果实起源与多样化的进化发育机制

贺超英^{1,2,3*}, 王丽¹, 严立新^{1,2}, 李巧茹^{1,2}, 雍斌^{1,2}, 朱韦韦^{1,2}

1. 中国科学院植物研究所, 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 中国科学院种子创新研究院, 北京 100101

* 通讯作者, E-mail: chaoying@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2019-01-22; 接受日期: 2019-02-26; 网络版发表日期: 2019-04-16

国家自然科学基金(批准号: 31525003, 31770248)资助

摘要 果实的起源与多样化是植物对陆地生态系统长期适应的结果, 与植物的种群繁衍和通过种子传播以适应更广阔的生存空间密切相关. 这一进化现象与过程造就了被子植物的起源与极大繁盛. 揭示果实的起源与多样化以及其适应性进化机制是进化生物学的核心科学问题之一. 本文综述了近年来在植物果实形态(大小和形状)、果实附属结构的形态创新、果实类型等进化发育研究方面的主要进展, 并对该领域的未来研究方向和重点等进行了展望.

关键词 果实形态, 果实类型, 多样化, 形态创新, 进化发育, 种子散布

被子植物繁殖经历特有的双受精过程, 其中受精卵发育成胚, 受精极核发育成胚乳, 整个胚珠形成种子, 心皮(子房)发育成果实. 然而也不排除花的其他部分(如花托、花萼等)发育成果实. 果实是被子植物特有的繁殖器官, 其多样性不仅可以显著提高被子植物种子传播的有效性, 还贡献于丰富的物种多样性^[1]. 果实的多样性主要体现在果实形态(大小、形状、颜色、附属结构或结构的特化等)及果实类型等方面(图1). 果实的类型进而决定了果实的开裂方式和种子的散播形式. 果实类型与形态的多样化是自然选择或人工驯化的结果. 果实特征的变异最直接的生态意义就是实现果实与种子的多样传播途径. 这不仅对植物自身的繁衍很重要, 同时与动物和人类的生存密切相

关. 果实的起源、形态和类型的多样化过程及机制是进化生物学的核心问题之一. 对这一问题开展研究有助于提高人们理解被子植物的起源与繁盛, 同时也有助于开展作物分子设计育种, 提高产量.

1 果实的起源

果实的起源是一个非常难解的谜题. 多数果实是心皮的衍生物, 在胚珠受精后由心皮膨大而来. 因此, 果实的起源很大程度上就是心皮的起源. 心皮又是花的核心器官, 所以果实的起源归根结底就是花的起源问题. 20多年前, 随着现代分子生物学和遗传学的发展, 生物学家就开始了拟南芥、金鱼草等模式植物

引用格式: 贺超英, 王丽, 严立新, 等. 果实起源与多样化的进化发育机制. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 301–319

He C Y, Wang L, Yan L X, et al. Evolutionary developmental mechanisms underlying the origin and diversification of the fruits (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 301–319, doi: [10.1360/N052018-00225](https://doi.org/10.1360/N052018-00225)

图 1 果实的多样性。A: 水稻(*Oryza sativa*); B: 栽培大豆(*Glycine max*), 果荚(右)被人为打开以显示其种子; C: 野大豆(*Glycine soja*), 果荚(右)自然开裂; D: 花生(*Arachis hypogaea*); E: 曼陀罗(*Datura stramonium*); F: 核桃(*Juglans regia*); G: 八角(*Illicium verum*); H: 元宝枫(*Acer truncatum*); I: 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*); J: 玉兰(*Magnolia denudata*); K: 向日葵(*Helianthus annuus*); L: 茴香(*Foeniculum vulgare*); M: 无花果(*Ficus carica*); N: 枣(*Ziziphus jujuba*); O: 苹果(*Malus domestica*); P: 甜橙(*Citrus sinensis*); Q: 甜瓜(*Cucumis melo*); R: 栽培番茄(*Solanum lycopersicum*); S: 醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*); T: 朝天椒(*Capsicum annuum* var. *conoides*); U: 菜椒(*Capsicum annuum* var. *grossum*); V: 辣椒(*Capsicum annuum* var. *annuum*); W: 黄线椒(*Capsicum annuum* var. *fasciculatum*); (X1~X3): 粘果酸浆(*Physalis philadelphica*); Y: 毛酸浆(*Physalis floridana*); Z: 红姑娘(*Physalis alkekengi*)。酸浆属“中国灯笼”被撕裂或部分去掉, 以显示其中浆果。标尺: 1 cm

Figure 1 Fruit diversity. A: Rice (*Oryza sativa*). B: Cultivated soybean (*Glycine max*). Pod is artificially opened to show seeds (right). C: Wild soybean (*Glycine soja*). Pod cracks spontaneously (right). D: Peanut (*Arachis hypogaea*). E: *Datura stramonium*. F: Walnut (*Juglans regia*). G: Aniseed (*Illicium verum*). H: *Acer truncatum*. I: *Arabidopsis thaliana*. J: *Magnolia denudata*. K: *Helianthus annuus*. L: Fennel (*Foeniculum vulgare*). M: Fig (*Ficus carica*). N: Jujube (*Ziziphus jujube*). O: Apple (*Malus domestica*). P: Sweet orange (*Citrus sinensis*). Q: Melon (*Cucumis melo*). R: Cultivated tomato (*Solanum lycopersicum*). S: Currant tomato (*Solanum pimpinellifolium*). T: *Capsicum annuum* var. *conoides*. U: *Capsicum annuum* var. *grossum*. V: *Capsicum annuum* var. *annuum*. W: *Capsicum annuum* var. *fasciculatum*. (X1~X3) Tomatillo (*Physalis philadelphica*). Y: *Physalis floridana*. Z: *Physalis alkekengi*. The “Chinese lantern” of the genus *Physalis* is torn or partially removed to show the berries inside. Bar=1 cm

同源异型突变体的研究, 发现花的发育与一系列MADS-box转录因子基因有关, 也提出了一系列诸如花发育的ABC模型和四聚体模型等假说^[2-4]。随后的大量研究一直在验证、丰富和更新这些假说, 然而, 花的起源问题到目前为止仍然是个未解之谜, 如自然界第一朵被子植物花起源的遗传基础尚不清楚。通过研究与花发育和身份决定相关的基因或基因家族的起源与功能多样化来回答心皮的起源问题在目前来看是

很困难的, 因为大量数据表明这些基因的起源应该发生在被子植物起源前^[5-12]。这一问题的回答应该从花器官身份决定基因相关的蛋白互作和基因表达调控网络的起源和同源器官的精准鉴定及其发育过程的比较上加以考虑。虽然心皮的起源仍然是个未解之谜, 但这并不能阻碍人们对果实发育、形态多样化及其遗传机制的研究。研究表明, 心皮发育的基因似乎在种子植物进化过程中具有保守性^[13], 但果实的类型和形态却是

多样的, 其遗传机制也是多样的。

2 被子植物果实大小和形状的遗传调控研究

果实大小是驯化过程中最重要的农艺性状之一, 一直受到植物育种家的关注和重视。拟南芥、水稻等模式植物果实大小的遗传调控研究深入而广泛, 取得了十足的进展, 克隆了70多个基因, 详见最近的一些综述^[14~17]。最新研究还发现, 在拟南芥中, *EARLY FLOWERING IN SHORT DAYS*(*EFS*), *DEVELOPMENT RELATED MYB-LIKE1*(*DRMY1*)参与种子或长角果大小的调控^[18,19]。在水稻中, *GRAIN NUMBER PER-PANICLE GENE 4/LAX PANICLE2*(*Gnp4/LAX2*)过表达使种子增大^[20]。*GRAIN WIDTH 5*(*GW5*), *RICE HETERO-TRIMERIC G-PROTEIN $\gamma 2$ SUBUNIT*(*RGG2*), *THOUSAND GRAIN WEIGHT 3*(*TGW3*), *GW5-LIKE*(*GW5L*)过表达使种子减小^[21~24]。拟南芥(长角果)和水稻(颖果)种子大小调控虽然体现了一定的保守性^[17], 但是这些模式植物研究的很多认识还是很难完全推广到其他具有干果类型的植物, 如大豆, 更不要说肉质果。肉质果代表了不同于干果的果实类型, 也引起了研究者的极大关注。相关研究结果充分体现了植物果实形态变异遗传调控的保守性和多样性。本文侧重茄科植物和一些非模式植物的研究成果。

2.1 茄科果实大小和形状的遗传调控

茄科植物是经济价值最大的植物类群之一, 常见的有番茄、茄子、辣椒, 还有药食同源的酸浆属植物等。果实大小和形状是将这些植物的栽培后代与野生祖先区分开来的主要性状。近年来通过栽培番茄和野生番茄的比较研究, 在番茄驯化的分子机制上取得了突破性进展。研究发现, 影响果实大小和形状的因素很多, 包括植物本身的遗传特性和所处的环境等, 且不同茄科植物中控制果实大小和形状变异的分子遗传机制既体现保守性又展现出特异性。根据现有研究, 主要总结了一些对茄科果实大小和形状具有调控作用的QTL(quantitative trait locus)/基因, 发现它们分别是细胞分裂的特性、细胞大小和子房室数目等方面来调控果实大小和形状(图2, 表1和2)。这些基因也基本都参与了番茄果实的驯化^[54]。着重探讨了它们在不同植

图2 番茄果实大小和形状决定的遗传调控。番茄果实大小和形状主要由细胞大小、细胞数目、细胞分裂的轴向和子房室数目决定。基因后括号中的正号(+)表示该基因是对应过程的正调控因子, 而负号(-)则为负调控因子。箭头表示变化过程的方向。具体信息见表1和2

Figure 2 Genetic controls of fruit size and shape in tomatoes. The size and shape of tomato fruit are mainly determined by cell expansion, cell division, the plane of cell division and locule number. The + in parentheses after a gene indicates that the gene encodes a positive regulator of the corresponding process, and the - means a negative regulator. The arrow indicates the changing direction of the process. Detailed information is available in Tables 1 and 2

