

番茄花萼在蕾期至果实红熟期的发育形态学 及其多样性研究

刘婧仪, 杨建华, 秦蕾, 李翠, 梁燕

(西北农林科技大学园艺学院/农业部西北园艺植物种质资源与遗传改良实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要:萼片是番茄花和果实的重要组成部分,影响着果实的商品性。本试验以40份不同类型番茄为材料,对萼片发育过程、形态描述指标及形态多样性进行研究。结果表明,番茄萼片属于宿萼,其形态随着花和果实的发育而变化,表现为闭合、微开、展开、收合、微开、变形到定形,定形萼片呈现包被、基平、上翘、直立和上卷5种状态;对定形萼片7个形态性状观测表明,变异系数由大到小依次为萼片卷曲度(84.43%)、萼片面积(45.54%)、上翘度(40.93%)、形状系数(36.05%)、萼片长(35.02%)、萼片厚(29.46%)和萼片宽(24.61%)。相关性分析表明,萼片长、萼片宽、萼片厚和萼片面积四者之间均极显著正相关;萼片形状系数(萼片长/萼片宽)与萼片长极显著正相关,而与萼片宽无显著相关关系;萼片卷曲度和上翘度之间极显著正相关,而其他5个性状没有显著相关关系。主成分分析表明,由萼片长、萼片宽、萼片厚和萼片面积代表的大小性状(PC1),由形状系数代表的形状性状(PC2),以及由卷曲度和上翘度代表的形态性状(PC3)3个主成分对萼片形态变异的累计贡献率达87.50%;用形态性状指标对定形的5种类型萼片形态进行了描述。

关键词:番茄;花萼;发育;形态;多样性

Development and Diversity of Calyx Morphology from Bud Stage to Fruit Maturity in Tomato

LIU Jing-yi, YANG Jian-hua, QIN Lei, LI Cui, LIANG Yan

(The State Agriculture Ministry Laboratory of Northwest Horticultural Plant Germplasm Resources & Genetic Improvement/College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling Shaanxi 712100)

Abstract: Sepal is an important part of flower and fruit in tomato, which affect the commodity quality of fruit. Based on 40 tomato accessions of different types, we investigated the developmental process of sepal, indexes which could describe sepal morphology and diversity of sepal morphology. The results showed that morphology of tomato sepals, which were called persistent calyx, changed during development of flower and fruit. The sepal development process was subdivided into 7 stages: close, slightly open, fully open, close again, open again, morphological change, final morphology. The final morphology divided into five types: flat spread, upwarp, upright, up-curl and down-wrap. The coefficient of variation of 7 sepal traits were crimpness (SEC, 84.43%), surface area (SESA, 45.54%), upwarp degree (SEUD, 40.93%), shape coefficient (SESC, 36.05%), length (SEL, 35.02%), thickness (SET, 29.46%) and width (SEW, 24.61%) from high to low. Correlation analysis revealed that significantly positive correlation was found among the SEL, SEW, SET and SESA. Significantly positive correlation was showed between SESC (SEL/SEW) and SEL, but not between SESC and SEW. The correlation between SEC and SEUD was significantly positive, but there were not significant correlations between these 2 traits and other 5 traits.

收稿日期:2014-04-14 修回日期:2014-05-06 网络出版日期:2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1643.016.html>

基金项目:陕西省科技统筹创新工程计划项目(2011KTCL02-03)

第一作者研究方向为园艺植物种质资源学。E-mail:liu_jingyi1987@163.com

通信作者:梁燕,研究方向为番茄育种与蔬菜种质资源创新研究。E-mail:liangyan@nwsuaf.edu.cn

The PCA showed that the first 3 PCs could represent the 7 traits, the cumulative contribution rate of PC1 (size traits), PC2 (shape traits) and PC3 (morphology traits) added up to 87.50%. 5 types of sepal morphology were described with the morphological indexes.

