

# 果形建成基因研究进展及其对佛手果形发育研究的启示

廖芳蕾, 陈泽宇, 徐启越, 杨 莉, 陈文荣, 郭卫东\*

(浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

**摘要:** 果实的形态发育受多个基因的调控, *SUN*、*OVATE*、*FAS* 基因及其所属基因家族在果形建成中发挥重要作用。综述了上述果形建成基因在番茄及其他园艺作物中的研究进展。佛手具有指状果形, 在佛手中分离出了果形建成相关基因家族中的部分成员, 总结其他物种果形建成基因的研究进展将为揭示佛手果形建成机制提供参考。

**关键词:** 佛手; 果形建成; *SUN* 基因; *OVATE* 基因; *FAS* 基因

**中图分类号:** Q 78; S 666.9 **文献标志码:** A **文章编号:** 0513-353X (2018) 09-1701-14

## A Review on Fruit-shaping Genes Study: Reference for Fruit Pattern Formation in Fingered Citron

LIAO Fanglei, CHEN Zeyu, XU Qiyue, YANG Li, CHEN Wenrong, and GUO Weidong\*

(College of Chemistry and Life Sciences in Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

**Abstract:** The fruit shaping is regulated by multiple genes, and gene families such as *SUN*, *OVATE*, *FAS* and their gene families play important roles during this process. This paper reviewed the progress of the research on fruit-shaping genes in various plants, such like tomato and other horticultural plants. Fingered citron exhibits finger-shape fruit. Part of the fruit-shaping genes were isolated and identified from fingered citron. This review will give a clue for unraveling the mechanism of the fruit pattern formation in fingered citron.

**Keywords:** fingered citron; fruit shaping; *SUN*; *OVATE*; *FAS*

果形是园艺作物的重要性状, 是食用和观赏果实的外观品质之一 (乔军 等, 2011)。以计算机可视系统分析果形 (Costa et al., 2011), 结合 SSR 标记或 AFLP 标记 (Ganopoulos et al., 2011; Sun et al., 2012)、基因组测序与群体遗传图谱构建 (苗晗 等, 2011)、精细 QTL 定位技术等, 可准确定位控制果形的单个基因 (Cao et al., 2015; 王磊 等, 2016)。番茄生长周期短, 基因组小, 驯化过程积累了丰富的果形材料, 是研究果形建成的模式植物。随着番茄基因组序列的发表及 QTL 遗传分析的推进, 番茄果形建成基因逐一被解析, 一些重要的果形建成基因如 *SUN*、*OVATE*、*FAS* 等已被分离, 其他植物的同源基因在果形建成中也扮演着重要角色 (Monforte et al., 2014)。

香橼 (*Citrus medica* L.), 又称枸橼, 其果形一般为圆球形 (Karp & Hu, 2018)。香橼有很多变种, 根据心皮是否分裂、果实是否呈指状, 分为无指香橼和指状香橼 (Ramadugu et al., 2015), 在

收稿日期: 2018-07-02; 修回日期: 2018-08-28

基金项目: 浙江省自然科学基金项目 (LY17C020001); 浙江省科技厅公益性项目 (2016C32010)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: gwd@zjnu.cn)

两者之间也存在中间类型, 如香橼佛手、木里香橼 (Karp & Hu, 2018)。佛手 (*Citrus medica* L. var. *sarcodactylis* Swingle) 是中国特有的柑橘属栽培植物, 属于指状香橼, 其果形独特, 顶端呈指状开裂 (廖芳蕾 等, 2013)。佛手果实具有较高的观赏、药用和加工价值 (Karp & Hu, 2018)。香橼原种的果形与佛手指状果形差异较大 (图 1), 两者果形差异的原因值得探究。

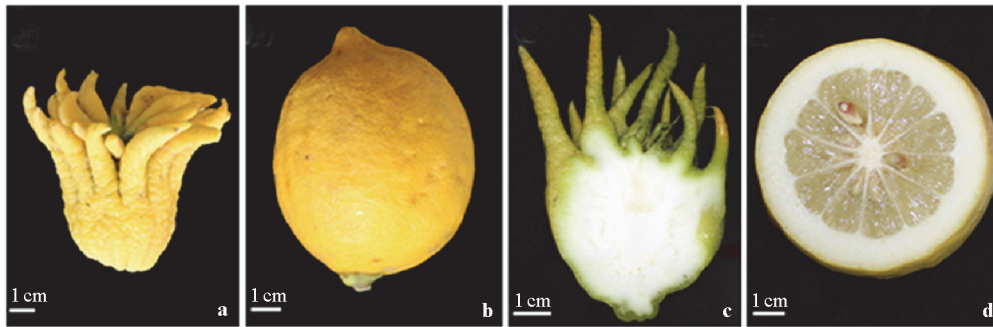


图 1 佛手和香橼的果形对比图

a、c: 佛手; b、d: 香橼; c、d: 果实的切面图 (a、b 图为作者拍摄, c、d 图来自 Liao et al., 2017)。

Fig. 1 Comparison of fruit shape between fingered citron and citron

a, c: Fruit of fingered citron; b, d: Fruit of citron; c, d: The cross section of the fruits.

调控果形建成的基因家族在同科植物中功能保守, 如 *PavCNR12* 控制甜樱桃果形 (de Franceschi et al., 2013), 与 *PavCNR12* 同家族并且相似度较高的 *PbCNR6* 也控制梨果形 (Tian et al., 2016)。不仅如此, 番茄中分离的果形建成基因家族在其他作物中也有相似功能 (van der Knaap et al., 2014; van der Knaap & Østergaard, 2017)。因此, 参考模式植物的果形基因研究, 在其他植物中分离鉴定同家族基因并进行功能分析, 也是非模式植物果形研究的重要手段。现以番茄、苹果、黄瓜等园艺作物为例, 综述果形基因家族的研究进展, 并预测 *SUN*、*OVATE* 和 *FAS* 基因所属家族在甜橙中的分布 (甜橙基因组数据库来自 <http://citrus.hzau.edu.cn/orange/index.php>, Jiao et al., 2013; Xu et al., 2013), 为揭示佛手的果形建成机制提供参考。

番茄果形发育的关键时期曾被分为 7 个阶段, 花发育是果形建成的早期阶段 (van der Knaap et al., 2014)。*WUS* (*WUSCHEL*) 的下调是雌蕊心皮发育的起始 (Galli & Gallavotti, 2016)。*CLV-WUS* (*CLAVATA-WUSCHEL*) 途径通过决定花器官的数量来影响果形建成过程, 该途径在高等植物中十分保守 (Galli & Gallavotti, 2016)。番茄 *CLV* 同源基因有 *FAB* (*FASCIATED AND BRANCHED*)、*FIN* (*FASCIATED INFLORESCENCE*)、*SICLV3* 等, *SICLV3* 与 *CLV1* 结合可下调 *WUS* 的表达 (Xu et al., 2015)。*AG* (*AGAMOUS*) 也可直接抑制 *WUS* 的表达 (Liu et al., 2011)。番茄的 *TAG1* (*TOMATO AGAMOUS*) 是 *AG* 的同源基因, RNAi 抑制 *TAG1* 可导致番茄心皮发育异常 (Gimenez et al., 2016)。生长素响应因子 *ETT* (*ETTIN*) 与 *IND* (*INDEHISCENT*) (属于 bHLH, 即 basic helix-loop-helix 蛋白) 结合, 以负反馈的方式来决定雌蕊柱头的发育; *IND* 也可与另一个 bHLH 蛋白——*SPT* (*SPATULA*) 互作, 调节柱头的辐射对称性 (Deb et al., 2018)。

*SUN*、*OVATE*、*FAS*、*LC*、*CNR* (*Cell Number Regulator*) 和 *SLKLUH* 等分别在番茄果实发育的不同阶段控制果形建成 (van der Knaap et al., 2014)。自雌蕊原基启动后, *OVATE* 就开始在果形发育中发挥作用 (Liu et al., 2002)。*SUN* 在授粉后开始启动 (Wu et al., 2011)。*fas* 突变与 *lc* 突变可造成番茄心皮数增多 (van der Knaap et al., 2014); *lc* 突变心皮数增多较 *fas* 少 (Lippman & Tanksley, 2001)。研究认为, 番茄 *WUSCHEL* (*SIWUS*) 可能定位于 *lc* 基因座 (Li et al., 2017);

*KLUH/PLASTOCHRON1* 可能是番茄 *fw3.2* QTL 之下的同源基因, 该基因在授粉后影响果实大小 (Zhang et al., 2012); 番茄 *CSR* (*Cell Size Regulator*) 在授粉后 5 d 表达, 在授粉后 25 ~ 33 d 达到最高, 在果实成熟前极速下降, *CSR* 可以控制心皮细胞的大小, 从而改变果形大小 (Mu et al., 2017)。