物间的作用机制与功能进化式样。

(1) 细胞数量的调控因子。截至目前, 在番茄中克隆了2个主要控制细胞分裂进而影响果实大小的基因(图2, 表1), 其中fruit weight 2.2(*FW2.2*)隶属于细胞数目调控因子(cell number regulator, CNR)基因家族, 它是第一个被克隆的QTL^[25,55,56]。*FW2.2*是膜定位蛋白, 与分布在质体膜上的CK II 激酶的 β 亚基相互作用, 参与调控决定细胞分裂周期的信号转导途径, 是细胞分裂的负调控因子; 与野生番茄(小果实)相比, *FW2.2*在栽培番茄(大果实)中的表达量低、表达时间更短^[25,26,57]。因此, 该基因时空表达特征的改变(主要是异时性和异量性)在番茄大小的驯化过程中起重要作用。*FW2.2*类基因的功能相当保守。目前在大豆、毛酸浆、水稻、玉米、鳄梨等多种植物中均发现*FW2.2*的同源基因对植物组织或器官大小具有负调控作用^[27,57~62]。特别地, 在酸浆属中, *FW2.2*的直系同源基因*Physalis organ size 2*或*Physalis floridana cell number regulator 1*(*POS2*或*PFCNR1*)编码的蛋白也为膜定位,

表 1 茄科果实中细胞分裂和细胞大小的调控因子

Table 1 Regulators of cell division and cell size in the fruits of Solanaceae

生物过程	QTL/基因	等位变异	功能/表型	物种	参考文献
细胞分裂	<i>FW2.2/CNR</i>	表达变异	果实大小	番茄 酸浆属	[25~27]
	<i>FW3.2/SIKLUH</i>	起始密码子上游512 bp的突变 导致表达改变	果实大小	番茄 辣椒	[28]
	<i>OVATE</i>	提前终止表达	果实形状	番茄 辣椒 茄子	[29,30,34]
	<i>SUN</i>	转座子Rider介导从10号染色体到7号 染色体的24.7 kb的基因重复	果实形状	番茄 茄子	[31~34]
	<i>Slefl1</i>	未知	果实形状	番茄	[35]
	<i>fs3.1</i>	未知	果实形状	辣椒	[36]
	<i>fs10.1</i>	未知	果实形状	辣椒	[37]
细胞延伸	<i>SI-IAA17</i>		核内复制, 果实大小	番茄	[38]
	<i>SICCS52A</i>		核内复制, 果实大小	番茄	[39]
	<i>SIWEE1</i>		核内复制, 果实大小	番茄	[40]
	<i>FW11.3/CSR-D</i>	基因中1406 bp的缺失和22 bp的 插入引起	果实大小	番茄	[41]
	<i>POS1</i>	第一个内含子中37 bp调控序列拷贝 数变异导致表达改变	果实大小	酸浆属	[42,43]

它不仅与番茄共享互作蛋白CK II激酶的 β 亚基, 实现对细胞分裂的调控, 还与MADS-domain转录因子*Phy-salis floridana* AGAMOUS(PFAG)蛋白互作, 从而实现对细胞周期蛋白基因*PFCyclin D2*的抑制而负调控细胞分裂^[27]。拟南芥AGAMOUS(AG)基因决定心皮的身份和发育^[63]。毛酸浆PFAG是拟南芥AG的同源基因, 因此POS2通过与PFAG的互作实现了特异地控制毛酸浆果实大小的作用^[27], 这是FW2.2调控细胞分裂的新模型。在基因表达层面上, POS2与FW2.2一样, 它的异时性和异量性的改变与酸浆属浆果大小的自然变异密切相关^[25,27]。

FW3.2(*fruit weight 3.2*)是在番茄中发现的另一个主要通过控制细胞分裂来调控果实大小的基因^[64]。它是拟南芥KLUH的同源基因, 因此又被命名为SIKLUH, 属于CYP78A亚基因家族的成员^[65]。FW3.2的主要功能是促进受精后果实的果皮和隔膜区域的细胞数量增加, 同时其过量表达也会使种子膨大以及果实成熟期延迟^[28]。在拟南芥、大豆、小麦和水稻等被子植物, 甚至葫芦藓等苔藓植物中均发现了与FW3.2具有高度功能保守性的CYP78A亚基因家族成员, 并且这些同

源基因在各类植物的生长发育中同样起着重要的调控作用^[65~70]。

还有一些QTL/基因也是通过调控细胞分裂及细胞分裂的轴向进而影响果实的形状。番茄中OVATE是控制果实从圆形到梨形过渡的关键QTL, 其无义突变体呈现梨形果实, 编码植物发育中一类重要的负调节蛋白^[29]。辣椒的OVATE同源基因也参与浆果形状的调控^[30]。进一步研究发现, 在果实发育早期, 番茄OVATE和TONNEAU1蛋白复合体在细胞质定位和微管定位的动态平衡, 决定子房发育中细胞分裂和细胞延伸的模式, 最终改变果实形状^[71]。番茄和茄子中的SUN编码钙调素结合蛋白, 促进果实纵向的细胞分裂, 同时抑制横向的细胞分裂^[31~34]。番茄的突变体Slefl1(*Solanum lycopersicum elongated fruit 1*)引起果实纵向细胞层数增加, 从而使果实变长^[35]。另外, 在辣椒中发现了2个新的QTLs为*fruit shape 3.1(fs3.1)*和*fruit shape 10.1(fs10.1)*, 参与果实形状的调控^[36,37]。这些QTLs的克隆将有助于完善茄科浆果大小和形状的调控网络。

(2) 细胞大小的调控因子。在茄科, 现已发现5个基因主要通过控制细胞大小来调控果实大小(图2, 表1)。

表 2 子房室数目的调控基因及其保守性

Table 2 Regulatory genes of ovary locule number and their conservation

物种	QTL/基因	拟南芥中的同源基因	等位变异	功能/表型	参考文献
番茄	<i>LC/SIWUS</i>	<i>WUSCHEL</i>	基因下游1080 bp后区域2个SNP	子房室数目增加, 果实变大	[47,48]
	<i>FAS</i>	<i>CLAVATA3</i>	位于 <i>YABBY</i> 基因第一内含子和 <i>SICLV3</i> 基因上游的294-kb倒位	子房室数目增加, 果实变大	[44~46]
	<i>SIFAB</i>	<i>CLAVATA1</i>	<i>fab</i> 突变体	花序分支数, 子房室数增加	[46]
	<i>SICLV2</i>	<i>CLAVATA2</i>	功能缺失突变体	花序分支数和子房室数增加	[46]
	<i>SICLV3</i>	<i>CLAVATA3</i>	CRISPR/Cas9- <i>SICLV3</i>	花序分支数, 子房室数增加	[46]
	<i>SIFAB2</i>	调控 <i>CLV</i> 信号转导途径	功能缺失突变体	花序分支, 花器官数目增加	[46]
	<i>SIRRA3</i>	调控 <i>CLV</i> 信号转导途径	功能缺失突变体	花序分支, 花器官数目增加	[46]
	<i>FIN</i>	羟脯氨酸O-阿拉伯糖基转移酶, 介导 <i>CLV3</i> 的阿拉伯糖基化	功能缺失突变体	花序分支数, 子房室数增加	[46]
玉米	<i>TD1</i>	<i>CLAVATA1</i>	<i>td1</i> 突变体	果实上每行籽粒数增加	[49]
	<i>FEA2</i>	<i>CLAVATA2</i>	<i>fea2</i> 突变体	果实上每行籽粒数目增加	[49]
	<i>FEA3</i>	<i>CLAVATA3</i> 富亮氨酸重复受体	<i>fea3</i> 突变体	花器官增多, 种子数增加	[53]
水稻	<i>FON1</i>	<i>CLAVATA1</i>	功能缺失突变体	花器官数量, 种子数都增加	[50]
	<i>FON2</i>	<i>CLAVATA3</i>	功能缺失突变体	花器官和种子数增加	[50]
黄瓜	<i>CsCLV3</i>	<i>CLAVATA3</i>	连锁与关联	瓠果的子房室数变异	[52]
蔓菁	<i>BrCLV3</i>	<i>CLAVATA3</i>	<i>ml4</i> 突变体	角果的子房室数及种子数增加	[51]

Sl-IAA17(*Solanum lycopersicum Indole-3-acetic acid 17*)是Aux/IAA基因家族中的成员, 可调控生长素信号途径, 调节细胞延伸, 进而控制植物生长和发育. RNA干扰(RNAi)沉默*Sl-IAA17*使果实显著增大, 这主要是细胞增大导致果皮厚度增加的结果, 与细胞数量无关^[38]. 番茄的果实发育过程与*SICCS52A*(*Solanum lycopersicum cell cycle switch 52A*)基因的表达、DNA核内复制的特异性和细胞大小相关. 当*SICCS52A*的表达下调时, 核内复制受损导致果实变小; 当*SICCS52A*表达上调时, 核内复制起初延迟, 后又恢复甚至增强, 导致果实变大^[39]. 在这一过程中, 多次DNA核内复制引起细胞扩增, 进而使果实变大. 减弱细胞周期相关蛋白激酶基因*SIWEE1*的表达, 引起了果肉细胞内DNA倍性下降, 细胞也随之变小, 从而使得番茄植株和果实都变小^[40]. 番茄*FW11.3*(*fruit weight 11.3*)/*CSR-D*(The derived allele of cell size regulator)定位于11号染色体, 编码一个含有FAF结构域(DUF3049, Pfam accession PF11250)的新蛋白^[41,44]. 在番茄果实中, *CSR-D*只在生长的果实组织内以及维管束内或周围表达, 与果实成熟过程的细胞扩大阶段一致; 它主要通过增加果皮面

积来增加果实重量, 而导致果皮组织扩大的原因是中果皮细胞增大^[41].