Key words: tomato (*Solanum lycopersicum*); calyx; development; morphology; diversity

被子植物的花通常由 4 轮花器官组成,由内到外分别是心皮、雄蕊、花瓣和萼片,其中所有花瓣总称为花冠、所有萼片总称为花萼。根据是否脱落以及与花瓣脱落的先后关系,将花萼分为 3 种类型:(1)早落萼,萼片比花瓣先脱落,成熟果实不带萼片,如罂粟;(2)落萼,萼片和花瓣同时脱落,成熟果实不带萼片,如油菜、桃;(3)宿萼,萼片存留花柄上不脱落,随同果实一起发育,成熟果实带萼片,如茄子、番茄、辣椒等^[1]。不同花萼类型其形态发育过程有所不同。

花发育形态学的研究在烟草(*Nicotiana tabacum*)^[2]、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[3-4]等模式植物上相对较多,而番茄作为宿萼研究的理想模式植物,在萼片以及花发育形态学上的研究报道却很少。

本实验室从 2008 年开始收集花萼多样性种质材料,并对材料花萼发育过程及其形态进行了初步观察^[5],在此基础上筛选出具有代表性的典型材料进一步对番茄萼片发育形态学、花萼形态描述指标以及多样性进行研究,以期对番茄花萼发育的分子生物学研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料共 40 份,由西北农林科技大学园艺学院番茄育种课题组提供(表 1)。包括普通番茄(*Solanum lycopersicum* L.) 27 份,樱桃番茄(*Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*) 11 份,醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*) 2 份。

表 1 番茄萼片发育形态学研究材料

Table 1 40 tomato accessions for analysis of sepal morphological diversity

序号 No.	编号 Code	材料名称 Name	来源 Source	序号 No.	编号 Code	材料名称 Name	来源 Source	序号 No.	编号 Code	材料名称 Name	来源 Source
1	CH1005	13 号	中国	15	TD1017	CLN2123A	亚蔬中心	29	TH1095	ysl-12	以色列
2	CH1009	红珍珠 hv-030	中国	16	TD2003	申粉 988	中国	30	TH1099	上海 11-1	中国
3	CH1017	Sweetie	美国	17	TH1022	宜引 1 号	中国	31	TH1101	上海 11-3	中国
4	CH1020	以-12	以色列	18	TH1036	TT11105B	美国	32	TH1101-1	上海 11-3-1	中国
5	CH1044	cilieginò a grappolo	意大利	19	TH1039	TT11108B	美国	33	TH1103	上海 11-7	中国
6	CI3001	梨型	美国	20	TH1040	TT11109B	美国	34	TH1104	红-五号	中国
7	CI3006	金珠 1 号	中国	21	TH1041	TT11110B	美国	35	TH1117	德红 2-1 * 德红 2-2	德国
8	CI3008	金珠 hv-029	中国	22	TH1043	TT11112B	美国	36	TI2020	TT11409A	中国
9	CI4002	绿樱	美国	23	TH1054	德红 2-2	德国	37	TI2050	LY11-35	中国
10	CI5004	黑樱桃	美国	24	TH1055	法红 1	法国	38	TI2051	西红 1	西班牙
11	CI5005	LY11-51-2	中国	25	TH1061	L06161	亚蔬中心	39	WH1001	L03708	亚蔬中心
12	TD1005	TTD103A	中国	26	TH1062	L06193	亚蔬中心	40	WH1002	醋栗番茄	亚蔬中心
13	TD1013	Roma	美国	27	TH1067	CLN2037G	亚蔬中心				
14	TD1014	E6203	美国	28	TH1085	ysl-1	以色列				