综合番茄等模式作物的果形研究结果, 果形发育过程主要划分为 3 个阶段, 即开花前心皮原基形成、雌蕊建成、授粉后果实发育 (van der Knaap & Østergaard, 2017), 本文中重点阐述雌蕊建成后 *SUN*、*OVATE*、*FAS* 等基因及其所属家族在番茄及其他园艺作物中的研究进展。

## 1 *SUN* 基因及 IQD 家族研究进展

IQD 蛋白是植物特有的一类钙调素结合蛋白。*SUN* 基因属于 IQD (IQ67-domain) 基因家族, 这一类基因是在拟南芥和水稻中发现的 (Abel et al., 2005)。IQ67 结构域是 *SUN* 家族的特征结构域 (Abel et al., 2005)。经过全基因组水平的 IQD 家族基因分析, 植物特异 IQD 基因家族已在拟南芥 (Abel et al., 2005)、水稻 (Abel et al., 2005)、番茄 (Rodríguez et al., 2011)、玉米 (Cai et al., 2016)、大豆 (Feng et al., 2014)、毛竹 (Wu et al., 2016)、二穗短柄草 (Filiz et al., 2013)、毛果杨 (Ma et al., 2014) 等的基因组中全面注解, 并具有以下特征: 除去毛果杨中有 40 个 IQD, 其他物种一般有约 30 个 IQD 蛋白; IQD 可被分为 4 个亚家族; IQD 在体外可与钙调素 (calmodulin) 蛋白结合; IQD 可能会参与胁迫应答。

番茄 *SUN* 基因是 IQD 家族基因中唯一位于 7 号染色体的基因 (van der Knaap & Tanksley, 2001)。该基因在子房和幼果中表达, 既影响营养器官的形态, 也引起花器官和授粉后细胞分裂旺盛期果实的拉长 (Wu et al., 2011, 2015)。*sun* 突变体是番茄 10 号染色体上反转座子 Rider 调节的一段 24 kb 的插入, 导致 *SUN* 在 7 号染色体的重复 (Xiao et al., 2008; Jiang et al., 2009)。在圆果果形番茄中过表达 *SUN* 会导致果实拉长, 但对果实质量没有明显作用 (Wu et al., 2011)。早期研究推测 *SUN* 通过增加细胞纵向分裂次数、减少横向分裂次数来改变果形 (Levy et al., 2005; Yan et al., 2008; Wu et al., 2011)。随后研究发现 *SUN* 是钙调蛋白, 可以和其他钙调蛋白结合, 来调节细胞数量在不同轴向上的增长, 从而控制番茄果形 (Abel et al., 2013; Bürstenbinder et al., 2013)。通过对野生型番茄和 *SUN* 超表达番茄果实的转录组数据比较, 证明 *SUN* 的作用确实与细胞分裂、细胞壁模式建成相关 (Clevenger et al., 2015)。*AtIQD12* 是番茄 *SUN* 同源基因, 定位于微管, 该结果确证了 IQD 家族可与细胞骨架相结合 (Bürstenbinder et al., 2017a, 2017b)。

IQD 家族成员的基因功能在其他作物, 如玉米 (Cai et al., 2016)、大豆 (Feng et al., 2014)、毛竹 (Wu et al., 2016) 中, 都与非生物胁迫应答有关。从长形黄瓜 WI7238 株系分离的 *CsSUN* 是番茄 *SUN* 的同源基因 (Pan et al., 2017)。*CsSUN* 在突变系 WI7239 中 (其表型为圆形黄瓜) 表达量降低, 且外显子中缺失 161 bp, 该结果提示 *CsSUN* 的功能与 *SISUN* 类似, 可能与果实的拉长正相关 (Pan et al., 2017)。IQD 蛋白家族的 *CIFSI* 基因是从西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai] 中分离的, *CIFSI* 上一段 159 bp 的缺失会引起西瓜果形的拉长 (Dou et al., 2018)。

作者将拟南芥的 *SUN* (*IQD1*) 的 IQ67 结构域的蛋白序列在甜橙基因组数据库搜索, 发现甜橙中有 37 个 *SUN* 家族的基因 (表 1)。廖芳蕾等 (2016) 在佛手中克隆了 *CmsSUN20*, 佛手的 *CmsSUN20* 与甜橙的相似性较高 (大于 95%), 进化树分析发现佛手的 *CmsSUN20* 与烟草、番茄、拟南芥的亲缘关系不高; *CmsSUN20* 在佛手雌雄蕊中的表达高于其他营养组织, 也显著高于香橼, 显示该基因可能与佛手果形的伸长有关。

表 1 甜橙基因组的果形建成基因和佛手中的相关基因  
 Table 1 Fruit-shaping genes in sweet orange and related genes fingered citron

| 基因家族<br>Gene family | 甜橙中的预测基因<br>Predicted genes in sweet orange  | 佛手中分离的基因<br>Related genes in<br>fingered citron  |
|---------------------|--|--|
| 基因数<br>Number       | 基因登录号<br>Accession number  |  |
| <i>SUN</i>          | 37<br>Cs6g04880.4, Cs6g04880.3, Cs6g04880.2, Cs6g04880.1, Cs7g27510.2,<br>Cs7g27510.5, Cs7g27510.3, Cs7g27510.4, Cs7g27510.1, Cs8g14390.5,<br>Cs8g14390.4, Cs8g14390.2, Cs8g14390.3, Cs4g18290.1, Cs8g14390.1,<br>orange1.lt03542.1, orange1.lt03542.2, Cs2g05140.1, Cs2g05140.2, Cs7g25470.1,<br>Cs1g18050.1, orange1.lt00560.1, Cs7g02420.1, Cs2g20270.1, Cs2g20270.2,<br>orange1.lt02739.3, orange1.lt00650.2, orange1.lt00650.1, Cs5g01370.2,<br>Cs5g01370.1, orange1.lt02739.1, orange1.lt02739.2, Cs2g20270.3, Cs9g07570.1,<br>orange1.lt05189.1, Cs6g07940.1, Cs7g04200.1 | <i>CmsSUN20</i>  |
| <i>OVATE</i>        | 14<br>Cs3g24650.1, Cs1g23880.1, Cs4g15790.1, Cs6g13930.1, Cs6g12500.1,<br>Orange1.lt03918.1, Cs6g09800.1, Cs6g13940.1, Cs5g31090.1, Cs9g07000.1,<br>Cs7g23170.1, Cs2g02530.1, Cs6g12490.1, Cs1g14460.1   | <i>CmsOVATE</i> , <i>CmsOFP7</i> ,<br><i>CmsOFP12</i>                                    |
| <i>YABBY</i>        | 14<br>Cs4g18050.2, Cs4g18050.1, Cs8g14260.2, Cs8g14260.1, Cs4g18050.3,<br>orange1.lt00208.1, Cs5g09240.2, Cs4g18050.4, Cs5g09240.1, Cs7g11750.1,<br>orange1.lt00208.2, Cs7g08890.1, Cs5g09240.3, Cs8g15820.1   | <i>CmsYABBY5</i> , <i>CmsCRC</i> ,<br><i>CmsINO</i> , <i>CmsYAB2</i> ,<br><i>CmsYAB1</i> |

## 2 *OVATE* 基因及 OFP 研究进展

*OVATE* 基因首次在番茄中被鉴定出，位于番茄的 2 号染色体上，该基因在 C 端编码 1 个含 70 个氨基酸的蛋白 (Liu et al., 2002)，这个氨基酸序列在植物中是保守的，被称为 *OVATE* 结构域，包含这个结构域的蛋白被称为 *OVATE* 家族蛋白 (*OVATE Family Proteins*, *OFP*)。

*OFP* 在番茄、拟南芥 (Liu et al., 2014)、苔藓、石松门植物等所有陆生植物中都存在，其中被子植物的 *OFP* 可以分为 11 个亚组，但水稻、玉米 *OFP* 家族的基因大多无内含子 (Liu et al., 2014)。*OFP* 大多具有负调控蛋白的功能，对植物的营养生长、胚胎发生、果实形态等起到负调控作用 (Wang et al., 2010; Liu & Douglas, 2015; Zhang et al., 2016; Yang et al., 2018)。

在番茄中，如果在 *OVATE* 的 C 端提前出现 1 个终止密码阻止该基因的转录，不仅可以促进果实的纵向伸长，还能够抑制果实上部的横向生长，进而形成近似梨形的果实；过度表达 *OVATE* 会引起花器官和叶片的面积减小 (Liu et al., 2002)。*OVATE* 在花发育的早期就开始表达，在授粉和受精后影响果实形状 (Monforte et al., 2014)。番茄中存在抑制 *OVATE* 表达的基因，即在 10 号染色体的 *sov1* 和 11 号染色体的 *sov2* (Rodríguez et al., 2013)。*OVATE* 可与微管相关蛋白相互作用，暗示 *OVATE* 通过结合细胞骨架来调控细胞分裂的过程 (van der Knaap et al., 2014)。