在粘果酸浆(*Physalis philadelphica*)中, *POS1*(*Physalis organ size 1*)基因的表达量与生殖器官(如花、浆果和种子)的大小呈正相关^[42,43]. 通过转基因敲降*POS1*的表达会产生更小的花、果以及更小的细胞; 相反, 过表达*POS1*会使细胞变大, 导致器官增大, 但细胞数量基本不变^[43], 表明*POS1*编码细胞大小的正调控因子. 进一步研究表明, 粘果酸浆中*POS1*基因的第一个内含子含有一个37-bp的重复序列, 而来自该种不同种源*POS1*的第一内含子大小不同, 且与果实的大小成反比; 大、中和小果实三组中的*POS1*等位基因的第一内含子分别含有一个、两个和三个拷贝的这一重复序列^[43]. 正是内含子中37-bp重复序列拷贝数的变异导致该基因的差异表达, 在很大程度上决定了粘果酸浆果实大小的自然变异^[43]. *POS1*编码含两个CRF(cytokinin response factor)-AP2(APETALA2)结构域的转录因子, 为茄科特异起源^[43], 然而, 番茄、茄子、烟草等中*POS1*的直系同源基因则不具备控制果实大小的能力(Wang L, He CY, 未发表). 这一发现充分体现出亲缘关

系较近的同科植物中控制果实大小遗传途径的歧化性。

(3) 子房室数目的调控因子. 在番茄驯化过程中改变子房室数目也起到了很大的作用. 野生番茄为2心皮融合, 而栽培番茄的子房室数则明显增多. *FASCIATED* (*FAS*)和*LOCULE NUMBER*(*LC*)是番茄中发现的两个主要控制子房室数目的调控位点(图2, 表2). *FAS*表型变化曾被认为是栽培番茄中*YABBY*基因在第一内含子内插入了1个6~8 Kb的DNA片段使其失活所致^[45]. 通过进一步对野生番茄和栽培番茄的比较分析发现, *YABBY*基因的第一内含子和*CLAVATA3*同源基因(*SICLV3*)上游的1-Kb区域之间有一个294-Kb片段的倒位, 这个倒位导致*SICLV3*表达下降, 从而影响力房室的数目^[44~46]. 番茄*lc*位点位于*SIWUS*基因下游1080 bp后区域, 该区域的2个SNP(single nucleotide polymorphism)与心皮数目的变化相关, 从而使番茄果实变大^[47]. 以*CLAVATA* (*CLV*)-*WUSCHEL* (*WUS*)基因为中心的雌蕊数目或子房室数目调控机制似乎是相当保守的, 一些同源基因也具有相似的功能(表2). 与*LC*位点的效应一致, 沉默番茄*WUS*基因(*SIWUS*)后番茄花的发育受阻, 花器官数目和果实子房室数减少^[48], 因此*LC*就是*SIWUS*. *WUS*在进化过程中受到严格的纯化选择, 在各类植物顶端分生组织和花器官发育中扮演重要角色^[72]. 而*CLV*类基因在调控花器官和子房室数目方面的功能在不同植物中也十分保守(表2). 番茄的*FAB* (*FASCIATED AND BRANCHED*)、玉米的*TD1*(*THICK TASSEL DWARF1*)和水稻的*FON1*(*FLORAL ORGAN NUMBER1*)均是拟南芥*CLV1*的同源基因, 它们的功能缺失突变体或基因编辑转基因植物的花序分支数、花器官的数量和子房室数增加^[46,49,50]. 番茄*CLV2*功能缺失突变体表型类似于*fab*, 使得花序分支数和子房室数增加^[46], 玉米中*CLV2*的同源基因*FEA2*(*FASCIATED EAR2*)具有相似的功能^[49]. 多种植物中的*CLV3*与*CLV1*和*CLV2*同源基因功能保守. 番茄*SICLV3*、黄瓜的*CsCLV3*、蔓菁的*BrCLV3*和水稻的*CLV3*同源基因*FON2*(*FLORAL ORGAN NUMBER2*)使花序分生组织大小、花器官数量和子房室数增加^[46,50~52]. 甚至*CLV*相关基因也具有相似功能. 番茄阿拉伯糖转移酶基因*SIFAB2*, *SIRRA3*和*FIN*(*FASCIATED INFLORESCENCE*)介导*CLV3*的阿拉伯糖基化, 影响*CLV*信号转导途径, 其功能缺失后花序分枝和花器官数目增加,

与*clv3*突变体的表型类似^[46]. 玉米中*FEA3*编码*CLV3*的富亮氨酸重复受体, 负调控顶端分生组织的大小, *fea3*的花器官增多, 种子数增加^[53].

在进化和选择的过程中, 多基因及其互作网络参与调控果实大小, 极其复杂. 揭示这些基因的功能和招募机制是进化发育生物学研究领域重点关注的问题. 随着遗传学、组学和生物信息学的发展, 使得有机会获得和发现更多调控果实大小的QTL/基因. 就目前的研究来看, 虽然有些基因及其所属的基因家族多数起源古老且功能保守, 遗传关系较近的物种共享的较多, 但是绝大多数在不同物种间并不具有保守性. 其主要原因可能是果实类型的极大多样化. 因此, 在果实研究中需要建立不同的研究体系, 以期全面理解果实的进化发育, 针对性地开展产量性状的分子设计育种.

2.2 其他被子植物果实大小的遗传调控研究概况

研究者也开始关注一些有经济价值的作物、蔬果植物, 如大豆、葫芦科的黄瓜、甜瓜和罗汉果、蔷薇科的草莓、苹果、沙梨和樱桃、廖科的苦荞麦、胡颓子科的沙棘、葡萄科的葡萄和芸香科的柑橘等, 对它们果实大小的遗传调控也有一些报道(表3). 但是, 在这些植物中, 很难像模式植物一样进行大规模的正向遗传学研究, 而主要还是通过反向遗传学, 如同源克隆、组学分析等技术获得一些候选基因(表3). 研究发现, 在大豆中一些基因的大量表达, 如细胞色素P450家族(cytochrome P450)基因*GmCYP78A5*和*GmCYP78A72*, *GIBBERELLIN 20 OXIDASE*(*GmGA20OX*)和*NUCLEAR TRANSCRIPTION FACTOR Y SUBUNIT A* (*GmNIFYA*)等, 和一些基因表达的下调或沉默, 如*BIG SEEDS*(*GmBS1*和*GmBS2*)和*CELL WALL INVERTASE INHIBITORS*(*GmCIF1*), 均使种子增大^[70,73~76]. 我们通过栽培大豆和野大豆果实发育转录组的比较也鉴定了一系列参与种子发育, 进而可能调控种子大小的候选基因^[83,84]. 对比番茄果实大小调控的QTL, 在甜瓜的基因组中鉴定到*FAS*, *OVATE*, *FW2.2*, *SUN*, *LC*和*FW3.2*等相关基因家族成员^[77]. 进一步研究发现, *OVATE*和*TONNEAU1*等QTL/基因控制甜瓜、黄瓜的果实形状和马铃薯块茎形态^[71]. 基于组学(基因组、比较转录组和表达谱)技术的分析, 发现黄瓜大小和形状的变化由受精前后纵向和横向的细胞分裂和细胞大小的差异引

表 3 其他被子植物中参与果实/种子大小调控的基因

Table 3 Genes involved in control of fruit/seed size in other angiosperms

物种	基因	编码蛋白质类型	表型变异	参考文献
栽培大豆	<i>GmCYP78A5</i>	细胞色素P450家族蛋白	种子大小	[73]
	<i>GmCYP78A72</i>	细胞色素P450家族蛋白	种子大小	[70]
	<i>GmGA20OX</i> 和 <i>GmNFYA</i>	赤霉素生物合成酶	种子大小	[74]
	<i>GmBS1</i> 和 <i>GmBS2</i>	转录调节因子	种子大小	[75]
	<i>GmCIF1</i>	转化酶抑制剂同工酶	种子大小	[76]
甜瓜	<i>FW2.2</i>	细胞数目调节因子	果实大小	[77]
	<i>FW3.2</i>	细胞色素P450家族蛋白	果实大小	[77]
	<i>LC</i>	WUS/WOX家族蛋白	子房室数目/果实形状	[77]
	<i>SUN</i>	IQ结构域蛋白	果实形状	[77]
	<i>OVATE</i>	OVATE家族蛋白	果实形状	[77]
	<i>TONNEAU1</i>	TONNEAU1招募结构域(TRM)家族蛋白	果实形状	[77]
黄瓜	<i>OVATE</i>	OVATE家族蛋白	果实形状	[71]
	<i>TONNEAU1</i>	TONNEAU1招募结构域(TRM)家族蛋白	果实形状	[71]
草莓	<i>FveCYP707A4a</i>	细胞色素P450单加氧酶	果实大小	[78]
苹果	<i>MdCDK1</i>	细胞周期蛋白依赖激酶	核内复制/果实大小	[79]
甜樱桃	<i>PaCYP78A9</i>	细胞色素P450家族蛋白	果实大小	[80]
鞑靼荞麦	<i>FtARF2</i>	生长素响应因子	种子大小	[81]
安柳甜橙	<i>CsGRF2, 3, 7和9</i>	生长调节因子	果实大小	[82]

起^[85]；在罗汉果早期果实上调的基因中包括许多参与调控果实生长发育、果实大小和成熟代谢的基因^[86]。在草莓整个果实发育过程中，生长素、赤霉素(GA)和脱落酸(ABA)形成相互关联的反馈环，来控制果实发育过程中ABA的水平；草莓*cytochrome P450 707A4a* (*FveCYP707A4a*)基因作为中心环节，不仅调节ABA的积累，还通过整合生长素、GA和ABA信号来协调果实大小和成熟时间^[78]。嘎拉苹果自然突变体“Grand Gala”果实直径增加15%，重量增加38%，研究表明，其果实的增大是由果肉细胞变大引起的；进一步分析表明，*MdCDK1*(cyclin dependent kinases 1)基因表达上调，细胞周期蛋白基因*CYCA2;3*表达下调，从而促进核内复制使细胞变大^[79]。在甜樱桃中发现，一个细胞色素P450基因*PaCYP78A9*(*cytochrome P450 78A9*)可以调控果实大小^[80]。比较转录组分析发现，沙梨果实发育早期与果实大小相关的差异表达基因中包含38个转录因子、23个细胞分裂素脱氢酶和赤霉素双加氧酶基因^[87]。在蓼科荞麦属苦荞麦的研究中发现，生长素和

脱落酸的平衡可能是调控细胞分裂的关键因素，它们通过激素信号通路诱导生长素反应因子*auxin response factor 2*(*FtARF2*)的表达上调，对种子大小进行调节^[81]。对种子大小有明显差异的沙棘进行miRNA高通量测序分析，鉴定出137个已知miRNA和264个新miRNA；进一步预测发现22个种子大小相关基因^[88]。在葡萄中，利用图位克隆，发现6个与葡萄果重相关的QTL，平均贡献率在11.3%~33.0%^[89]。芸香科柑橘具有非呼吸跃变的果实成熟行为和独特的解剖学果实结构。通过对血橙“早红”和脐橙“二十一世纪”的果实进行比较转录组和蛋白质组学分析研究，发现在幼果、着色开始和果实延迟采收两个月这三个连续阶段，两个品种间具有相当多的差异表达的基因与蛋白，这些基因/蛋白分别参与果实的生长发育、花青素合成和可溶性固形物积累等方面^[90]。安柳甜橙(*Citrus sinensis* cv. Anliu)中*Growth-regulating factor*基因*CsGRF2, 3, 7和9*在果实细胞膨大中起重要作用，它们可能通过GA途径或GA非依赖性途径实现对细胞大小的调控^[82]。而且，茄科

植物的*OVATE*, *SUN*, *FAS*等控制果实形态的调控因子在芸苔科植物中也是通过影响纵向或横向的细胞分裂,从而调控果实生长、大小和形状的,具有相当的保守性^[91].