于 2013 年 1 月 25 日播种,3 月 22 日定植于西北农林科技大学园艺学院试验大棚内,每份材料定植 12 株,株距 35 cm,行距 60 cm。

1.2 性状观测

对试验材料从显蕾期至果实红熟期萼片形态变化进行系统观察并对典型材料拍照。在果实红熟

期,每个材料在第2~4花序上随机选取9个果实,每个果实随机选取1片发育正常、未受外力挤压变形的萼片,测定以下7个萼片性状。

(1)萼片长(SEL, sepal length):萼片平展状态下的长度。

(2)萼片宽(SEW, sepal width):萼片最宽处的宽度。

(3)萼片厚(SET, sepal thickness):萼片最厚处的厚度。

(4)萼片面积(SES, sepal surface area) = $1/2 \times \text{SEL} \times \text{SEW}$ 。

(5)萼片形状系数(SESC, sepal shape coefficient) = SEL/SEW 。

(6)萼片上翘度(SEUD, sepal upwarp degree): $\alpha = \arctan(H/L1)$ ($^\circ$),表示萼片向上翘或向下包被的程度。其中H是萼片在水平方向上距果柄所在纵轴的最远点与萼片基部基准线的垂直距离,L1是此点到果柄纵轴基准线的垂直距离(图1)。上翘度在 $-90^\circ \sim 90^\circ$ 之间变化,越接近 0° 表示萼片偏离水平轴的程度越小,越接近 90° 表示萼片向上翘的程度越大,越接近 -90° 表示萼片向下包被着果实的程度越大。

(7)萼片卷曲度(SEC, sepal crimpness) = $(\text{SEL}-L2)/\text{SEL}$,表示萼片卷曲的程度。其中L2为萼片自然卷曲状态下萼片尖端与果柄纵轴基点的距离(图1),SEL为萼片长。

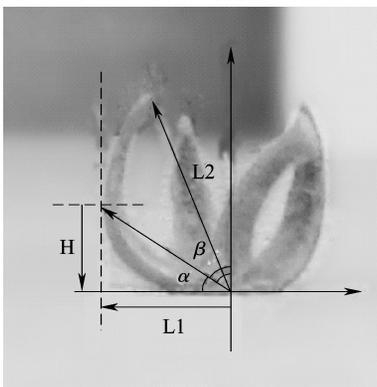


图1 萼片上翘度及卷曲度测量图示

Fig. 1 Measurement diagram of SEUD and SEC

1.3 数据分析

应用SPSS 16.0软件对萼片7个表型性状值进行变异分析、相关性分析、主成分分析。在相关性分析中,卷曲度与其他性状间利用Spearman相关分析,其余性状间利用Pearson相关分析。