在茄子、辣椒、香蕉等植物中，*OFP* 也是以负调控的方式影响果实形态。*SmOVATE* 对茄子果实长度具有负调控作用，其在长茄各个时期表达稳定，但在圆茄中表达量波动较大 (韩洪强, 2014)。*ovate* 突变有时不能造成果形变化，但它可通过与其他调节因子的相互作用来改变果形。对辣椒的 *CaOVATE* 进行基因沉默处理 (virus induced gene silencing, *VIGS*)，可造成圆形果实变为椭圆形，这是由于 *CaOVATE* 负调控赤霉素合成途径的基因造成的 (Tsaballa et al., 2011)。*CaOVATE* 也与其他基因互作，以表观遗传的方式来控制辣椒的形态 (Tsaballa et al., 2013)。在香蕉中分离出了 *OFP* 家族的 *MaOFP1*，该基因与 *MuMADS1* 一起调控果实的成熟 (Liu & Douglas, 2015)；在番茄的 *ovate* 突变体中共表达 *MuMADS1* 与 *MaOFP1*，可以弥补 *ovate* 突变后的果形变异 (Liu et al., 2017b)。在其他物种，如葡萄 (袁月 等, 2016)、光皮桦 (江成, 2014) 等，*OFP* 家族基因的研究集中在基因

的鉴定及基因结构分析、表达模式分析及初步的功能分析,但它们参与花发育或果形建成的具体作用还未有涉及。黄瓜果形性状的 QTL 发现决定果形的基因座上有 OFP 基因家族,推测 OFP 在黄瓜中可能参与果形建成(Monforte et al., 2014)。近期,研究人员从基因组水平上分析苹果的所有 *MdOFP* 家族成员,尚未发现其与果形的关系(许瑞瑞等, 2018)。

以 *OVATE* 的保守结构域在甜橙基因组数据中比对搜索,发现有 14 个 OFP 家族基因(表 1)。从佛手中克隆到了 *CmsOVATE*、*CmsOFP7* 和 *CmsOFP12*, 其中 *CmsOFP12* 在甜橙的花中表达水平远高于其他组织, *CmsOFP7* 在花中的表达水平也较高,这两个基因花期表达量均高于果实(廖芳蕾等, 2016)。*CmsOVATE*、*CmsOFP7* 和 *CmsOFP12* 均无内含子,且 C 端都有 *OVATE* 结构域。它们与番茄的相似度较低(廖芳蕾等, 2016),佛手的 *CmsOFP7* 和 *CmsOFP12* 在叶片中的表达均高于花的各个部分。佛手叶片、花瓣、雄蕊以及雌蕊中 *CmsOFP* 的表达水平都高于香橼,但佛手与香橼叶片形态上并无明显差异,因此 *CmsOFP* 在佛手的功能尚需进一步研究(廖芳蕾等, 2016)。

### 3 *FAS* 基因及 *YABBY* 家族研究进展

*FAS* 基因最初引起关注,是由于 *fas* 突变的番茄心室数增加到 15 个以上,使得果实质量增加了 50% (Lippman & Tanksley, 2001)。番茄 *FAS* 蛋白是 *YABBY*-like 转录因子 (Cong et al., 2008), *YABBY* 家族是一类与植物形态建成相关的转录因子 (Bowman, 2000)。种子植物都含有 *YABBY* 家族的基因,功能保守,既可以决定叶片远轴细胞的特化,也调控在近轴—远轴的生长方向(Husbands et al., 2009)。裸子植物 *YABBY* 家族基因与被子植物差异较大,在进化树上单列成一支 (Finet et al., 2016)。*YABBY* 家族基因都含有 *YABBY* 结构域 (Huang et al., 2013)。目前已在番茄(王苏苏, 2014)、拟南芥 (Bowman, 2000)、棉花、小麦、水稻 (Toriba et al., 2007; 夏妙林, 2016)、金鱼草 (Bonaccorso et al., 2012)、茄子 (韩洪强, 2014)、华东葡萄 (向江, 2013)、苹果 (邵红霞等, 2017)、玉米 (Juarez et al., 2004; 曹宇, 2014)、绿竹 (李晓芬, 2011)、大豆 (Zhao et al., 2017) 等物种中分析了 *YABBY* 家族的基因序列。

番茄中目前已鉴定出 9 个 *YABBY* 家族的基因,分别位于 7 条染色体上 (Huang et al., 2013)。起初的研究一致认为 *fas* 突变体可能是 *Yabby2* 基因突变造成的,但是后来发现 *fas* 的插入突变影响了 *SIICLV3* 的启动子 (Huang & van der Knaap, 2011)。在与 *fas* 突变体表型类似的多心皮突变体中插入 *CLV3* 的启动子,也可以拯救多心皮的表型 (Xu et al., 2015),即 *fas* 突变体的表型可能是由 *SIICLV3* 造成的。尽管 *fas* 突变体的形成原因存在争议 (van der Knaap & Østergaard, 2017),但 *YABBY* 基因家族的其他成员在番茄中正调控或负调控花、叶、果的发育,而且对番茄产量和形态育种也有重要作用 (Han et al., 2015)。早期发现的 *LeYAB2* 基因在低温环境下可能影响果皮远轴端细胞的发育,以不依赖于乙烯的方式控制果实成熟 (Bartley & Ishida, 2007)。*SIYABBY5* 可能以与乙烯无关的其他信号途径参与了番茄叶片和果实的发育 (王苏苏, 2014, 2015)。

雌蕊的形态建成也启动了果形发育的第一步,影响花器官的基因也会影响果形的建成。拟南芥 *YABBY* 基因家族的 *INO* 决定外珠被的发育 (Simon et al., 2017); *CRC* 可抑制花的分生组织发育 (Yamaguchi et al., 2017)。在水稻和茄子中, *YABBY* 家族基因对其形态建成具有明显作用 (Jang et al., 2004; Yamaguchi et al., 2004; Toriba et al., 2007; Tanaka et al., 2012)。茄子的 5 个 *YABBY* 基因分布于 *YAB1/3*、*YAB2*、*CRC* 和 *YAB5* 等 4 个分支, *YAB2* 分支中包含 *SmFAS* 和 *SmYAB2* 两个基因 (韩洪强, 2014)。以病毒诱导基因沉默方式对茄子 *YABBY* 家族单个成员分别进行基因沉默,结

果表明 *SmFAS* 和 *SmYAB5* 对心室数和果实直径的影响最大; 其次为 *SmCRC*, 可使果实变短变粗 (韩洪强, 2014)。辣椒的 *CaYAB2* 与番茄 *SIYAB2* 和拟南芥 *YAB2* 的同源性最高, 该基因编码蛋白定位于细胞核, *CaYAB2* 可能作为参与辣椒花和果实发育的调控 (杨勇卫, 2013)。

以 YABBY 的保守结构域在甜橙基因组搜索, 发现甜橙中有 14 个 YABBY 家族的成员 (表 1)。分别在佛手和香橼中克隆了 2 个 YABBY 基因 (*YABBY5*, *CRC*) 的 gDNA 和 cDNA 全长序列。*CmsYABBY5* 和 *CmsCRC* 与番茄同源基因的相似度都较低。*CmsYABBY5* 在叶片和花中都有表达, 且在雌、雄蕊中的表达量高于叶片 (廖芳蕾 等, 2016)。*CmsCRC* 在开花前的表达量较高 (廖芳蕾 等, 2016)。上述两个基因对佛手果形调控的具体功能还需进一步研究。

#### 4 其他果形建成基因在园艺作物中的研究

随着更多果形突变体的发现, 其他影响园艺作物果形的新基因也在逐渐被发现 (表 2)。

番茄 *Slelf1* 突变体的果实较长 (Chusreeaom et al., 2014)。番茄过表达 *SIEBF2-like* 也可使果实拉长, 该基因属于 F-box 家族 (Guo et al., 2018)。番茄 *fs8.1* 突变体可以导致果实为长圆形 (Sun et al., 2015; Wu et al., 2015)。