相对于拟南芥、水稻和番茄而言,在非模式植物的这些研究还是片段化的,绝大多数还需要进行同源体系的功能验证,果实进化发育的重排原理还需要进一步挖掘.但是,通过大量系统性地开展这样的工作,可以勾画每个物种中果实形态的调控网络,从而可以通过物种间的比较,总结果实形态进化遗传调控的普适性网络,理解果实形态创新起源的特异性调控.

3 果实附属的形态创新的起源与进化

形态创新(morphological novelties)是指植物或动物在长期的进化过程中产生新的结构特征或功能发生改变的特殊器官的现象.与形态进化和人工定向驯化过程中常见的在大小、组成和形状等方面的微调 and 修饰相比,形态创新是极为罕见的进化现象.动物中常见的形态结构创新有很多:上颌关节的产生使得蛇能吞食相当于自身头部8~10倍大的食物^[92];大熊猫的“第六个指头”是指从腕骨长出来的假大拇指,帮助大熊猫牢牢地抓住竹子^[93].植物形态创新可发生在根、茎、叶、花和果实等各个植物器官^[25,94,95].花是被子植物最显著的特征之一,不同被子植物的花在早期的发育过程和基本结构上都很相似,而成熟花的形态却是多种多样的^[96].开花的目的就是实现后代的稳定传递,被子植物会经历特有的双受精发育成繁殖器官果实(种子).在适应自然环境的过程中,为了更大限度地实

现种子的长距离传播,一些果实会形成某些特殊的形态结构,如毛、刺、钩、翅等^[97].这些都可称之为形态创新或特化结构.在进化过程中,形成这些结构主要是辅助果实的传播.例如,百合种子的果翅使得百合的种子具有高的分散传播能力^[98];而蒲公英种子上的冠毛会在种子飘动过程中使其周围的空气形成漩涡,从而实现种子的远距离传播^[99].然而,形态创新起源的遗传和功能进化机制是一个长期存在、悬而未决的进化生物学难题.研究创新形态结构的发育过程和决定其发生的分子遗传机制是理解其功能进化机制的前提.目前仅对少数几个,包括水稻的芒^[100-102]、黄瓜的疣^[103-105]和茄科“中国灯笼”^[106,107]进化发育的遗传调控有一些研究(表4).其中,茄科“中国灯笼”的进化发育研究具有明显的代表性.

3.1 “中国灯笼”——果实的附属形态创新

茄科的花萼在受精后一般不会凋落,成为果实的附属结构,谓之宿存果萼.绝大多数情况下,果萼不会明显变大,但是有些茄科植物的果萼会显著膨大,称之为膨大花萼症状(inflated calyx syndrome, ICS),有些甚至形成完美的“中国灯笼”状结构(图1R~Z).茄科只有少数属具典型的“中国灯笼”状结构,很显然,它是一种形态创新.酸浆属(*Physalis*)植物均具典型的“中国灯笼”状结构(图1X~Z),其中一些还生产药食同源的浆果,它和膨大的宿存果萼富含酸浆苦味素(physalin)、醉茄内酯(withanolides)等药用成分^[108],但产量很低.酸浆属植物具有明显区别于茄科其他属种的“中国灯笼”,那么酸浆属的“中国灯笼”是如何起源的?如何发育的?如何演化的?在植物进化发育中具有何功

表 4 一些果实附属结构的调控因子

Table 4 Regulators of some fruit subsidiary structures

物种	形态创新	QTL/基因	功能/表型	参考文献
水稻	芒	<i>Awn3-1/Os03g0418600</i>	芒长	[102]
		<i>Awn4.1</i>	芒长	[100]
		<i>Awn-1/An-1</i>	芒长,增加籽粒数量	[101]
黄瓜	疣	<i>CsTu</i>	促进细胞分裂,导致黄瓜表面瘤状凸起	[103]
		<i>CsTS1</i>	提高生长素含量;与CsTu互作调控疣的形成	[105]
		<i>CsTTG1</i>	调节疣的发育	[104]
毛酸浆	中国灯笼	<i>MPF2</i>	在花器官中的异位表达与“中国灯笼”起源相关	[106]
		<i>MPF3</i>	与MPF2互作,调控MPF2表达,决定萼片身份,调控“中国灯笼”发育	[107]

能? 近年来, 科学家对此进行了比较深入的研究.

3.2 酸浆属“中国灯笼”的进化发育机制

研究发现, 酸浆属“中国灯笼”进化发育受激素和遗传双重调控, 其起源与雄性育性偶联(图3). 首先, 通常情况下, “中国灯笼”仅在受精后才能形成, 表明其发育受到受精信号的调控, 而且, 受精信号只是扮演“扳机”的作用, 启动“中国灯笼”的形成. 这一作用可以被植物激素细胞分裂素和赤霉素所替代, 且乙烯在“中国灯笼”发育中也起到一定作用^[106,109,110]. 其次, “中国灯笼”的起源有其遗传调控基础. “中国灯笼”的起源与MADS-box基因MPF2在花器官中的异位表达密切相关^[106,111]. 进一步研究发现酸浆属“中国灯笼”的发育还与MPF3基因有关^[107]. 在毛酸浆中, MPF3只表达在花分生组织、花器官和花后器官中, 它编码一个(APE-TALA1)AP1类MADS-box蛋白, 它可以结合MPF2基因的启动子. 在茄属中, MPF2的直系同源基因STMADS6在花中表达极低或不表达, 这很可能是由于MPF3类的蛋白可以结合STMADS6基因启动子上的典型的CArG-BOX元件^[106,107], 从而强烈抑制了该基因在花部器官的表达, 因而没有形成“中国灯笼”状结构(图3A). 在毛酸浆中, MPF3蛋白主要定位在细胞核中, 它与MPF2和一些花特异表达的MADS-domain蛋白互作, 选择性地结合MPF2启动子中的变异了的CArG-box元件^[107,111], 但是对MPF2表达的抑制显著降低, 使得MPF2异位表达达到花部器官, 从而形成“中国灯笼”(图3B和C). 研究也发现, 这些与“中国灯笼”形成与发育有关的基因, 还调控雄性育性. 敲降MPF2的表达后, “中国灯笼”变小, 成熟花粉数目显著降低, 极严重者无花粉, 无“中国灯笼”形成^[106], 但过量表达MPF2类基因使得马铃薯和拟南芥均产生膨大叶化的花萼^[109]. 当敲降MPF3的表达后, 花粉中的淀粉积累受阻, 花萼增大并叶化, 但花后的ICS变小, 其形态也不同于野生型; 同时发现, MPF2的表达在花萼和雄蕊显著升高^[107]. 当MPF2和MPF3双基因的表达敲降后, 可以产生形态正常的花萼, 成熟花粉的比例提高, 但仍有约30%的花粉不能成熟^[107]. 因此, MPF3通过与MPF2蛋白的互作来抑制MPF2基因决定花萼身份、雄性育性和“中国灯笼”的形成(图3B和C). 而且, MPF2和MPF3转录本的比例对于“中国灯笼”的形成至关重要^[107]. 这一调控途径还可以强烈激活PFINV4(*Physalis floridana*

图3 酸浆属“中国灯笼”起源的分子机制. A: 马铃薯中STMADS16基因在花萼中由于MPF3类蛋白的抑制而不表达, 决定了在该种中不产生“中国灯笼”. STMADS16启动子中有经典的CArG-BOX. B: 酸浆属“中国灯笼”起源的分子机制. MPF2启动子中有变异了的CArG-box元件, MPF3对其抑制显著降低, 使得MPF2异位表达达到花器官中. STMADS16和MPF2是直系同源基因. MPF3编码AP1类蛋白; PFAG是AG的同源蛋白. 这里仅显示了MPF2的异源二聚体结合MPF2启动子的情况. C: “中国灯笼”起源的“遗传和激素”两组分调控系统. 6-BA, 细胞分裂素; GA, 赤霉素; 闪电状箭头代表受精信号, 可由所列激素替代; 箭头表示激活或促进, 封闭线为抑制. 部分“中国灯笼”被切去以呈现浆果和这一形态创新的关系

Figure 3 Molecular mechanisms underlying the origin of “Chinese lantern” in *Physalis*. A: *STMADS16* is not expressed in the calyx of potato (*Solanum tuberosum*) due to the MPF3-like inhibition, thus no “Chinese lantern” is generated in this species. The classical CArG-BOX motifs are present in the *STMADS16* promoter. B: A molecular mechanism underlying “Chinese lantern” in *Physalis*. There are mutated CArG-box motifs in the *MPF2* promoter, and the MPF3’s inhibition on the *MPF2* expression is thus significantly reduced, which leads to the heterotopic expression of *MPF2* in floral organs. *STMADS16* and *MPF2* are orthologous genes. *MPF3* encodes an AP1-like protein; PFAG is a homologous protein of AG. Here, we only show that the MPF2-associated dimers bind to the *MPF2* promoter. C: Two component system of genetic and hormonal control in the origin of “Chinese lantern”. 6-BA, cytokinin; GA, gibberellin. The lightning arrow represents the fertilization signal that could be replaced by some hormones. The arrow indicates activation or promotion, and the blocked line means inhibition. Parts of the “Chinese lantern” were cut to show the relationship between the berry and this morphological novelty

invertase 4)基因, 它在水稻等植物中的直系同源基因编码在糖分解转运途径中起关键作用的酶^[107]. 同时发现, MADS-box转录因子MPF2还可以与RNA结合蛋白

PFMAGO蛋白互作, 从而影响毛酸浆的雄性育性^[111]. 这些发现都支持雄性育性与“中国灯笼”偶联的进化机制. “双层灯笼”突变体(*doll1*, *double layered lantern 1*)的发现与相关研究表明*DOLL1*编码PFGLO1蛋白, 是B类MADS-box基因*GLOBOSA*的直系同源基因, 不仅决定花瓣和雄蕊的身份, 还调控雌性功能^[112,113], 更进一步表明“中国灯笼”与育性偶联的进化发育过程, 为理解“中国灯笼”的起源提供了新的思路.