2 结果与分析

2.1 番茄萼片发育过程的形态学特征

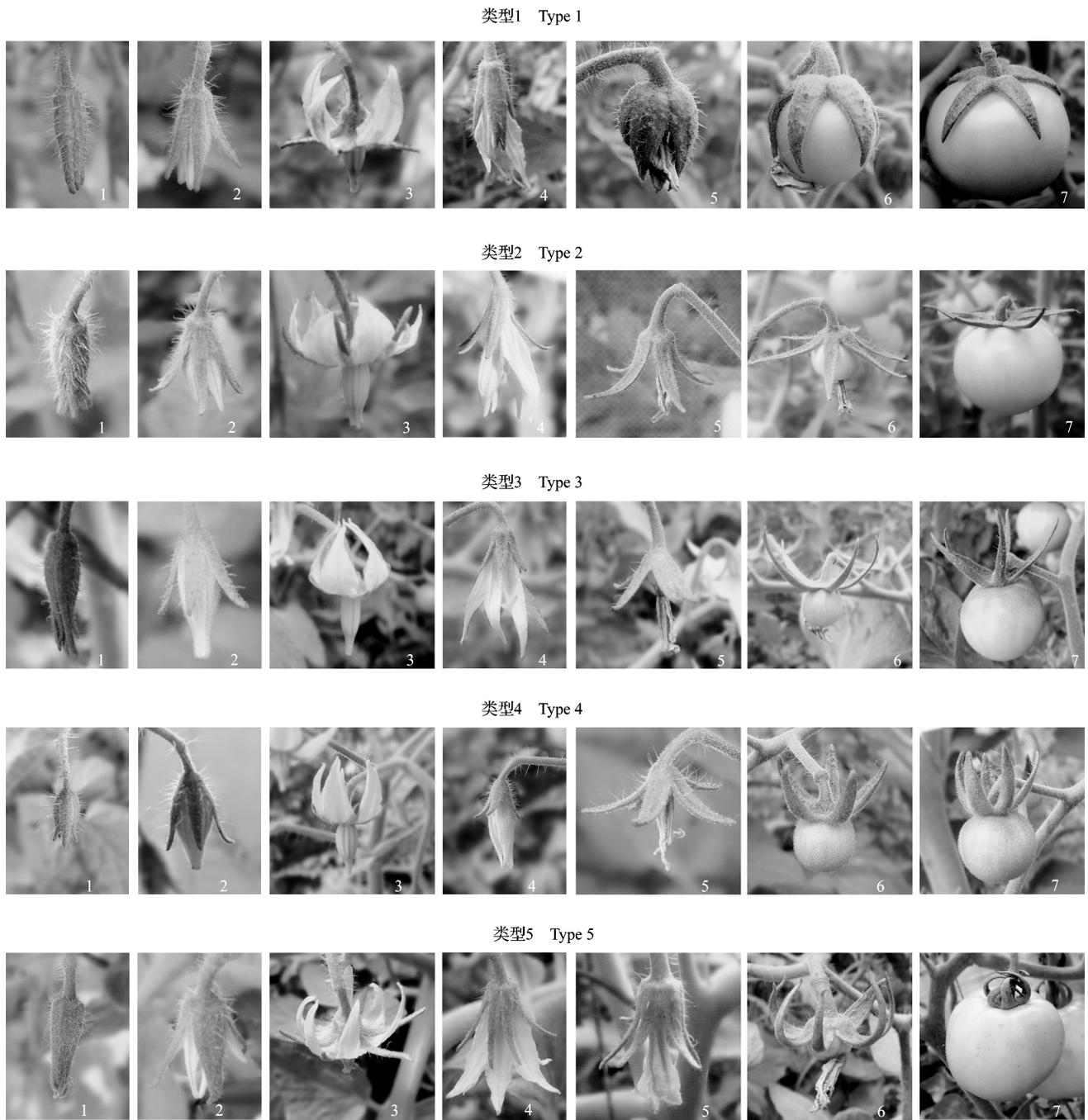
通过对番茄萼片发育过程形态学观察,发现萼片从显蕾期至果实红熟期的发育过程分为7个阶段(图2),阶段1:萼片间彼此相连呈闭合状态,包裹另外3轮花器官;阶段2:花萼微开,萼片彼此分离,花冠外露;阶段3:花萼、花冠完全展开;阶段4:花萼与花冠收合;阶段5:花萼包裹的子房已经开始膨大(坐果),萼片随着果实膨大而再次开张,花瓣萎缩;阶段6:花萼张开,随着果实的发育,呈现出不同的形态类型,萎缩的花冠存留果顶或脱落;阶段7:萼片形态发育完全,花冠完全脱落,果实进入成熟期。观察发现,从阶段1至阶段5不同材料萼片表现出相同的形态变化过程;到阶段6,萼片形态开始表现出多样性;到果实绿熟期萼片形态分化基本稳定,从绿熟期到果实红熟期,萼片形态没有变化,均属于阶段7,这个阶段的萼片状态可分为5种类型:包被、基平、上翘、直立、上卷(图2)。

2.2 番茄果实成熟期萼片表型性状变异特征

为更深入了解成熟萼片形态多样性,本试验对果实红熟期7个萼片性状变异特征进行研究,包括萼片长、宽、厚、面积、萼片形状系数、萼片上翘度和卷曲度。性状的变异系数是性状遗传多样性的数量化体现。由表2可知7个萼片性状的变异系数均大于20%,在24.61%~84.43%之间,平均值为42.29%,表明番茄自然群体的萼片形态性状存在着丰富的多样性。7个性状变异系数大小依次为卷曲度、萼片面积、上翘度、形状系数、萼片长、萼片厚和萼片宽。

3个表示萼片大小的性状萼片长、萼片宽和萼片厚的变异幅度(最大值与最小值之差)分别为35.59 mm、4.94 mm和1.91 mm,说明萼片长的变异幅度最大,并且显著大于萼片宽、萼片厚的变异幅度。

萼片形状系数在2.07~11.36之间,大于等边三角形的形状系数0.87,表明萼片形状为等腰三角形,并且腰长为底边长度的2~12倍,即萼片尖端夹角的变幅为 $4^\circ \sim 28^\circ$ 。形状系数越大形状越接近针形,越小越接近披针形。本试验中形状系数平均值为4.63,说明萼片形状多接近于披针形,与实际萼片形状相一致。萼片卷曲度在3.81%~75.50%之间,平均值为21.38%,60%的材料(24份)萼片卷曲度小于15%,说明多数材料的萼片形态接近于平展。