表 2 近期发现的果形相关基因和突变体

Table 2 Recent fruit-shaping related genes or mutants in horticultural crops

| 作物<br>Species                  | 基因<br>Gene            | 突变体<br>Mutant      | 果形变化<br>Fruit phenotype | 参考文献<br>References                |
|--------------------------------|-----------------------|--------------------|-------------------------|-----------------------------------|
| 番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> |                       | <i>Slelf1</i>      | 拉长 Elongation           | Chusreeaom et al., 2014           |
|                                |                       | <i>fs8.1</i>       | 长圆形 Rectangular         | Sun et al., 2015; Wu et al., 2015 |
|                                |                       | <i>SIEBF2-like</i> | 拉长 Elongation           | Guo et al., 2018                  |
| 黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>      | <i>CsACS2</i>         |                    | 拉长 Elongation           | Tan et al., 2015                  |
|                                |                       | <i>sf1</i>         | 变短 Short-fruit          | Wang et al., 2017b                |
|                                |                       | <i>CsERF025</i>    | 弯折 Bending              | Wang et al., 2017a                |
| 桃 <i>Prunus persica</i>        | <i>PRUPE.6G281100</i> |                    | 扁平 Flat shape           | Lopez-Girona et al., 2017         |
| 草莓 <i>Fragaria vesca</i>       |                       | <i>sf</i>          | 变短 Shortened fruit      | Wang et al., 2017c                |

黄瓜上发现了 2 个与乙烯有关的基因, 可改变果形: *CsACS2* 上如果有一段 14 bp 的缺失, 既可以使果形拉长, 也可以使单性花转变为两性花, *CsACS2* 参与乙烯的合成 (Tan et al., 2015); *CsERF025* 属于乙烯应答因子 AP2/ERF 的成员, 其过表达导致黄瓜弯曲, 并增加乙烯产生 (Wang et al., 2017a)。黄瓜中有一个自然存在的短果形突变体 *sf1*, 其转录组数据显示可能是细胞分裂素、生长素和赤霉素信号的交互作用引发了短果 (Wang et al., 2017b)。

草莓中也发现了短果形的突变体 *sf*, 该突变体表现出赤霉素途径的缺乏 (Wang et al., 2017c)。

有一些基因引起果形变化的原因正在研究中, 如桃 *PRUPE.6G281100* 可能是造成果实扁平的基因 (Lopez-Girona et al., 2017)。

还有一些基因以表观调节 (甲基化) 的方式来调控果形的建成 (Gallusci et al., 2016)。miRNA 可通过调控花器官或子房的发育来影响果形的建成 (Ferreira e Silva et al., 2014), 比如 miR160 会造成类似 *ovate* 突变的番茄果实变长或变为梨形等 (Damodharan et al., 2016)。由于 miRNA 可作用于多个基因, 这些靶基因及其之间的关联尚未确定, 所以 miRNA 调控果形建成的具体机制并不清晰。

## 5 主要果形建成基因之间的关系及其对激素的影响

在参与调节果形建成的基因中, *SUN* 不仅对果形有作用, 也能够影响其他花器官甚至叶片的形态 (Wu et al., 2015)。 *OVATE* 只影响子房, 对其他花器官和营养器官都没有作用 (Wu et al., 2015)。 *YABBY* 家族基因与叶片的近远轴极性有关 (Bowman, 2000), 有些基因也会影响花器官和子房的形态等 (Eckardt, 2010; Simon et al., 2017)。 *sun*、 *ovate*、 *fs8.1* 所在基因座的潜在基因等可能存在着协同作用, 即果形建成基因虽以不同方式调控果形, 但存在交叉的节点 (Wu et al., 2015)。其中, 由于 *SUN* 对果实拉长的作用最明显, 且可改变包括繁殖器官、营养器官在内的多种器官的形态建成, 推测 *SUN* 在果形建成途径中存在于上游位置。 *OVATE* 所属的 OFP 家族作为一个植物特有的调节因子 (Wang et al., 2016), 在拟南芥 (Pagnussat et al., 2007; Li et al., 2011; Liu & Douglas, 2015; Zhang et al., 2016)、陆地棉 (Gong et al., 2014)、水稻 (Schmitz et al., 2015)、香蕉 (Liu et al., 2015) 中的一些成员都找到了互作的蛋白, 这些互作蛋白一般为 KNOX 和 BELL 转录因子家族的同源基因, 共同参与了次生细胞壁的建成 (Li et al., 2011; Gong et al., 2014; Liu & Douglas, 2015)。或许还有其他 OFP 成员与未知互作蛋白一起作用于果形建成。 IQD 与 OFP 基因都被发现可与微管蛋白结合 (van der Knaap et al., 2014; Bürstenbinder et al., 2017a), 说明细胞骨架的构建影响了果形的建成。

果形建成起始于花发育时期的心皮突起。从花到果的转变过程中, 激素 (如生长素、赤霉素、细胞分裂素) 等都起到了关键作用 (Mu et al., 2017)。在果实的伸长过程中, *sun* 与 *ovate* 的突变确实会影响多种激素的积累, 但不清楚上述两基因是否与激素变化存在直接关系 (Wu et al., 2015)。 *SUN* 突变引发的单性结实与生长素有关 (Xiao et al., 2008; Wu et al., 2011)。 *SUN* 基因的 IQD12 结构域也可调控激素水平 (Levy et al., 2005; Abel et al., 2013; Bürstenbinder et al., 2013)。拟南芥 IQD 家族可能受到生长素的调控 (Bürstenbinder et al., 2017a)。因此, *SUN* 与生长素的关系较为确定, 但详细机制仍然未知。在拟南芥和辣椒中, OFP 可能通过赤霉素来调节果形 (Wang et al., 2007; 黄亚杰 等, 2012)。水稻 *OsOFP2* 过表达株系可以检测到赤霉素生物合成基因 *GA 20-oxidase7* 的下调及赤霉素降低, 说明 *OsOFP2* 也抑制赤霉素信号 (Schmitz et al., 2015)。水稻 *OsOFP1*、*OsOFP8*、*OsOFP19* 可能与油菜素类酯的信号有关 (Yang et al., 2016, 2018), 香蕉中 *MaOFP1* 参与乙烯的应答 (Liu & Douglas, 2015)。

由上可知 OFP 是可以影响多种激素途径的转录因子, 其作用很可能是结合不同的转录因子来实现的 (Schmitz et al., 2015; Wang et al., 2016)。除去 *FIL* (*YABBY1*) 是茉莉酸的响应基因外 (Boter et al., 2015), 其他 *YABBY* 家族基因通过影响生长素在叶片、子叶中的分布, 参与叶片极性建成 (Sarojam et al., 2010)。 *YABBY* 家族调控生长素来影响果形的直接证据来自拟南芥 *CRC*, 该基因通过决定雌蕊生长素含量的最高值, 从而调控花发育到雌蕊发育的转化 (Yamaguchi et al., 2017)。

## 6 果形建成基因研究进展对佛手果形发育的启示

果形建成不仅影响果实的外观形态, 也与果实质量、果实品质等密切相关 (Lippman & Tanksley, 2001; Liu et al., 2017a), 研究果形的建成对未来改变果形、提高果实品质有重要意义。通过分析 *SUN*、*OVATE*、*FAS* 基因及其所属家族在植物生长发育中的调控机制, 发现果形的调控是多基因的

效应。挖掘新的果形建成基因，并建立这些基因之间的关系，是未来的果实形态建成的研究趋势之一。另外，内源激素的变化对果实坐果会产生影响 (Liao et al., 2017)，但其在果形建成中的作用却一直没有明确。单一激素或者多激素之间的交互作用，及激素与果形建成基因的关系，也是未来的研究热点。

综述其他物种果形建成基因的研究，可以为佛手果形发育机制的研究提供宝贵参考。作者对佛手不同发育时期的花器官转录本测序，发现佛手与甜橙参考基因组 (Jiao et al., 2013; Xu et al., 2013) 的比对效率在 68.60% ~ 74.28% 之间 (数据未发表)，因此认为以甜橙基因组数据 (<http://citrus.hzau.edu.cn/orange/index.php>) 为基础，在佛手中克隆和分离果形建成基因，并对其功能分析是可行的。廖芳蕾等 (2016) 基于甜橙基因组果形基因的查找，在佛手中分离出了 *CmsSUN20*、*CmsOFP7*、*CmsOFP12* 和 *CmsYABBY5* 等 4 个果形相关基因，这 4 个基因分别属于 *SUN*、*OVATE*、*FAS* 基因所在的基因家族。以同源克隆的方法在佛手中分离更多果形建成基因，利用番茄和烟草等成熟的转基因体系异位表达，或在香橼中建立遗传转化体系，能够深入研究佛手的果形发育机制。此外，香橼和佛手互为原种和变种，为研究果形建成提供了对比材料 (廖芳蕾等, 2016)。以具果形差异的园艺作物原种和变种为材料，分析比对转录组数据，挖掘与果形差异相关的基因，也是未来研究果形建成机制的思路。微管与细胞周期调控类基因对黄瓜果形的调控就是这样发现的 (Jiang et al., 2015)。期望以佛手与香橼果实的组学研究结合基因功能分析，寻找柑橘果形建成的特有调控基因，从而建立佛手果形发育的模式图，明确柑橘果形建成机制。