3.3 茄科“中国灯笼”的演化机制

茄科只有少数属具典型的“中国灯笼”状结构, 分别是酸浆属(*Physalis*)、马尿泡属(*Przewalskia*)、睡茄属(*Withania*)和*Margaranthus*等^[95,114,115]. 在现存物种的进化树上, 它们分属不同的支系, 暗示它们可能是多系起源^[95,115]. 目前仅对酸浆属和睡茄属进行了研究^[106,109~111,116,117], 发现在这两个属中“中国灯笼”形成的机制似乎是保守的. 酸浆属中MADS-box转录因子MPF2基因被招募到花器官中, 与决定花身份发育的MADS-box蛋白和PFMAGO等的互作决定了“中国灯笼”这一特化性状与雄性育性的偶联起源^[106,111]. 睡茄属也是如此. 睡茄族(*Withaninae*)的睡茄(*Withania somnifera*)和龙珠(*Tubocapsicum anomalum*)为四倍体, MPF2类基因加倍, 形成MPF2-*lik-A*和MPF2-*like-B*两个基因, 其中MPF2-*like-A*是酸浆属MPF2的直系同源基因, 其编码蛋白经历了达尔文正选择, 与毛酸浆MPF2共享互作蛋白谱, 控制睡茄“中国灯笼”的形成和花粉的成熟^[116~118], 而该基因在进化过程中丢失导致“中国灯笼”在龙珠中缺失^[116]. 另外, 受精信号为酸浆属和睡茄属“中国灯笼”发育所必需, 且可被植物激素替代^[109,110]. 因此, MPF2类转录因子和激素信号是茄科“中国灯笼”形成的两要素(图3C). 假定受精信号的产生在不同物种间具有保守性, 那么作为关键的调控因子的MPF2类基因的演化式样在一定程度上将决定“中国灯笼”的进化模式. 在茄科内的研究表明, MPF2类基因在花萼中的表达是形成ICS所必需的, 然而其表达并不一定确保ICS的形成, 因为绝大多数茄科植物中MPF2类基因都在花器官中表达^[115]. 因此推断“中国灯笼”在茄科是一个近祖性起源的性状. 它的形成具有其特有的生物合成途径^[106,109,115], 其中任何一个环节的突变都会引起ICS的丢失. 在进化过程中, 正是由于二次突变使得大多数茄科植物丢失了“中国灯笼”这一形

态创新^[115]. 进一步研究还发现, 绝大多数MPF2类蛋白具极相似的蛋白互作谱, 包括AP1类和SEPALLATA (SEP)类的MADS-domain蛋白等, 它们是MPF2类蛋白整合“中国灯笼”形成和育性决定两个过程的关键因子^[117,119]; 只要失去其中任何一个互作的蛋白, 就会导致“中国灯笼”的缺失^[119]. 因此, MPF2类蛋白的定向正选择和互作蛋白谱的变异在茄科“中国灯笼”状结构的进化中也扮演着重要作用. 这也暗示了一些基因的丢失很可能与“中国灯笼”的起源与演化密切相关, 其中SEP类基因的丢失可能与此有关^[111,119].

3.4 “中国灯笼”是一个适应性性状

“中国灯笼”是大自然的杰作. 茄科为什么要进化“中国灯笼”这样的结构呢? 前人提出过4个假说: (i) 促进果实传播^[114]; (ii) 为果实提供微环境^[116]; (iii) 进行光合作用和物质积累^[109]; (iv) 进化的副产品^[106,111]. 这些假说均有一些相关的初步证据^[120]. 马尿泡属为我国西北单个特有种, 其ICS主要与果实的传播有密切关系^[114]. 睡茄属植物的“中国灯笼”状结构有各种变异, 这些变异与其自然分布区的生境密切相关^[116]. 在毛酸浆花芽期去掉萼片, 会显著影响果实重量, 暗示萼片可进行光合作用^[109]. 而第四个假说, 主要是基于酸浆属“中国灯笼”起源与雄性育性紧密偶联的这一观察而提出的^[106,111]. 这一现象在睡茄中也是存在的, 敲除MPF2-*like-A*类基因WSA206的确会影响“中国灯笼”的形成并显著降低雄性育性^[117]. 但总体来说, 这些假设都缺乏实验和功能证据的佐证^[120]. 近期, 我们通过实验发现, 发育中的“中国灯笼”通过光合作用、微环境效应等保护果实发育, 与果实的重量和种子数目密切相关, 尤其是在极端低温等环境下可以显著提高植物的适合度; 而成熟的“中国灯笼”一方面可以延缓浆果由于直接暴露导致的果实腐烂和失水干瘪, 客观上为动物提供了尽可能新鲜的果实; 另一方面, 成熟的“中国灯笼”则可通过水流和风有效地辅助果实实现长距离传播^[121]. 这也吻合酸浆属起源的古地理环境^[122]. 因此, “中国灯笼”是一个受选择的有益突变, 可显著提高植物的适合度, 强有力地支持前三个假说. 当然, 仍然不排除它是进化过程中的副产品, 只是搭车效应的结果. 对与MPF2互作蛋白所在基因家族的进化历史、式样和功能分化的详细研究将有助于深入理解“中国灯笼”与育性的偶联机制这一假说.

综上所述, 茄科“中国灯笼”的形成受MPF2基因、花发育相关的MADS-domain蛋白(如MPF3, PFAG等)和植物激素的共同调控^[106,107,109~111,117]。激素信号可影响MPF2蛋白的亚细胞定位^[109], 但是它们与遗传调控之间是如何精细对话来启动“中国灯笼”形成的尚不清楚。不过, 这一机制表明对原有基因的招募是形态创新起源的重要机制。“中国灯笼”貌似简单, 实为复杂性状, 是由多基因互作调控, 对这一点我们知之甚少。基因表达的变异和基因的丢失在这一形态创新起源中的作用机制仍然不清楚。对这些遗传调控与产量等植物适合度调控关系的进一步研究将有助于全面理解“中国灯笼”这一形态创新的进化发育机制。

4 果实类型的进化和遗传调控

果实类型的划分有多种标准, 根据果实在成熟时的果皮形态划分为干果和肉果, 且各自又分为多种类型(图1和4)。种子是果实的重要组成部分, 对一些植物来说, 由于果皮和种子难以分离, 使得对果实和种子的研究基本上是一致的, 如颖果、胞果、瘦果和坚果。果实的类型不同, 其传播机制大不相同, 且传播的有效性和距离也不同。

4.1 果实类型的进化

果实类型是植物对环境条件长期适应性进化的结果, 特定植物群落果实类型的构成直接反映植物生长的生态环境^[123]。而且, 果实与食果动物的协同进化对果实多样性的形成也有重要影响。食果动物对种子的传播行为不仅促进了食果动物的进化, 也加快了肉果的进化速度, 而且其影响程度与果实传播的有效性呈正相关^[124]。除了果实类型自身外, 与果实类型相关的且有助于种子传播的两个主要特征是果实的颜色和开裂性。大部分陆生植物依赖食果动物为其传播种子, 尤其是肉果, 它们主要是通过绚丽多彩、千差万别的颜色来吸引食果动物的。因此, 果实颜色常被认为是增大被传播媒介发现几率的适应性结果^[125], 然而对果实颜色多样性和进化机制仍然知之甚少。果实开裂对裂果种子的非生物传播具有重要意义, 肉质果不需要开裂, 食果动物或者人类可以实现其有效的长距离传播。不同类型裂果的开裂方式和机制存在显著差别。对于野生植物来说, 果荚的开裂对于其在不同环境下的适

应性及种子的传播具有重要的意义^[126], 而在农业生产中, 易裂荚是造成作物种子流失和产量减少的关键因素之一^[127]。

从系统发育的角度来看, 果实类型的进化和植物类群的系统发育之间不存在显著相关性^[1]。结合APG(angiosperm phylogeny group)IV系统^[128], 我们对被子植物64个目、416个科的果实类型进行统计分析, 也发现在目及科水平上果实类型与被子植物系统进化无明显关联(图4)。金粟兰目、金鱼藻目和葡萄目中仅具有单一的果实类型, 分别是核果、坚果和浆果。在单子叶植物分支中, 浆果和蒴果为主要果实类型, 其中浆果所占比例为22.2%~26.8%, 蒴果所占比例为43.9%~44.4%。真双子叶植物菊类分支中, 以蒴果为主, 所占比例为30.3%~44.8%, 还包括2~6种不同类型的果实(图4)。但是, 科内系统发育重建结合生物统计学等分析, 发现在桔梗科半边莲亚科果实类型的进化中, 蒴果为原始果实类型, 而浆果为衍生类型; 而且桔梗科的肉果经历了至少6次独立起源, 其现存肉果是平行进化的结果^[129]。茄科果实类型丰富多样, 包括浆果、蒴果、裂果、核果、双悬果和闭果等^[114]。在茄科的系统进化树上, 浆果和蒴果是占主导地位的果实类型, 蒴果是原始类型且广泛分布在基部类群中, 而浆果是起源较晚的类群, 某些支上还共同存在两种不同类型的果实^[130]。利用123个物种的转录组, 其中包括115个蔷薇科物种, 覆盖了蔷薇科所有的族与绝大部分的种属, 代表了该科98%以上的物种, 获得了蔷薇科高支持率的系统进化树, 并基于该系统进化树, 开展果实演化的祖征分析, 提出蔷薇科祖先的果实很可能是多心皮的干果, 科内不同类型的肉果(如苹果、桃、草莓和树莓等)有多次独立起源, 在演化历史中具有心皮数量减少、心皮联合和子房下陷的趋势^[131]。因此, 在果实类型的进化过程中多肉浆果很可能是多次平行进化的衍生性状。

4.2 果实类型多样性的遗传调控

果实类型及其散布特征(主要是颜色和开裂性)进化的遗传调控研究相对较少。雌蕊形态建成的分子调控可能影响果实类型的分化, 其结构上的多样性也可能决定果实构造的多样性。番茄心皮结构的分化主要由控制子房壁、胎座和胚珠发育的基因决定。在番茄中, *OVATE*和*SUN*调控子房壁的形状^[129,31,32,132], 而

研究果实类型、颜色和开裂性多样性的形成机制和演化历程为进一步揭示被子植物的物种形成、多样性及系统演化提供全新的视角。但是很显然,果实类型进化发育机制的研究还相当薄弱。