类型 1: 包被; 类型 2: 基平; 类型 3: 上翘; 类型 4: 直立; 类型 5: 上卷

1~7 分别代表阶段 1~7

阶段 1: 闭合; 阶段 2: 微开; 阶段 3: 展开; 阶段 4: 收合; 阶段 5: 微开; 阶段 6: 变形; 阶段 7: 定形

Type 1: Down-wrap, Type 2: Flat spread, Type 3: Upwarp, Type 4: Upright, Type 5: Up-curl

1~7 represent stage 1~7

Stage 1: Close, Stage 2: Slightly open, Stage 3: Fully open, Stage 4: Close again, Stage 5: Open again, Stage 6:

Morphological change, Stage 7: Final morphology

图 2 番茄萼片发育过程 5 种形态类型

Fig. 2 Five morphological types of tomato sepals during development

表 2 番茄萼片性状的变异情况

Table 2 Variations of characterizes for tomato sepal

性状 Trait	材料数 No. of accessions	变异幅度 Range		平均值 Mean	标准差 SD	变异系数(%) CV
		最小值 Min.	最大值 Max.			
萼片长 (mm)SEL	40	6.45	42.04	22.50	7.88	35.02
萼片宽 (mm)SEW	40	2.09	7.03	5.06	1.25	24.61
萼片厚 (mm) SET	40	0.76	2.67	1.88	0.55	29.46
萼片面积 (mm ²) SESA	40	6.74	114.57	59.23	26.97	45.54
形状系数 SESC	40	2.07	11.36	4.63	1.66	36.05
卷曲度 (%) SEC	40	3.81	75.50	21.38	18.05	84.43
上翘度 (度) SEUD	40	-39.41	67.26	42.63	17.45	40.93

2.3 番茄果实成熟期萼片表型性状的相关性及主成分分析

果实红熟期 7 个萼片表型性状相关性分析结果见表 3。可以看出萼片长、萼片宽、萼片厚和萼片面积四者之间均呈极显著正相关关系。萼片的形状系数(萼片长/萼片宽)与萼片长呈极显著正相关($r=0.743$),但与萼片宽不存在显著相关关系($r=-0.084$),由 2.2 可知萼片长的变异幅度显著大于萼片宽的变异幅度,说明萼片形状主要由长度决定;形状系数与萼片长、萼片面积三者之间均呈极显著正相关关系,说明萼片越长面积越大越接近针形,越短面积越小越接近披针形。萼片卷曲度和上翘度之间呈极显著正相关关系,印证了上卷的萼片先向上翘起再向内卷合的发育过程。而萼片的卷曲度和上翘度与其他 5 个性状间

不存在显著相关关系,说明萼片的状态与其长短、宽窄、薄厚、大小以及形状没有显著关系,是独立遗传性状。

对 7 项萼片性状进行主成分分析,各性状主成分的特征向量、贡献率及各主成分因子载荷矩阵见表 4。由表 4 可知前 3 个主成分的特征根大于 1,并且累计贡献率达到 87.50%,可见前 3 个主成分对 7 个变量的解释已足够充分,贡献率分别为:45.51%、21.67%、20.33%。由因子载荷矩阵可知 PC1 主要解释了萼片长、萼片宽、萼片厚和萼片面积等大小性状,PC2 主要解释了形状系数这个形状性状,PC3 主要解释了卷曲度和上翘度等形态性状,说明这 7 个性状分别从萼片大小、形状、形态 3 个角度全面地对萼片表观形态进行描述,对萼片形态变异的贡献率依次为大小 > 形状 > 形态。