## References

- Abel S, Savchenko T, Levy M. 2005. Genome-wide comparative analysis of the IQD gene families in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*. *BMC Evolutionary Biology*, 5 (1): 72.
- Abel S, Bürstenbinder K, Müller J. 2013. The emerging function of IQD proteins as scaffolds in cellular signaling and trafficking. *Plant Signaling & Behavior*, 8 (6): e24369.
- Bartley G E, Ishida B K. 2007. Ethylene-sensitive and insensitive regulation of transcription factor expression during *in vitro* tomato sepal ripening. *Journal of Experimental Botany*, 58 (8): 2043 - 2051.
- Bonaccorso O, Lee J E, Puah L, Scutt C P, Golz J F. 2012. *FILAMENTOUS FLOWER* controls lateral organ development by acting as both an activator and a repressor. *BMC Plant Biology*, 12 (1): 176.
- Boter M, Golz J F, Giménez-Ibañez S, Fernández-Barbero G, Franco-Zorrilla J M, Solano R. 2015. *FILAMENTOUS FLOWER* is a direct target of *JAZ3* and modulates responses to jasmonate. *The Plant Cell*, 27 (11): 3160 - 3174.
- Bowman J L. 2000. The *YABBY* gene family and abaxial cell fate. *Current Opinion in Plant Biology*, 3 (1): 17 - 22.
- Bürstenbinder K, Mitra D, Quegwer J. 2017a. Functions of IQD proteins as hubs in cellular calcium and auxin signaling: A toolbox for shape formation and tissue-specification in plants? *Plant Signaling & Behavior*, 12 (6): e1331198.
- Bürstenbinder K, Möller B, Plötner R, Stamm G, Hause G, Mitra D, Abel S. 2017b. The IQD family of calmodulin-binding proteins links calcium signaling to microtubules, membrane subdomains, and the nucleus. *Plant Physiology*, 173 (3): 1692 - 1708.
- Bürstenbinder K, Savchenko T, Müller J, Adamson A W, Stamm G, Kwong R, Zipp B J, Dinesh D C, Abel S. 2013. *Arabidopsis* Calmodulin-binding Protein IQ67-Domain 1 localizes to microtubules and interacts with kinesin light chain-related protein-1. *Journal of Biological Chemistry*, 288 (3): 1871 - 1882.
- Cai R, Zhang C, Zhao Y, Zhu K, Wang Y, Jiang H, Xiang Y, Cheng B. 2016. Genome-wide analysis of the IQD gene family in maize. *Mol Genet Genomics*, 291 (2): 543 - 558.
- Cao K, Chang Y S, Sun R, Shen F, Wu T, Wang Y, Zhang X Z, Han Z H. 2015. Candidate gene prediction via quantitative trait locus analysis of fruit shape index traits in apple. *Euphytica*, 206 (2): 381 - 391.



- Cao Yu. 2014. The function identification of YABBY family transcription factors in maize [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 曹 宇. 2014. 玉米 YABBY 家族转录因子的功能鉴定 [博士学位论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Chusreeaom K, Ariizumi T, Asamizu E, Okabe Y, Shirasawa K, Ezura H. 2014. A novel tomato mutant, *Solanum lycopersicum* elongated fruit1 (*Slefl1*), exhibits an elongated fruit shape caused by increased cell layers in the proximal region of the ovary. *Molecular Genetics and Genomics*, 289 (3): 399 - 409.
- Clevenger J P, Van H J, Blackwood M, Rodríguez G R, Jikumaru Y, Kamiya Y, Kusano M, Saito K, Visa S, Van der K E. 2015. Network analyses reveal shifts in transcript profiles and metabolites that accompany the expression of *SUN* and an elongated tomato fruit. *Plant Physiology*, 168 (3): 1164 - 1178.
- Cong B, Barrero L S, Tanksley S D. 2008. Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. *Nature Genetics*, 40 (6): 800.
- Costa C, Antonucci F, Pallottino F, Aguzzi J, Sun D W, Menesatti P. 2011. Shape analysis of agricultural products: a review of recent research advances and potential application to computer vision. *Food and Bioprocess Technology*, 4 (5): 673 - 692.
- Damodharan S, Zhao D, Arazi T. 2016. A common miRNA160-based mechanism regulates ovary patterning, floral organ abscission and lamina outgrowth in tomato. *Plant Journal*, 86 (6): 458 - 471.
- de Franceschi P, Stegmeir T, Cabrera A, Van der Knaap, Rosyara U R, Sebolt A M, Dondini L, Dirlwanger E, Quero-Garcia J, Campoy J A, Iezzoni A F. 2013. Cell number regulator genes in *Prunus* provide candidate genes for the control of fruit size in sweet and sour cherry. *Molecular Breeding*, 32 (2): 311 - 326.
- Deb J, Band H M, Østergaard L. 2018. Developmental cartography: coordination via hormonal and genetic interactions during gynoecium formation. *Curr Opin Plant Biol*, 41: 54 - 60.
- Dou J, Zhao S, Lu X, He N, Zhang L, Ali A, Kuang H, Liu W. 2018. Genetic mapping reveals a candidate gene (*CIFSI*) for fruit shape in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 131 (4): 947 - 958.
- Eckardt N A. 2010. *YABBY* genes and the development and origin of seed plant leaves. *Plant Cell*, 22 (7): 2103 - 2103.
- Feng L, Chen Z, Ma H, Chen X, Li Y, Wang Y Y, Xiang Y. 2014. The *IQD* gene family in soybean: structure, phylogeny, evolution and expression. *PLoS ONE*, 10 (3): e110896.
- Ferreira e Silva G F, Silva E M, Azevedo Mda S, Guivin M A, Ramiro D A, Figueiredo C R, Carrer H, Peres L E, Nogueira F T. 2014. microRNA156-targeted SPL/SBP box transcription factors regulate tomato ovary and fruit development. *Plant J*, 78 (4): 604 - 618.
- Filiz E, Tombuloglu H, Ozyigit I I. 2013. Genome-wide analysis of IQ67 domain (IQD) gene families in *Brachypodium distachyon*. *Plant Omics*, 6 (6): 425 - 432.
- Finet C, Floyd S K, Conway S J, Zhong B, Scutt C P, Bowman J L. 2016. Evolution of the *YABBY* gene family in seed plants. *Evolution & Development*, 18 (2): 116 - 126.
- Galli M, Gallavotti A. 2016. Expanding the regulatory network for meristem size in plants. *Trends Genet*, 32 (6): 372 - 383.
- Gallusci P, Hodgman C, Teyssier E, Seymour G B. 2016. DNA methylation and chromatin regulation during fleshy fruit development and ripening. *Frontiers in Plant Science*, 7: 807.
- Ganopoulos I V, Kazantzis K, Chatzicharisis I, Karayiannis I, Tsafaris A S. 2011. Genetic diversity, structure and fruit trait associations in Greek sweet cherry cultivars using microsatellite based (SSR/ISSR) and morpho-physiological markers. *Euphytica*, 181 (2): 237 - 251.
- Gimenez E, Castañeda L, Pineda B, Pan I L, Moreno V, Angosto T, Lozano R. 2016. TOMATO AGAMOUS1 and ARLEQUIN/TOMATO AGAMOUS-LIKE1 MADS-box genes have redundant and divergent functions required for tomato reproductive development. *Plant Molecular Biology*, 91 (4): 513 - 531.
- Gong S Y, Huang G Q, Sun X, Qin L X, Li Y, Zhou L, Li X B. 2014. Cotton *knI1*, encoding a class II knox transcription factor, is involved in regulation of fibre development. *Journal of Experimental Botany*, 65 (15): 4133 - 4147.
- Guo X, Zhang Y, Tu Y, Wang Y, Cheng W, Yang Y. 2018. Overexpression of an EIN3-binding F-box protein2-like gene caused elongated fruit shape and delayed fruit development and ripening in tomato. *Plant Sci*, 272: 131 - 141.