类群为研究材料, 从基因、基因组、调控互作网络等多个层面上的比较研究, 确定候选基因并对其开展功能验证, 特别强调利用特异性强的基因编辑等技术开展功能进化研究^[148~150], 揭示导致果起源和多样化的分子机制, 阐明被子植物起源和繁盛的动因和机制。

人们对植物果实遗传和进化的机制研究取得了一些进展, 初步结论是对已有基因的招募或通过编码区的改变(直接改变功能)或调控区的改变影响基因表达在时间、空间和量上的改变, 导致发育重排是果实多样化和形态创新形成的重要机制, 但是还没有总结出果实发育调控的普适性的规律与模型, 这充分体现了果实进化发育调控机制的多样性和复杂性。这就需要建立多种新的研究模式植物。近年来, 酸浆属研究模式系统的成功建立, 不仅为揭示果实附属的形态创新起源和进化发育机制做出了重要贡献^[106,107,109~112,121], 同时也为果实大小的研究做了非常有益的补充, 发现了果实大小遗传调控的保守性, 如*POS2*^[27], 也有创新性, 既体现在保守基因新的工作模型的建立^[27], 又体现在全新基因和调控机制的发现, 如*POSI*^[43]。希望将来会有更多的系统被建立和研究, 允许在不同体系开展验证性工作, 系统研究不同植物类群中各种果实特征的进化发育过程与机制; 进而通过综合各种体系

的研究成果, 期望建立果实进化发育的一个或若干个调控模型和普适性规律, 从而理解果实多样化进化机制及其多样性, 为作物产量提高的分子设计育种提供物质基础与理论指导。

果实的起源与多样化是植物长期适应环境进化的结果。这一问题受到了极大的关注, 有很多方面的工作需要开展。目前的研究还主要集中在起源后的形态多样化上, 对果实起源本身和果实类型的转化机制触及太少, 当然, 这方面的研究也是果实起源与进化问题中的难点。生殖结构形态发育的可塑性问题也是一个值得关注的进化现象。植物营养器官的可塑性比较普遍, 变化往往很大, 易于发现; 而生殖器官发育与形态的可塑性比较隐蔽, 也往往被忽略。对果实形态变异后如何影响植物自身的适合度, 如何影响食果动物的行为等问题的回答有助于揭示果实形态变异与食果动物的协同进化机制。作物果实多样化也是人工选择和驯化的结果。自然选择和人工选择的压力和选择模式不完全相同。因此, 两种环境下的基因组变化和果实进化发育机制可能存在着区别。对于药食同源的果实, 还应该充分考虑其风味和有效药用成分道地性的选择与培育。这些都是未来果实进化领域内研究的重要内容与范畴。

致谢 由于篇幅的限制, 很多工作未能引用, 对这些同行表示歉意。

参考文献

- 1 Lorts C M, Briggeman T, Sang T. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *J Syst Evol*, 2008, 46: 396–404
- 2 Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353: 31–37
- 3 Weigel D, Meyerowitz E M. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell*, 1994, 78: 203–209
- 4 Theissen G, Saedler H. Floral quartets. *Nature*, 2001, 409: 469–471
- 5 Rutledge R, Regan S, Nicolas O, et al. Characterization of an *AGAMOUS* homologue from the conifer black spruce (*Picea mariana*) that produces floral homeotic conversions when expressed in *Arabidopsis*. *Plant J*, 1998, 15: 625–634
- 6 Winter K U, Becker A, Munster T, et al. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 7342–7347
- 7 Sundstrom J, Engstrom P. Conifer reproductive development involves B-type MADS-box genes with distinct and different activities in male organ primordia. *Plant J*, 2002, 31: 161–169
- 8 Jager M, Hassanin A, Manuel M, et al. MADS-box genes in *Ginkgo biloba* and the evolution of the *AGAMOUS* family. *Mol Biol Evol*, 2003, 20: 842–854
- 9 Zhang P, Tan H T W, Pwee K H, et al. Conservation of class C function of floral organ development during 300 million years of evolution from

- gymnosperms to angiosperms. *Plant J*, 2004, 37: 566–577
- 10 Carlsbecker A, Sundström J F, Englund M, et al. Molecular control of normal and *Acrocona* mutant seed cone development in Norway spruce (*Picea abies*) and the evolution of conifer ovule-bearing organs. *New Phytol*, 2013, 200: 261–275
- 11 Lovisetto A, Baldan B, Pavanello A, et al. Characterization of an *AGAMOUS* gene expressed throughout development of the fleshy fruit-like structure produced by *Ginkgo biloba* around its seeds. *BMC Evol Biol*, 2015, 15: 139
- 12 Moyroud E, Monniaux M, Thévenon E, et al. A link between LEAFY and B-gene homologues in *Welwitschia mirabilis* sheds light on ancestral mechanisms prefiguring floral development. *New Phytol*, 2017, 216: 469–481
- 13 Pfannebecker K C, Lange M, Rupp O, et al. Seed plant specific gene lineages involved in carpel development. *Mol Biol Evol*, 2017, 34: 925–942
- 14 Huang R, Jiang L, Zheng J, et al. Genetic bases of rice grain shape: So many genes, so little known. *Trends Plant Sci*, 2013, 18: 218–226
- 15 Zuo J, Li J. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size. *Annu Rev Genet*, 2014, 48: 99–118
- 16 Orozco-Arroyo G, Paolo D, Ezquer I, et al. Networks controlling seed size in *Arabidopsis*. *Plant Reprod*, 2015, 28: 17–32
- 17 Li N, Li Y. Signaling pathways of seed size control in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 33: 23–32
- 18 Cheng L, Shafiq S, Xu W, et al. *EARLY FLOWERING IN SHORT DAYS (EFS)* regulates the seed size in *Arabidopsis*. *Sci China Life Sci*, 2018, 61: 214–224
- 19 Wu P, Peng M, Li Z, et al. DRMY1, a Myb-like protein, regulates cell expansion and seed production in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60: 285–302
- 20 Zhang Z, Li J, Tang Z, et al. Gnp4/LAX2, a RAWUL protein, interferes with the OsIAA3-OsARF25 interaction to regulate grain length via the auxin signaling pathway in rice. *J Exp Bot*, 2018, 69: 4723–4737
- 21 Liu J, Chen J, Zheng X, et al. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice. *Nat Plants*, 2017, 3: 17043
- 22 Miao J, Yang Z, Zhang D, et al. Mutation of *RGG 2*, which encodes a type B heterotrimeric G protein γ subunit, increases grain size and yield production in rice. *Plant Biotech J*, 2018, 96: pbi.13005
- 23 Ying J Z, Ma M, Bai C, et al. TGW3, a major QTL that negatively modulates grain length and weight in rice. *Mol Plant*, 2018, 11: 750–753
- 24 Tian P, Liu J, Mou C, et al. *GW5-Like*, a homolog of *GW5*, negatively regulates grain width, weight and salt resistance in rice. *J Integr Plant Biol*, 2019, 5
- 25 Frary A, Nesbitt T C, Frary A, et al. *FW2.2*: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289: 85–88
- 26 Cong B, Liu J, Tanksley S D. Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 13606–13611
- 27 Li Z, He C. *Physalis floridana* *Cell Number Regulator1* encodes a cell membrane-anchored modulator of cell cycle and negatively controls fruit size. *J Exp Bot*, 2015, 66: 257–270
- 28 Chakrabarti M, Zhang N, Sauvage C, et al. A cytochrome P450 regulates a domestication trait in cultivated tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 17125–17130
- 29 Liu J, Van Eck J, Cong B, et al. A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 13302–13306
- 30 Tsaballa A, Pasentsis K, Darzentas N, et al. Multiple evidence for the role of an *Ovate*-like gene in determining fruit shape in pepper. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 46
- 31 Xiao H, Jiang N, Schaffner E, et al. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *Science*, 2008, 319: 1527–1530
- 32 Xiao H, Radovich C, Welty N, et al. Integration of tomato reproductive developmental landmarks and expression profiles, and the effect of *SUN* on fruit shape. *BMC Plant Biol*, 2009, 9: 49
- 33 Wu S, Xiao H, Cabrera A, et al. *SUN* regulates vegetative and reproductive organ shape by changing cell division patterns. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1175–1186
- 34 Gramazio P, Prohens J, Plazas M, et al. Location of chlorogenic acid biosynthesis pathway and polyphenol oxidase genes in a new interspecific anchored linkage map of eggplant. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 350
- 35 Chusreeaom K, Ariizumi T, Asamizu E, et al. A novel tomato mutant, *Solanum lycopersicum elongated fruit1 (Slelf1)*, exhibits an elongated