表 3 萼片性状相关性分析

Table 3 Correlation analysis of sepal traits

性状 Trait	萼片长 SEL	萼片宽 SEW	萼片厚 SET	萼片面积 SESA	形状系数 SESC	卷曲度 SEC	上翘度 SEUD
萼片长 SEL	1						
萼片宽 SEW	0.461 **	1					
萼片厚 SET	0.422 **	0.808 **	1				
萼片面积 SESA	0.881 **	0.796 **	0.659 **	1			
形状系数 SESC	0.743 **	-0.084	0.061	0.408 **	1		
卷曲度 SEC	-0.071	0.067	-0.084	0.015	-0.115	1	
上翘度 SEUD	0.001	0.213	-0.024	0.100	-0.169	0.577 **	1

*、** 分别代表相关显著、极显著($P < 0.01$)

* and ** correlation is significant at the 0.05 and 0.01 level

表 4 各性状主成分的特征向量、贡献率及主成分因子载荷矩阵

Table 4 Eigenvectors and percentages of accumulated contribution of principal components, and factor loadings matrix for each principal component

主成分 Principal component	特征根 Eigenvalues	贡献率(%) Contribution rate	累计百分率(%) Cumulative percentage	变量 Variable	因子载荷 Factor loadings		
					PC1	PC2	PC3
PC1	3.185	45.51	45.51	萼片长 SEL	0.874	0.468	0.082
PC2	1.517	21.67	67.18	萼片宽 SEW	0.812	-0.547	0.025
PC3	1.423	20.33	87.50	萼片厚 SET	0.770	-0.451	-0.239
PC4	0.603	8.62	96.13	萼片面积 SESA	0.973	0.027	0.085
PC5	0.228	3.26	99.39	形状系数 SESC	0.462	0.799	-0.197
PC6	0.033	0.47	99.86	卷曲度 SEC	0.086	-0.273	0.788
PC7	0.010	0.14	100	上翘度 SEUD	0.039	0.286	0.832

2.4 番茄果实红熟期萼片形态学特征

果实成熟期萼片形态分有 5 种类型,分别为包被、基平、上翘、直立和上卷(图 2),每种类型的形态性状描述见表 5,类型 1:包被,萼片向下生长,包裹果实,萼片卷曲度大于 0,上翘度 $-90^\circ \leq \alpha < 0^\circ$;类型 2:基平,萼片平展与果柄垂直生长,萼片卷曲度在 $0 \sim 30\%$ 之间,上翘度 $0^\circ \leq \alpha < 35^\circ$;类型 3:上翘,萼片平展向上翘起生长,萼片卷曲度在 $0 \sim 30\%$ 之

间,上翘度 $35^\circ \leq \alpha < 50^\circ$;类型 4:直立,萼片平展向上直立生长,萼片卷曲度在 $0 \sim 30\%$ 之间,上翘度 $50^\circ \leq \alpha < 90^\circ$;类型 5:上卷,萼片向上生长,向内卷合包裹果柄,萼片卷曲度在 $30\% \sim 100\%$ 之间,上翘度 $\alpha > 0^\circ$ 。由表 5 可知形态性状萼片卷曲度和上翘度可以很好地区分不同萼片形态,说明萼片卷曲度和上翘度这 2 个指标很好地描述了番茄萼片的真实形态。

表 5 各类型萼片形态性状描述

Table 5 Morphology features of each sepal type

形态类型 Type	材料数 No. of accessions	卷曲度(%)SEC			上翘度($^\circ$)SEUD		
		最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean
包被 Down-wrap	1		11.56			-39.41	
基平 Flat spread	8	4.90	13.33	8.42	20.76	34.97	28.46
上翘 Upwarp	14	3.81	22.88	10.45	35.79	49.51	42.82
直立 Upright	5	8.14	29.98	16.49	57.58	63.59	60.40
上卷 Up-curl	12	33.06	75.50	45.62	38.66	67.26	51.29

3 讨论

环境及栽培方式对植物花发育过程、花器官形态产生一定的影响^[6-7],本试验对春季大棚栽培的番茄萼片形态进行了研究,在今后的试验中可对不同栽培季节和栽培方式的萼片形态进行比较性的研究,以期发现环境因素对番茄花器官发育的影响。