- Han Hong-qiang. 2014. Cloning and functional analysis of fruit shape controlling key genes in eggplant [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 韩洪强. 2014. 控制茄子果型相关性状关键基因的克隆及功能研究 [博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Han H Q, Liu Y, Jiang M M, Ge H Y, Chen H Y. 2015. Identification and expression analysis of *YABBY* family genes associated with fruit shape in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Genetics and Molecular Research*, 14 (2): 7079 - 7091.
- Huang Ya-jie, Li Su-wen, Xiao Yu, Zhang Bin. 2012. Research progress on related fruit genetic traits of pepper (*Capsicum annuum* L.). *China Vegetables*, 1 (6x): 9 - 15. (in Chinese)
- 黄亚杰, 李素文, 肖瑜, 张斌. 2012. 辣(甜)椒果实相关性状遗传研究进展. *中国蔬菜*, 1 (6x): 9 - 15.
- Huang Z, van der Knaap E R. 2011. Tomato *fruit weight 11.3* maps close to *fasciated* on the bottom of chromosome 11. *Theoretical and Applied Genetics*, 123 (3): 465 - 474.
- Huang Z, Van H J, Gonzalez G, Xiao H, Van der K E. 2013. Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of *SUN*, *OFP* and *YABBY* gene family in tomato. *Molecular Genetics and Genomics*, 288 (3): 111 - 129.
- Husbands A Y, Chitwood D H, Plavskin Y, Timmermans M C P. 2009. Signals and prepatterns: new insights into organ polarity in plants. *Genes & Development*, 23 (17): 1986 - 1997.
- Jang S, Hur J, Kim S J, Han M J, Kim S R, An G. 2004. Ectopic expression of *OsYAB1* causes extra stamens and carpels in rice. *Plant Molecular Biology*, 56 (1): 133 - 143.
- Jiang Cheng. 2014. Isolation and functional analysis of *BIOFPs* genes in *Betula luminifera* [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang Agricultural and Forestry University. (in Chinese)
- 江成. 2014. 光皮桦 *BIOFPs* 基因的克隆及其功能研究 [博士论文]. 杭州: 浙江农林大学.
- Jiang L, Yan S, Yang W, Li Y, Xia M, Chen Z, Wang Q, Yan L, Song X, Liu R, Zhang X. 2015. Transcriptomic analysis reveals the roles of microtubule-related genes and transcription factors in fruit length regulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Scientific Reports*, 5: 8031.
- Jiang N, Gao D Y, Xiao H, Van der K E. 2009. Genome organization of the tomato *sun* locus and characterization of the unusual retrotransposon *Rider*. *Plant Journal*, 60 (1): 181 - 193.
- Jiao W B, Huang D, Xing F, Hu Y, Deng X X, Xu Q, Chen L L. 2013. Genome-wide characterization and expression analysis of genetic variants in sweet orange. *Plant Journal*, 75 (6): 954 - 964.
- Juarez M T, Twigg R W, Timmermans M C P. 2004. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development. *Development*, 131 (18): 4533 - 4544.
- Karp D, Hu X. 2018. The citron (*Citrus medica* L.) in China. *Horticultural Reviews*, 45: 143.
- Levy M, Wang Q, Kaspi R, Parrella M P, Abel S. 2005. *Arabidopsis* IQD1, a novel calmodulin-binding nuclear protein, stimulates glucosinolate accumulation and plant defense. *Plant Journal*, 43 (1): 79 - 96.
- Li E, Wang S, Liu Y, Chen J G, Douglas C J. 2011. OVATE FAMILY PROTEIN4 (OFP4) interaction with KNAT7 regulates secondary cell wall formation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 67 (2): 328 - 341.
- Li H, Qi M F, Sun M H, Liu Y, Liu Y D, Xu T, Li Y, Li T. 2017. Tomato transcription factor SIWUS plays an important role in tomato flower and locule development. *Front Plant Sci*, 8: 457.
- Li Xiao-fen. 2011. Cloning and functional analysis of *BoYAB1* in *Bambusa oldhami* [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang Agricultural and Forestry University. (in Chinese)
- 李晓芬. 2011. 绿竹 *BoYAB1* 基因克隆与功能分析 [博士论文]. 杭州: 浙江农林大学.
- Liao Fang-lei, Chen Min-guan, Sang Dan, Chen Wen-rong, Guo Wei-dong. 2013. Genetic diversity analysis of fingered citron germplasm by ISSR. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (11): 2222 - 2228. (in Chinese)
- 廖芳蕾, 陈民管, 桑丹, 陈文荣, 郭卫东. 2013. 佛手种质资源遗传多样性的 ISSR 分析. *园艺学报*, 40 (11): 2222 - 2228.
- Liao Fang-lei, Han Xiao-xia, Chen Wen-rong, Guo Yan, Zhang Chen-xiao, Chen Ze-yu, Zhou Ya-yan, Guo Wei-dong. 2016. Fruit morphogenesis observation and expression analysis of fruit-shaping related genes in fingered citron. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (11): 2141 - 2150. (in Chinese)

- 廖芳蕾, 韩晓霞, 陈文荣, 郭 艳, 张晨晓, 陈泽宇, 周亚艳, 郭卫东. 2016. 佛手果形发育观察及果形相关基因表达分析. 园艺学报, 43 (11): 2141 - 2150.
- Liao F L, Wang Y J, Chen M G, Chen W R, Zong Y, Li Y Q, Yang L, Han X X, Guo W D. 2017. Low transcription of *CmsIAA9* in the basal pistil is related to parthenocarpic fruiting of fingered citron (Foshou). *Molecular Breeding*, 37 (8): 101.
- Lippman Z, Tanksley S D. 2001. Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics*, 158 (1): 413 - 422.
- Liu D, Sun W, Yuan Y, Zhang N, Hayward A, Liu Y, Wang Y. 2014. Phylogenetic analyses provide the first insights into the evolution of ovate family proteins in land plants. *Annals of Botany*, 113 (7): 1219 - 1233.
- Liu J H, Zhang J, Hu W, Miao H, Zhang J, Jia C, Wang Z, Xu B, Jin Z. 2015. Banana ovate family protein MaOFPI and MADS-box protein MuMADS1 antagonistically regulated banana fruit ripening. *PLoS ONE*, 10 (4): e0123870.
- Liu J H, Zhang J, Miao H X, Jia C H, Wang J Y, Xu B Y, Jin Z Q. 2017a. Elucidating the mechanisms of the tomato ovate mutation in regulating fruit quality using proteomics analysis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65 (46): 10048 - 10057.
- Liu J H, Zhang J, Wang J, Zhang J, Miao H, Jia C, Wang Z, Xu B, Jin Z. 2017b. *MuMADS1* and *MaOFPI* regulate fruit quality in a tomato *ovate* mutant. *Plant Biotechnology Journal*, doi: 10.1111/pbi.12843.
- Liu J P, Van E J, Cong B, Tanksley S D. 2002. A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99 (20): 13302 - 13306.
- Liu X, Kim Y J, Müller R, Yumul R E, Liu C, Pan Y, Cao X, Goodrich J, Chen X. 2011. AGAMOUS terminates floral stem cell maintenance in *Arabidopsis* by directly repressing WUSCHEL through recruitment of polycomb group proteins. *The Plant Cell*, 23 (10): 3654 - 3670.
- Liu Y, Douglas C J. 2015. A role for ovate family protein1 (*ofp1*) and *ofp4* in a *blh6-knat7* multi-protein complex regulating secondary cell wall formation in *arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling & Behavior*, 10 (7): e1033126.
- Lopez-Girona E, Zhang Y, Eduardo I, Mora J R H, Alexiou K G, Arus P, Aranzana M J. 2017. A deletion affecting an LRR-RLK gene co-segregates with the fruit flat shape trait in peach. *Scientific Reports*, 7 (1): 6714.
- Ma H, Feng L, Chen Z, Chen X, Zhao H, Xiang Y. 2014. Genome-wide identification and expression analysis of the IQD gene family in *Populus trichocarpa*. *Plant Science*, 229: 96 - 110.
- Miao Han, Gu Xingfang, Zhang Shengping, Zhang Zhonghua, Huang Sanwen, Wang Ye, Cheng Zhouchao, Zhang Ruowei, Mu Shengqi, Li Man, Zhang Zhenxian, Fang Zhiyuan. 2011. Analysis of QTLs for cucumber-related traits. *Scientia Agricultura Sinica*, 44 (24): 5031 - 5040. (in Chinese)
- 苗 晗, 顾兴芳, 张圣平, 张忠华, 黄三文, 王 烨, 程周超, 张若伟, 穆生奇, 李 曼, 张振贤, 方智远. 2011. 黄瓜果实相关性状 QTL 定位分析. *中国农业科学*, 44 (24): 5031 - 5040.
- Monforte A J, Diaz A, Cañodelgado A, Van der K E. 2014. The genetic basis of fruit morphology in horticultural crops: lessons from tomato and melon. *Journal of Experimental Botany*, 65 (1): 4625 - 4637.
- Mu Q, Huang Z, Chakrabarti M, Illa-Berenguer E, Liu X, Wang Y, Ramos A, Van der K E. 2017. Fruit weight is controlled by *Cell Size Regulator* encoding a novel protein that is expressed in maturing tomato fruits. *PLoS Genetics*, 13 (8): e1006930.
- Pagnussat G C, Yu H J, Sundaresan V. 2007. Cell-fate switch of synergid to egg cell in *Arabidopsis eostre* mutant embryo sacs arises from misexpression of the BEL1-like homeodomain gene *BLH1*. *Plant Cell*, 19 (11): 3578 - 3592.
- Pan Y, Liang X, Gao M, Liu H, Meng H, Weng Y, Cheng Z. 2017. Round fruit shape in WI7239 cucumber is controlled by two interacting quantitative trait loci with one putatively encoding a tomato *SUN* homolog. *Theoretical and Applied Genetics*, 130 (3): 573 - 586.
- Qiao Jun, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2011. Research progress on inheritance of fruit shape in horticultural crops. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (7): 1385 - 1396. (in Chinese)
- 乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2011. 园艺作物果形遗传研究进展. *园艺学报*, 38 (7): 1385 - 1396.
- Ramadugu C, Keremane M L, Hu X, Karp D, Federici C T, Kahn T, Roose M L, Lee R F. 2015. Genetic analysis of citron (*Citrus medica* L.) using simple sequence repeats and single nucleotide polymorphisms. *Scientia Horticulturae*, 195: 124 - 137.
- Rodríguez G R, Kim H J, Van der Knaap. 2013. Mapping of two suppressors of *OVATE* (*sov*) loci in tomato. *Heredity*, 111 (3): 256 - 264.
- Rodríguez G R, Muñoz S, Anderson C, Sim S C, Michel A, Causse M, Gardener B B, Francis D, van der Knaap E. 2011. Distribution of *SUN*,

