A E A,IBRAHIM A S A. Comparative study on normal and nubbin fruits of some mango cultivars[J]. Australian Journal of Basic and Applied Sciences,2009,3(3):2166-2175.

(上接第 12533 页)

水平显著高于其他不育系,恢复系 D02R、57R 可溶性糖含量在 0.05 水平显著高于其他恢复系,杂交油菜品种(系)宝油 85、D1918、D0241、D257 叶片中可溶性糖含量在 0.05 水平显

著高于其他杂交油菜品种(系)。这说明不育系 1923AB、4281AB、恢复系 D02R、57R、杂交油菜品种宝油 85、D1918、D0357、D257 抗耐低温冷(冻)性比同类型材料或品种(系)更强。这与大田实际调查结果相符合。

表 1 各材料或品种的可溶性糖的百分含量 %

材料	名称	叶片可溶性糖含量	材料	名称	叶片可溶性糖含量
不育系	1923AB	31.03	恢复系	3984A * 3916R	- 14.04
	942A * 1923	9.20		显 R1	28.54
	5862 * 1536B	- 5.53		浙 18R	16.81
	4281AB	24.41		D02R	30.76
	2AB	7.76		显 R57	30.35
	(油 06 - 31 * 22746) AB	13.59	杂交品种(系)	1021R	7.99
	(1927 * 1601 * 408) AB	17.72		宝油 85	42.82
	(292 * 84004 * 3231) AB	22.18		宝油 517	23.79
	1536AB	21.43		D257	35.46
	(2812 * 早 821) A * 3B	- 28.09		D1918	39.35
	3361AB	- 9.92		D0241	29.74
	3984AB	6.03		D4818	17.38

参考文献

[1] 朱慧霞,孙万仓,邓斌,等. 白菜型冬油菜品种的抗寒性及其生理生化特性[J]. 西北农业学报,2007,16(4):34-38.

[2] 盖明,牛俊义,孙万仓,等. 降温处理对白菜型油菜品种抗寒生理指标的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2005,40(2):182-185.

[3] 徐润芳,杨经泽,徐育松,等. 油菜可溶性糖的积累与越冬保苗的关系

[J]. 中国油料,1983(4):9-13.

[4] 张东昱,盖明,牛俊义,等. 白菜型油菜抗寒生理生化特性动态研究[J]. 甘肃农业大学学报,2011,46(3):43-48.

[5] 秦信蓉,沈奇,喻时周,等. 甘蓝型油菜黄籽双低抗耐低温(冻)不育系 1923AB 的选育[J]. 天津农业科学,2013,19(3):73-76.