V. Brukhin 等^[8]通过电镜扫描和组织学分析,对番茄材料(*Lycopersicon esculentum* cv. "sweet cherry")花原基发生期至盛花期的花被(花萼和花冠)形态、雄蕊和雌蕊的发育过程进行观察,将发育过程分为 20 个阶段,其中第 1~5 阶段为萼片、花瓣、雄蕊、心皮原基依次发生、发育阶段;第 6~11 阶段萼片彼此相连地伸长生长,小孢子母细胞减数分裂进入四分体时期,大孢子母细胞部分开始减数分裂,即

本试验阶段 1;第 12~18 阶段花萼微开,花冠开始张开,花粉分化形成,倒生胚珠形成,即本试验阶段 2;第 19~20 阶段萼片间完全分离,花萼、花冠完全张开,花粉及倒生胚珠发育完全,花药开裂,花粉散出,完成授粉受精过程,即本试验阶段 3;Brukhin 未对盛花期后萼片形态进行继续观察,本研究观察发现,完成授粉受精后番茄花萼和花冠再次闭合进入阶段 4,从坐果到果实发育成熟,萼片形态不断变化,依次经历阶段 5 到阶段 7,花冠脱落,花萼发育成熟。

郑戎翔等^[5]将番茄果实红熟期萼片形态分为 4 大类:基平、上翘、直立和上卷,除此之外本研究发现一种萼片包被新类型。郑戎翔等^[5]利用萼片伸展方向与果实纵轴之间的角度来区分 4 种类型,本研究在此基础上细化分类标准,首次利用上翘度和卷曲度来描述萼片形态,以期更准确更全面地描述萼

片形态。

植物花发育的过程大致分为4个阶段:开花过渡、分生组织特征决定、花器官发生和花器官形态建成^[9],番茄作为模式植物,已对花发育潜在分子机制有了一定的探索,但是多集中在开花时间与分生组织特征的研究上^[10],对花发育后期花器官形态建成的分子机制研究很少。本文对萼片发育过程形态学及形态多样性进行了初步研究,并提出了花萼形态描述指标,并依次对不同类型花萼进行了划分和描述,为今后花器官发育分子生物学研究奠定了基础。在今后的试验中,可利用花器官形态差异显著的材料通过杂交创制F₂群体、近等基因系等来对相关基因进行研究。

以往对番茄花发育的研究多是利用花器官形态突变体进行研究^[11-15],本试验从一个新的视角,利用自然群体对番茄重要的花器官——萼片进行了研究和探讨。从形态学角度来看,番茄萼片表现形态具有丰富的变异,可作为种质分类的指标。从发育生物学角度来看,萼片尤其是番茄这类宿萼植物的萼片对植物整个生殖发育过程起到了保护作用,番茄萼片的发育过程是一个有序的动态过程,与其他花器官协同组成复杂有规律的花发育的过程,这种通过细胞增大、分裂、分化和凋落来调控的动态过程既受控于植物个体的基因型,也是其内在遗传机制同环境条件相互作用的结果;由于花发育相关基因的进化与表达式样的变化对花器官形态建成有重要影响,对花多样性分化有促进作用,因此控制花发育的基因就成了植物进化发育生物学的研究重点,对发育过程中的基因表达模式及调控机理的研究,尤