- OVATE, LC, and FAS in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiology*, 156 (1): 275 - 285.
- Sarajam R, Sappl P G, Goldshmidt A, Efroni I, Floyd S K, Eshed Y, Bowman J L. 2010. Differentiating *Arabidopsis* shoots from leaves by combined *YABBY* activities. *The Plant Cell*, 22 (7): 2113 - 2130.
- Schmitz A J, Begcy K, Sarath G, Walia H. 2015. Rice *ovate family protein 2* (*OFP2*) alters hormonal homeostasis and vasculature development. *Plant Science*, 241: 177 - 188.
- Shao Hong-xia, Chen Hong-fei, Zhang Dong, Wu Hai-qin, Zhao Cai-ping, Han Ming-yu. 2017. Identification, evolution and expression analysis of the *YABBY* gene family in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 29 (7): 1129 - 1138. (in Chinese)
- 邵红霞, 陈鸿飞, 张东, 吴海芹, 赵彩平, 韩明玉. 2017. 苹果 *YABBY* 基因家族的鉴定、进化及表达分析. *浙江农业学报*, 29 (7): 1129 - 1138.
- Simon M K, Skinner D J, Gallagher T L, Gasser C S. 2017. Integument development in *Arabidopsis* depends on interaction of *YABBY* protein INNER NO OUTER with coactivators and corepressors. *Genetics*, 207 (4): 1489 - 1500.
- Sun H H, Zhao Y B, Li C M, Chen D M, Wang Y, Zhang X Z, Han Z H. 2012. Identification of markers linked to major gene loci involved in determination of fruit shape index of apples (*Malus domestica*). *Euphytica*, 185 (2): 185 - 193.
- Sun L, Rodriguez G R, Clevenger J P, Illa-Berenguer E, Lin J, Blakeslee J J, Liu W, Fei Z, Wijeratne A, Meulia E, Van der K E. 2015. Candidate gene selection and detailed morphological evaluations of *fs8.1*, a quantitative trait locus controlling tomato fruit shape. *Journal of Experimental Botany*, 66 (20): 6471 - 6482.
- Tan J Y, Tao Q Y, Niu H H, Zhang Z, Li D D, Gong Z H, Weng Y Q, Li Z. 2015. A novel allele of *monoecious* (*m*) locus is responsible for elongated fruit shape and perfect flowers in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 128 (12): 2483 - 2493.
- Tanaka W, Toriba T, Ohmori Y, Yoshida A, Kawai A, Mayama-Tsuchida T, Ichikawa H, Mitsuda N, Ohme-Takagi M, Hirano H K. 2012. The *YABBY* gene *TONGARI-BOUSHII* is involved in lateral organ development and maintenance of meristem organization in the rice spikelet. *Plant Cell*, 24 (1): 80 - 95.
- Tian J, Zeng B, Luo S, Li X, Wu B, Li J. 2016. Cloning, localization and expression analysis of two fw2.2-like genes in small- and large-fruited pear species. *Journal of Integrative Agriculture*, 15 (2): 282 - 294.
- Toriba T, Harada K, Takamura A, Nakamura H, Ichikawa H, Suzuki T. 2007. Molecular characterization the *YABBY* gene family in *Oryza sativa* and expression analysis of *OsYABBY1*. *Molecular Genetics and Genomics*, 277 (5): 457 - 468.
- Tsballa A, Athanasiadis C, Pasentsis K, Ganopoulos I, Nianiou-Obeidat I, Tsiftaris A. 2013. Molecular studies of inheritable grafting induced changes in pepper (*Capsicum annuum*) fruit shape. *Scientia Horticulturae*, 149: 2 - 8.
- Tsballa A, Pasentsis K, Darzentas N, Tsiftaris A S. 2011. Multiple evidence for the role of an *ovate*-like gene in determining fruit shape in pepper. *Bmc Plant Biology*, 11 (1): 46.
- van der Knaap E, Tanksley S D. 2001. Identification and characterization of a novel locus controlling early fruit development in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 103 (2): 353 - 358.
- van der Knaap E, Chakrabarti M, Chu Y H, Clevenger J P, Illa-Berenguer E, Huang Z, Keyhaninejad N, Mu Q, Sun L, Wang Y, Wu S. 2014. What lies beyond the eye: the molecular mechanisms regulating tomato fruit weight and shape. *Frontiers in Plant Science*, 5: 227.
- van der Knaap E, Østergaard L. 2017. Shaping a fruit: developmental pathways that impact growth patterns. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.10.028.
- Wang C, Xin M, Zhou X, Liu C, Li S, Liu D, Xu Y, Qin Z. 2017a. The novel ethylene-responsive factor CsERF025 affects the development of fruit bending in cucumber. *Plant Mol Biol*, 95 (4): 519 - 531.
- Wang Lei, Li Xiu-gen, Xue Hua-bo, Wang Long, Li Jiang. 2016. Mapping QTLs for fruit related traits in pear. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (12): 2431 - 2441. (in Chinese)
- 王磊, 李秀根, 薛华柏, 王龙, 李疆. 2016. 梨果实相关性状 QTL 定位分析. *园艺学报*, 43 (12): 2431 - 2441.
- Wang L N, Cao C X, Zheng S S, Zhang H Y, Liu P J, Ge Q, Li J R, Ren Z H. 2017b. Transcriptomic analysis of *short-fruit 1* (*sfl*) reveals new insights into the variation of fruit-related traits in *Cucumis sativus*. *Scientific Reports*, 7 (1): 2950.
- Wang S, Chang Y, Ellis B. 2016. Overview of ovate family proteins, a novel class of plant-specific growth regulators. *Frontiers in Plant Science*, 7