- fruit shape caused by increased cell layers in the proximal region of the ovary. *Mol Genet Genom*, 2014, 289: 399–409
- 36 Chaim A B, Borovsky Y, Rao G U, et al. *fs3.1*: A major fruit shape QTL conserved in *Capsicum*. *Genome*, 2003, 46: 1–9
 - 37 Borovsky Y, Paran I. Characterization of *fs10.1*, a major QTL controlling fruit elongation in *Capsicum*. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 657–665
 - 38 Su L, Bassa C, Audran C, et al. The auxin *SL-IAA17* transcriptional repressor controls fruit size via the regulation of endoreduplication-related cell expansion. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55: 1969–1976
 - 39 Mathieu-Rivet E, Gévaudant F, Sicard A, et al. Functional analysis of the anaphase promoting complex activator CCS52A highlights the crucial role of endo-reduplication for fruit growth in tomato. *Plant J*, 2010, 62: 727–741
 - 40 Gonzalez N, Gévaudant F, Hernould M, et al. The cell cycle-associated protein kinase WEE1 regulates cell size in relation to endoreduplication in developing tomato fruit. *Plant J*, 2007, 51: 642–655
 - 41 Mu Q, Huang Z, Chakrabarti M, et al. Fruit weight is controlled by *Cell Size Regulator* encoding a novel protein that is expressed in maturing tomato fruits. *PLoS Genet*, 2017, 13: e1006930
 - 42 Wang L, Li Z, He C. Transcriptome-wide mining of the differentially expressed transcripts for natural variation of floral organ size in *Physalis philadelphica*. *J Exp Bot*, 2012, 63: 6457–6465
 - 43 Wang L, He L, Li J, et al. Regulatory change at *Physalis Organ Size 1* correlates to natural variation in tomatillo reproductive organ size. *Nat Commun*, 2014, 5: 4271
 - 44 Huang Z, van der Knaap E. Tomato *fruit weight 11.3* maps close to *fasciated* on the bottom of chromosome 11. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 465–474
 - 45 Cong B, Barrero L S, Tanksley S D. Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. *Nat Genet*, 2008, 40: 800–804
 - 46 Xu C, Liberatore K L, MacAlister C A, et al. A cascade of arabinosyltransferases controls shoot meristem size in tomato. *Nat Genet*, 2015, 47: 784–792
 - 47 Muños S, Ranc N, Botton E, et al. Increase in tomato locule number is controlled by two single-nucleotide polymorphisms located near *WUSCHEL*. *Plant Physiol*, 2011, 156: 2244–2254
 - 48 Li H, Qi M, Sun M, et al. Tomato transcription factor *SIWUS* plays an important role in tomato flower and locule development. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 457
 - 49 Bommert P, Lunde C, Nardmann J, et al. *Thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis CLAVATA1* leucine-rich repeat receptor-like kinase. *Development*, 2005, 132: 1235–1245
 - 50 Suzuki T, Ohneda M, Toriba T, et al. FON2 SPARE1 redundantly regulates floral meristem maintenance with FLORAL ORGAN NUMBER2 in rice. *PLoS Genet*, 2009, 5: e1000693
 - 51 Fan C, Wu Y, Yang Q, et al. A novel single-nucleotide mutation in a CLAVATA3 gene homolog controls a multilocular silique trait in *Brassica rapa* L. *Mol Plant*, 2014, 7: 1788–1792
 - 52 Li S, Pan Y, Wen C, et al. Integrated analysis in bi-parental and natural populations reveals CsCLAVATA3 (CsCLV3) underlying carpel number variations in cucumber. *Theor Appl Genet*, 2016, 129: 1007–1022
 - 53 Je B I, Gruel J, Lee Y K, et al. Signaling from maize organ primordia via *FASCIATED EAR3* regulates stem cell proliferation and yield traits. *Nat Genet*, 2016, 48: 785–791
 - 54 Rodríguez G R, Muños S, Anderson C, et al. Distribution of *SUN*, *OVATE*, *LC*, and *FAS* in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiol*, 2011, 156: 275–285
 - 55 Alpert K B, Grandillo S, Tanksley S D. FW 2.2: A major QTL controlling fruit weight is common to both red- and green-fruited tomato species. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 994–1000
 - 56 Alpert K B, Tanksley S D. High-resolution mapping and isolation of a yeast artificial chromosome contig containing FW2.2: A major fruit weight quantitative trait locus in tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 15503–15507
 - 57 Cong B, Tanksley S D. FW2.2 and cell cycle control in developing tomato fruit: A possible example of gene co-option in the evolution of a novel organ. *Plant Mol Biol*, 2006, 62: 867–880
 - 58 Dahan Y, Rosenfeld R, Zadiranov V, et al. A proposed conserved role for an avocado *FW2.2-like* gene as a negative regulator of fruit cell division. *Planta*, 2010, 232: 663–676
 - 59 Guo M, Rupe M A, Dieter J A, et al. *Cell number regulator1* affects plant and organ size in maize: Implications for crop yield enhancement and

- heterosis. *Plant Cell*, 2010, 22: 1057–1073
- 60 Libault M, Zhang X C, Govindarajulu M, et al. A member of the highly conserved *FWL* (tomato *FW2.2-like*) gene family is essential for soybean nodule organogenesis. *Plant J*, 2010, 62: 852–864
- 61 Xu J, Xiong W, Cao B, et al. Molecular characterization and functional analysis of “fruit-weight 2.2-like” gene family in rice. *Planta*, 2013, 238: 643–655
- 62 Qiao Z, Brechenmacher L, Smith B, et al. The Gm *FWL1* (*FW2-2-like*) nodulation gene encodes a plasma membrane microdomain-associated protein. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 1442–1455
- 63 Yanofsky M F, Ma H, Bowman J L, et al. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature*, 1990, 346: 35–39
- 64 Zhang N, Brewer M T, van der Knaap E. Fine mapping of *FW3.2* controlling fruit weight in tomato. *Theor Appl Genet*, 2012, 125: 273–284
- 65 Anastasiou E, Kenz S, Gerstung M, et al. Control of plant organ size by *KLUH/CYP78A5*-dependent intercellular signaling. *Dev Cell*, 2007, 13: 843–856
- 66 Katsumata T, Fukazawa J, Magome H, et al. Involvement of the CYP78A subfamily of cytochrome P450 monooxygenases in protonema growth and gametophore formation in the moss *Physcomitrella patens*. *Biosci Biotech Biochem*, 2011, 75: 331–336
- 67 Yang W, Gao M, Yin X, et al. Control of rice embryo development, shoot apical meristem maintenance, and grain yield by a novel cytochrome P450. *Mol Plant*, 2013, 6: 1945–1960
- 68 Ma M, Wang Q, Li Z, et al. Expression of *TaCYP78A3*, a gene encoding cytochrome P450 CYP78A3 protein in wheat (*Triticum aestivum* L.), affects seed size. *Plant J*, 2015, 83: 312–325
- 69 Wang X, Li Y, Zhang H, et al. Evolution and association analysis of *GmCYP78A10* gene with seed size/weight and pod number in soybean. *Mol Biol Rep*, 2015, 42: 489–496
- 70 Zhao B, Dai A, Wei H, et al. *Arabidopsis* *KLU* homologue *GmCYP78A72* regulates seed size in soybean. *Plant Mol Biol*, 2016, 90: 33–47
- 71 Wu S, Zhang B, Keyhaninejad N, et al. A common genetic mechanism underlies morphological diversity in fruits and other plant organs. *Nat Commun*, 2018, 9: 4734
- 72 Zhang Y, Jiao Y, Jiao H, et al. Two-step functional innovation of the stem-cell factors WUS/WOX5 during plant evolution. *Mol Biol Evol*, 2017, 4: 640–653
- 73 Du J, Wang S, He C, et al. Identification of regulatory networks and hub genes controlling soybean seed set and size using RNA sequencing analysis. *J Exp Bot*, 2017, 52: erw460
- 74 Lu X, Li Q T, Xiong Q, et al. The transcriptomic signature of developing soybean seeds reveals the genetic basis of seed trait adaptation during domestication. *Plant J*, 2016, 86: 530–544
- 75 Ge L, Yu J, Wang H, et al. Increasing seed size and quality by manipulating *BIG SEEDS1* in legume species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 12414–12419
- 76 Tang X, Su T, Han M, et al. Suppression of extracellular invertase inhibitor gene expression improves seed weight in soybean (*Glycine max*). *EXBOTJ*, 2016, 4: erw425
- 77 Monforte A J, Diaz A, Caño-Delgado A, et al. The genetic basis of fruit morphology in horticultural crops: Lessons from tomato and melon. *J Exp Bot*, 2014, 65: 4625–4637
- 78 Liao X, Li M, Liu B, et al. Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: E11542–E11550
- 79 Malladi A, Hirst P M. Increase in fruit size of a spontaneous mutant of “Gala” apple (*Malus×domestica* Borkh.) is facilitated by altered cell production and enhanced cell size. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3003–3013
- 80 Qi X, Liu C, Song L, et al. *PaCYP78A9*, a cytochrome P450, regulates fruit size in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2076
- 81 Liu M, Ma Z, Zheng T, et al. The potential role of auxin and abscisic acid balance and *FtARF2* in the final size determination of tartary buckwheat fruit. *Inter J Mol Sci*, 2018, 19: 2755
- 82 Liu X, Guo L X, Jin L F, et al. Identification and transcript profiles of citrus growth-regulating factor genes involved in the regulation of leaf and fruit development. *Mol Biol Rep*, 2016, 43: 1059–1067
- 83 Gu Y, Li W, Jiang H, et al. Differential expression of a *WRKY* gene between wild and cultivated soybeans correlates to seed size. *J Exp Bot*,

2017, 68: 2717–2729

- 84 Gao H, Wang Y, Li W, et al. Transcriptomic comparison reveals genetic variation potentially underlying seed developmental evolution of soybeans. *J Exp Bot*, 2018, 69: 5089–5104
- 85 Colle M, Weng Y, Kang Y, et al. Variation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit size and shape results from multiple components acting pre-anthesis and post-pollination. *Planta*, 2017, 246: 641–658
- 86 Xia M, Han X, He H, et al. Improved *de novo* genome assembly and analysis of the Chinese cucurbit *Siraitia grosvenorii*, also known as monk fruit or luo-han-guo. *Gigascience*, 2018, 7: giy067
- 87 Jiang S, An H, Luo J, et al. Comparative analysis of transcriptomes to identify genes associated with fruit size in the early stage of fruit development in *Pyrus pyrifolia*. *Inter J Mol Sci*, 2018, 19: 2342
- 88 Ding J, Ruan C, Guan Y, et al. Identification of microRNAs involved in lipid biosynthesis and seed size in developing sea buckthorn seeds using high-throughput sequencing. *Sci Rep*, 2018, 8: 4022
- 89 Zhao Y H, Guo Y S, Lin H, et al. Quantitative trait locus analysis of grape weight and soluble solid content. *Genet Mol Res*, 2015, 14: 9872–9881
- 90 Wang J H, Liu J J, Chen K L, et al. Comparative transcriptome and proteome profiling of two *Citrus sinensis* cultivars during fruit development and ripening. *BMC Genom*, 2017, 18: 984
- 91 van der Knaap E, Østergaard L. Shaping a fruit: Developmental pathways that impact growth patterns. *Semin Cell Dev Biol*, 2018, 79: 27–36
- 92 Cundall D, Irish F J. The function of the intramaxillary joint in the Round Island boa, *Casarea dussumieri*. *J Zool*, 2010, 217: 569–598
- 93 Salesa M J, Antón M, Peigné S, et al. Evidence of a false thumb in a fossil carnivore clarifies the evolution of pandas. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 379–382
- 94 Wang R L, Stec A, Hey J, et al. The limits of selection during maize domestication. *Nature*, 1999, 398: 236–239
- 95 He C, Münster T, Saedler H. On the origin of floral morphological novelties. *FEBS Lett*, 2004, 567: 147–151
- 96 Moyroud E, Glover B J. The evolution of diverse floral morphologies. *Curr Biol*, 2017, 27: R941–R951
- 97 Seymour G B, Østergaard L, Chapman N H, et al. Fruit development and ripening. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 219–241
- 98 Sakai S, Sakai A, Ishii H S. Patterns of wing size variation in seeds of the lily *Cardiocrinum cordatum* (Liliaceae). *Am J Bot*, 1997, 84: 1275–1278
- 99 Cummins C, Seale M, Macente A, et al. A separated vortex ring underlies the flight of the dandelion. *Nature*, 2018, 562: 414–418
- 100 Hu G L, Zhang D L, Pan H Q, et al. Fine mapping of the *awn* gene on chromosome 4 in rice by association and linkage analyses. *Chin Sci Bull*, 2011, 56: 835–839
- 101 Luo J, Liu H, Zhou T, et al. *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice. *Plant Cell*, 2013, 25: 3360–3376
- 102 Li B, Zhang Y, Li J, et al. Fine mapping of two additive effect genes for awn development in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS ONE*, 2016, 11: e0160792
- 103 Yang X, Zhang W, He H, et al. Tuberculate fruit gene *Tu* encodes a C₂H₂ zinc finger protein that is required for the warty fruit phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant J*, 2014, 78: 1034–1046
- 104 Chen C, Yin S, Liu X, et al. CsTTG1 encodes a WD-repeat protein that regulates fruit wart formation in cucumis sativus through interaction with the homeodomain-leucine zipper I protein mict. *Plant Physiol*, 2016, 171: 1156–1168
- 105 Yang S, Wen C, Liu B, et al. A *CsTu-TS1* regulatory module promotes fruit tubercule formation in cucumber. *Plant Biotech J*, 2019, 17: 289–301
- 106 He C, Saedler H. Heterotopic expression of *MPF2* is the key to the evolution of the Chinese lantern of *Physalis*, a morphological novelty in Solanaceae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 5779–5784
- 107 Zhao J, Tian Y, Zhang J S, et al. The euAP1 protein MPF3 represses *MPF2* to specify floral calyx identity and displays crucial roles in Chinese lantern development in *Physalis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 2002–2021
- 108 Ramadan M F, Mörsel J T. Oil goldenberry (*Physalis peruviana* L.). *J Agric Food Chem*, 2003, 51: 969–974
- 109 He C, Saedler H. Hormonal control of the inflated calyx syndrome, a morphological novelty, in *Physalis*. *Plant J*, 2007, 49: 935–946
- 110 Khan M R, Hu J, He C. Plant hormones including ethylene are recruited in calyx inflation in Solanaceous plants. *J Plant Physiol*, 2012, 169: 940–948
- 111 He C, Sommer H, Grosardt B, et al. PFMAGO, a MAGO NASHI-like factor, interacts with the MADS-domain protein MPF2 from *Physalis*