其是从分子、细胞、器官到整体不同层次上开展研究工作,是发育生物学研究领域的重要发展趋势。

参考文献

- [1] 张春牛. 浅谈花萼及其演化[J]. 生物学通报, 1990(10): 7
 - [2] Koltunow A M, Truettner J, Cox K H, et al. Different temporal and spatial gene-expression patterns occur during anther development[J]. Plant Cell, 1990, 2: 1201-1224
 - [3] Smyth D R, Bowman J L, Meyerowitz E M. Early flower development in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 1990, 2: 755-767
 - [4] Schneitz K, Hülskamp M, Pruitt R E. Wild-type ovule development in *Arabidopsis thaliana*: a light microscope study of cleared whole-mount tissue[J]. Plant J, 1995, 7: 731-749
 - [5] 郑成翔, 梁燕, 闫见敏, 等. 番茄萼片形态的初步观察[J]. 中国蔬菜, 2011(14): 61-63
 - [6] 姜树坤, 张喜娟, 王嘉宇, 等. 水稻幼穗-颖花发育的研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 1018-1022
 - [7] Samach A, Lotan H. The transition to flowering in tomato[J]. Plant Biotechnol, 2007, 24: 71-82
 - [8] Brukhin V, Hernould M, Gonzalez N, et al. Flower development schedule in tomato *Lycopersicon esculentum* cv. "sweet cherry"[J]. Sex Plant Reprod, 2003, 15: 311-320
 - [9] Jack T. Molecular and genetic mechanisms of floral control[J]. Plant Cell, 2004, 16: 1-17
 - [10] 刘婧仪, 梁燕, 秦蕾, 等. 番茄花发育分子生物学研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2014, 22(3): 351-361
 - [11] Allen K D, Sussex I M. *Falsittora* and *anantha* control early stages of floral meristem development in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. Planta, 1996, 200: 254-264
 - [12] Giménez E, Pineda B, Capel J. Functional analysis of the *Arlequin* mutant corroborates the essential role of the *ARLEQUIN/TAGL1* gene during reproductive development of tomato [J]. PLoS one, 2010, 5(12): e14427
 - [13] Nakano T, Kimbara J, Fujisawa M, et al. Macrocalyx and Jointless interact in the transcriptional regulation of tomato fruit abscission zone development[J]. Plant Physiol, 2012, 158: 439-450
 - [14] Panl I L, McQuinn R, Giovannoni J J, et al. Functional diversification of *AGAMOUS* lineage genes in regulating tomato flower and fruit development[J]. J Exp Bot, 2010, 61(6): 1795-1806
 - [15] Szymkowiak E J, Sussex I M. Effect of lateral suppressor on petal initiation in tomato[J]. Plant J, 1993, 4(1): 1-7
- ~~~~~
- (上接 293 页)
- [46] Aruna C, Priya A R, Neeraja C N, et al. Diversity analysis using ISSR markers for resistance to shoot pests in sorghum[J]. Crop Prote, 2012, 35: 110-117
 - [47] Chamarthi S K, Sharma H C, Deshpande S P, et al. Genomic diversity among sorghum genotypes with resistance to sorghum shoot fly, *Atherigona soccata* [J]. J Plant Biochem Biotechnol, 2012, 21(2): 242-251
 - [48] Wu Y Q, Huang Y H, Tauer C G, et al. Genetic diversity of sorghum accession resistant to greenbugs as assessed with AFLP markers[J]. Genome, 2006, 49: 143-149
 - [49] Dhillon M K, Sharma H C, Folkertsma R T, et al. Genetic divergence and molecular characterization of sorghum hybrids and their parents for reaction to *Atherigona soccata* (Rondani) [J]. Euphytica, 2006, 149: 199-210
 - [50] Rajarajan K, Ganesamurthy K. Genetic diversity analysis of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] genotypes for drought tolerance using SSR markers[J]. Indian J Genet Plant Breed, 2011, 71(1): 17-24
 - [51] Tesso T T, Claffin L E, Tuinstra M R. Analysis of stalk rot resistance and genetic diversity among drought tolerant sorghum genotypes[J]. Crop Sci, 2005, 45(2): 645-652
 - [52] 王述民, 张宗文. 世界粮食和农业植物遗传资源保护与利用现状[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(3): 325-338
 - [53] 贾永旭, 陈春光, 卢庆善, 等. 高粱种质资源的利用与创新[J]. 辽宁农业科学, 2004(3): 23-25
 - [54] 赵香娜, 李桂英, 刘洋, 等. 国内外甜高粱种质资源主要性状遗传多样性及相关性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 302-307
 - [55] 王黎明, 焦少杰, 姜艳喜, 等. 不同来源甜高粱种质资源的表型遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(2): 411-416
 - [56] 赵香娜, 岳美琪, 刘洋, 等. 国内外甜高粱种质遗传多样性的 SSR 分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(4): 407-412
 - [57] 李新海, 袁力行, 李晓辉, 等. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群[J]. 中国农业科学, 2003, 36(6): 622-627
 - [58] 谭祖猛, 李云昌, 胡琼, 等. 分子标记在油菜杂种优势利用中的研究进展[J]. 植物学通报, 2008, 25(2): 230-239