- (e0123870): 417.
- Wang S C, Chang Y, Guo J, Chen J G. 2007. *Arabidopsis* Ovate Family Protein 1 is a transcriptional repressor that suppresses cell elongation. *Plant Journal*, 50 (5): 858 - 872.
- Wang S M, Li W J, Liu Y X, Li H, Ma Y, Zhang Z H. 2017c. Comparative transcriptome analysis of shortened fruit mutant in woodland strawberry (*Fragaria vesca*) using RNA-Seq. *Journal of Integrative Agriculture*, 16 (4): 828 - 844.
- Wang Su-su. 2014. The Cloning, Expression analysis and functional study of *YABBY* gene family transcription factors in tomato [Ph. D. Dissertation]. Chongqing: Chongqing University. (in Chinese)
- 王苏苏. 2014. 番茄 *YABBY* 家族转录因子的克隆、表达模式分析及其功能研究 [博士论文]. 重庆: 重庆大学.
- Wang Su-su. 2015. Cloning and expression analysis of a transcription factor *SIYABBY5* in *Solanum lycopersicum*. *Bulletin of Botanical Research*, 35 (2): 240 - 249. (in Chinese)
- 王苏苏. 2015. 番茄转录因子 *SIYABBY5* 的克隆与表达分析. *植物研究*, 35 (2): 240 - 249.
- Wang Y K, Chang W C, Liu P F, Hsiao M K, Lin C T, Lin S M, Pan R L. 2010. Ovate family protein 1 as a plant ku70 interacting protein involving in dna double-strand break repair. *Plant Molecular Biology*, 74 (4): 453 - 466.
- Wu M, Li Y, Chen D, Liu H, Zhu D, Yan X. 2016. Genome-wide identification and expression analysis of the *IQD* gene family in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Scientific Reports*, 6: 24520.
- Wu S, Xiao H, Cabrera A, Meulia T, Van der K E. 2011. *SUN* regulates vegetative and reproductive organ shape by changing cell division patterns. *Plant Physiology*, 157 (3): 1175 - 1186.
- Wu S, Clevenger J P, Sun L, Visa S, Kamiya Y, Jikumaru Y, Blakeslee J, Van der K E. 2015. The control of tomato fruit elongation orchestrated by *sun*, *ovate* and *fs8.l* in a wild relative of tomato. *Plant Science*, 238: 95 - 104.
- Xia Miao-lin. 2016. Cloning and functional analysis of *OsYABBY6* gene in rice [Ph. D. Dissertation]. Changsha: Hunan University. (in Chinese)
- 夏妙林. 2016. 水稻 *OsYABBY6* 基因克隆及功能研究 [博士论文]. 长沙: 湖南大学.
- Xiang Jiang. 2013. Functional analysis of the *VpYABBY* genes from Chinese wild *Vitis pesudoreticulata* [Ph. D. Dissertation]. Xi'an: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 向 江. 2013. 华东葡萄 *VpYABBY* 基因功能分析 [博士论文]. 西安: 西北农林科技大学.
- Xiao H, Jiang N, Schaffner E, Stockinger E J, van der K E. 2008. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *Science*, 319 (5869): 1527 - 1530.
- Xu C, Liberatore K L, MacAlister C A, Huang Z, Chu Y H, Jiang K, Brooks C, Ogawa-Ohnishi M, Xiong G, Pauly M, Van Eck J, Matsubayashi Y, van der Knaap E, Lippman Z B. 2015. A cascade of arabinosyltransferases controls shoot meristem size in tomato. *Nature Genetics*, 47 (7): 784.
- Xu Q, Chen L L, Ruan X A, Chen D J, Zhu A D, Chen C L, Bertrand D, Jiao W B, Hao B H, Lyon M P, Chen J J, Gao S, Xing F, Lan H, Chang J W, Ge X H, Lei Y, Hu Q, Miao Y, Wang L, Xiao S X, Biswas M K, Zeng W F, Guo F, Cao H B, Yang X M, Xu X W, Cheng Y J, Xu J, Liu J H, Luo O J H, Tang Z H, Guo W W, Kuang H H, Zhang H Y, Roose M L, Nagarajan N, Deng X X, Ruan Y J. 2013. The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). *Nature Genetic*, 45 (1): 59 - 66.
- Xu Ruirui, Li Rui, Wang Xiaofei, Hao Yujin. 2018. The whole-genome identification and non-biological stress expression analysis of the OFP gene family in apple. *Chinese Journal of Agricultural Sciences*, 51 (10): 1948 - 1959. (in Chinese)
- 许瑞瑞, 李 睿, 王小非, 郝玉金. 2018. 苹果 OFP 基因家族的全基因组鉴定与非生物逆境表达分析. *中国农业科学*, 51 (10): 1948 - 1959.
- Yamaguchi N, Huang J, Xu Y, Tanoi K, Ito T. 2017. Fine-tuning of auxin homeostasis governs the transition from floral stem cell maintenance to gynoecium formation. *Nature communications*, 8 (1): 1125.
- Yamaguchi T, Nagasawa N, Kawasaki S, Matsuoka M, Nagato Y, Hirano H Y. 2004. The *YABBY* gene *DROOPING LEAF* regulates carpel specification and midrib development in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 16 (2): 500 - 509.
- Yan W H, Guo Z Q, Jie W Z, Wei L Z, Wang Z J, Cui S J. 2008. Isolation and characterization of calmodulin-binding protein AtIQD26 in *Arabidopsis thaliana*. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 35 (6): 703 - 711.
- Yang C, Ma Y, He Y, Tian Z, Li J. 2018. OsOFP19 modulates plant architecture by integrating the cell division pattern and brassinosteroid signaling. *Plant J*, 93 (3): 489 - 501.

- Yang C, Shen W J, He Y, Tian Z H, Li J X. 2016. OVATE family protein 8 positively mediates brassinosteroid signaling through interacting with the GSK3-like kinase in rice. *PLoS Genetics*, 12 (6): e1006118.
- Yang Yong-wei. 2013. Cloning and functional analysis of *CaYAB2* gene from pepper [Ph. D. Dissertation]. Chongqing: Chongqing University. (in Chinese)
- 杨勇卫. 2013. 辣椒 *CaYAB2* 基因的克隆与功能分析 [博士学位论文]. 重庆: 重庆大学.
- Yuan Yue, Zhang Ya-guang, Gao Shi-min, Tao Jian-min. 2016. Bioinformatics and expression of the *OVATE* gene family in grape. *Scientia Agricultura Sinica*, 49 (19): 3786 - 3797. (in Chinese)
- 袁月, 张亚光, 高世敏, 陶建敏. 2016. 葡萄 *OVATE* 基因家族生物信息学及表达. *中国农业科学*, 49 (19): 3786 - 3797.
- Zhang L, Zhang X, Ju H, Chen J, Wang S, Wang H, Zhao Y, Chang Y. 2016. Ovate family protein1 interaction with blh3 regulates transition timing from vegetative to reproductive phase in *Arabidopsis*. *Biochemical & Biophysical Research Communications*, 470 (3): 492 - 497.
- Zhang N, Brewer M T, van der Knaap E. 2012. Fine mapping of fw3.2 controlling fruit weight in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 125 (2): 273 - 284.
- Zhao S P, Lu D, Yu T F, Ji Y J, Zhang W J, Zhang S X, Chai H C, Chen Z Y, Cui X Y. 2017. Genome-wide analysis of the YABBY family in soybean and functional identification of *GmYABBY10* involvement in high salt and drought stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 119: 132 - 146.

征订

## 欢迎订阅 2019 年《作物学报》中、英文版

《作物学报》是中国科学技术协会主管、中国作物学会和中国农业科学院作物科学研究所共同主办、科学出版社出版的有关作物科学的学术期刊。前身可追溯到 1919 年创办的《中华农学会丛刊》。主要刊载农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、种质资源以及与作物生产有关的生物技术、生物数学等学科基础理论或实践应用性的原始研究论文、专题评述和研究简报等，是我国作物科学研究领域的领衔期刊，长期以来形成了稳定的学术选题和报道方向，发表的论文代表了我国作物科学研究的最高水平，是我国几代农业科技工作者辛勤培育的一块重要学术园地。从 2001 年起连续 16 年被中国科技信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号。2013 年和 2015 年被国家新闻出版广电总局评为“百强科技期刊”，2011 年和 2017 年获“第二届中国出版政府奖期刊奖提名奖”。据北京大学图书馆编著的《中文核心期刊要目总览》(2004、2008、2011 和 2014 年版)登载，被列在“农学、农作物类核心期刊表”的首位。为月刊，每期 160 页，定价 60 元/册，全年 720 元。可通过全国各地邮局订阅，刊号：ISSN 0496-3490，CN 11-1809/S，邮发代号：82-336。也可向编辑部直接订购。网址：<http://zwx.chinacrops.org/>；E-mail：[zwx301@caas.cn](mailto:zwx301@caas.cn)。

*The Crop Journal* (《作物学报》英文版)是中国科协主管，中国作物学会、中国农业科学院作物科学研究所和中国科技出版传媒股份有限公司共同主办的学术期刊。创刊于 2013 年 10 月。主要刊登农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、生态、种质资源以及与农作物有关的生物技术、生物数学、农业气象等领域以第一手资料撰写的研究论文、研究简报以及专题综述等。2016 年被中国科学技术信息研究所评选为“中国科技核心期刊”，2016 年和 2017 年被中国知网评选为“中国最具国际影响力学术期刊”。目前收录 *The Crop Journal* 的国内外数据库有：SCI 数据库(2017 年影响因子为 2.658，在农学和植物学两个学科位于 Q1 区)、Scopus 数据库、DOAJ、美国化学文摘、英国国际农业与生物科学研究中心文摘、英国食品科学与技术文摘、联合国粮农组织的 AGRIS 数据库、中国科学引文数据库(CSCD)、中国知网等。*The Crop Journal* 与 KeAi 合作，在 ScienceDirect 网络出版平台实现全文开放获取(Open Access)和在线预出版(Online first)。*The Crop Journal* 为双月刊，每期 100 页，定价 60 元/册，全年 360 元。可通过全国各地邮局订阅，刊号：CN 10-1112/S，ISSN 2095-5421，2214-5141 (Online)，邮发代号：80-668。也可向编辑部直接订购。在线出版网址：<https://www.sciencedirect.com/journal/the-crop-journal/>，E-mail：[cropjournal@caas.cn](mailto:cropjournal@caas.cn)。

地址：北京市海淀区中关村南大街 12 号，中国农业科学院作物科学研究所《作物学报》编辑部(邮编 100081)  
电话：010-82108548；010-82105793