- floridana*. *Mol Biol Evol*, 2007, 24: 1229–1241
- 112 Zhang J S, Li Z, Zhao J, et al. Deciphering the *Physalis floridana double-layered-lantern1* mutant provides insights into functional divergence of the *GLOBOSA* duplicates within the Solanaceae. *Plant Physiol*, 2014, 164: 748–764
- 113 Zhang S, Zhang J S, Zhao J, et al. Distinct subfunctionalization and neofunctionalization of the B-class MADS-box genes in *Physalis floridana*. *Planta*, 2015, 241: 387–402
- 114 Knapp S. Tobacco to tomatoes: A phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. *J Exp Bot*, 2002, 53: 2001–2022
- 115 Hu J Y, Saedler H. Evolution of the inflated calyx syndrome in Solanaceae. *Mol Biol Evol*, 2007, 24: 2443–2453
- 116 Khan M R, Hu J Y, Riss S, et al. *MPF2-like-A* MADS-box genes control the inflated calyx syndrome in *Withania* (Solanaceae): Roles of Darwinian selection. *Mol Biol Evol*, 2009, 26: 2463–2473
- 117 Khan M R, Ihsan H, Ali G M. *WSA206*, a paralog of duplicated *MPF2-like* MADS-box family is recruited in fertility function in *Withania*. *Plant Sci*, 2016, 253: 215–228
- 118 Ihsan H, Khan M R, Ajmal W, et al. WsMAGO2, a duplicated MAGO NASHI protein with fertility attributes interacts with MPF2-like MADS-box proteins. *Planta*, 2015, 241: 1173–1187
- 119 Zhang J, Khan M R, Tian Y, et al. Divergences of MPF2-like MADS-domain proteins have an association with the evolution of the inflated calyx syndrome within Solanaceae. *Planta*, 2012, 236: 1247–1260
- 120 Zhang J, Tian Y, Wang L, et al. Functional evolutionary developmental biology (*evo-devo*) of morphological novelties in plants. *J Systematics Evol*, 2010, 48: 94–101
- 121 Li J, Song C, He C. Chinese lantern in *Physalis* is an advantageous morphological novelty and improves plant fitness. *Sci Rep*, 2019, 9: 596
- 122 Wilf P, Carvalho M R, Gandolfo M A, et al. Eocene lantern fruits from Gondwanan Patagonia and the early origins of Solanaceae. *Science*, 2017, 355: 71–75
- 123 Chen S C, Cornwell W K, Zhang H X, et al. Plants show more flesh in the tropics: variation in fruit type along latitudinal and climatic gradients. *Ecography*, 2016, 40: 531–538
- 124 Encinas-Viso F, Revilla T A, van Velzen E, et al. Frugivores and cheap fruits make fruiting fruitful. *J Evol Biol*, 2014, 27: 313–324
- 125 Willson M F, Whelan C J. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Am Nat*, 1990, 136: 790–809
- 126 Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst*, 1982, 13: 201–228
- 127 Ogutcen E, Pandey A, Khan M K, et al. Pod shattering: A homologous series of variation underlying domestication and an avenue for crop improvement. *Agronomy*, 2018, 8: 137
- 128 APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc*, 2016, 181: 1–20
- 129 Lagomarsino L P, Antonelli A, Muchhala N, et al. Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich neotropical bellflowers (Campanulaceae: Lobelioideae). *Am J Bot*, 2014, 101: 2097–2112
- 130 Wang L, Li J, Zhao J, et al. Evolutionary developmental genetics of fruit morphological variation within the Solanaceae. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 248
- 131 Xiang Y, Huang C H, Hu Y, et al. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Mol Biol Evol*, 2016, 50: 262–281
- 132 Liu D, Sun W, Yuan Y, et al. Phylogenetic analyses provide the first insights into the evolution of OVATE family proteins in land plants. *Ann Bot*, 2014, 113: 1219–1233
- 133 Damodharan S, Zhao D, Arazi T. A common miRNA160-based mechanism regulates ovary patterning, floral organ abscission and lamina outgrowth in tomato. *Plant J*, 2016, 86: 458–471
- 134 Silva G F, Silva E M, Azevedo M S, et al. MicroRNA156-targeted SPL/SBP box transcription factors regulate tomato ovary and fruit development. *Plant J*, 2014, 78: 604–618
- 135 de Folter S, Shchennikova A V, Franken J, et al. A B_{sister} MADS-box gene involved in ovule and seed development in *Petunia* and *Arabidopsis*. *Plant J*, 2006, 47: 934–946
- 136 Ocares N, Mejía N. Suppression of the D-class MADS-box *AGL11* gene triggers seedlessness in fleshy fruits. *Plant Cell Rep*, 2016, 35: 239–254
- 137 Pabón-Mora N, Wong G K S, Ambrose B A. Evolution of fruit development genes in flowering plants. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 300
- 138 Garceau D C, Batson M K, Pan I L. Variations on a theme in fruit development: The *PLE* lineage of MADS-box genes in tomato (*TAGL1*) and

- other species. *Planta*, 2017, 246: 313–321
- 139 Huang B, Routaboul J M, Liu M, et al. Overexpression of the class D MADS-box gene *Sl-AGL11* impacts fleshy tissue differentiation and structure in tomato fruits. *J Exp Bot*, 2017, 68: 4869–4884
- 140 Martin Schaefer H, Schaefer V, Vorobyev M. Are fruit colors adapted to consumer vision and birds equally efficient in detecting colorful signals? *Am Nat*, 2007, 169: S159–S169
- 141 Valido A, Schaefer H M, Jordano P. Colour, design and reward: Phenotypic integration of fleshy fruit displays. *J Evol Biol*, 2011, 24: 751–760
- 142 Dinnyen J R, Yanofsky M F. Drawing lines and borders: How the dehiscent fruit of *Arabidopsis* is patterned. *Bioessays*, 2005, 27: 42–49
- 143 Østergaard L. Don't "leaf" now. The making of a fruit. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 36–41
- 144 Dong Y, Yang X, Liu J, et al. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean. *Nat Commun*, 2014, 5: 3352
- 145 Funatsuki H, Suzuki M, Hirose A, et al. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 17797–17802
- 146 Lü P, Yu S, Zhu N, et al. Genome encode analyses reveal the basis of convergent evolution of fleshy fruit ripening. *Nat Plants*, 2018, 4: 784–791
- 147 Zhu G, Wang S, Huang Z, et al. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding. *Cell*, 2018, 172: 249–261.e12
- 148 Lemmon Z H, Reem N T, Dalrymple J, et al. Rapid improvement of domestication traits in an orphan crop by genome editing. *Nat Plants*, 2018, 4: 766–770
- 149 Li T, Yang X, Yu Y, et al. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotech*, 2018, 36: 1160–1163
- 150 Zsögön A, Čermák T, Naves E R, et al. *De novo* domestication of wild tomato using genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1211–1216

Evolutionary developmental mechanisms underlying the origin and diversification of the fruits

HE ChaoYing^{1,2,3}, WANG Li¹, YAN LiXin^{1,2}, LI QiaoRu^{1,2}, YONG Bin^{1,2} & ZHU WeiWei^{1,2}

¹ State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ The Innovative Academy of Seed Design, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

The origin and diversity of fruits are the results of the long-term adaptation of plants to terrestrial ecosystems, which is closely related to plant reproduction and adaptation to various living environments through seed dispersal. This evolutionary phenomenon and process have resulted in the origin and great prosperity of angiosperms. Dissecting the mechanisms underlying fruit origin, diversity and adaption is one of the core scientific issues in evolutionary biology. In this review, we summarized the main progress in evolutionary developmental genetics of fruit morphology (size and shape), morphological novelty of fruit accessory structures, and fruit types. The research directions and topics of future work in this field are also proposed.

fruit morphology, fruit type, diversification, morphological novelty, evolutionary development, seed dispersal

doi: [10.1360/N052018-00225](https://doi.org/10.1360/N052018-00225)