

无核葡萄研究进展

崔梦杰, 王晨*, 张文颖, 汤崑, 朱旭东, 李晓鹏, 房经贵

南京农业大学园艺学院, 南京210095

摘要: 无核葡萄食用方便, 便于深加工, 深受消费者的喜爱, 在鲜食葡萄市场占据着重要位置, 因而无核葡萄研究倍受人们关注。本文结合近几年无核葡萄的研究现状, 分别从无核葡萄的分布、主要无核类别、无核的生理与分子机制以及无核育种等多个方面进行综述, 并对无核葡萄的研究前景进行了展望, 以期对无核葡萄栽培、育种以及分子机制的深入研究提供一定的理论参考。

关键词: 葡萄; 无核机制; 无核葡萄育种

葡萄(*Vitis vinifera* L.)是世界四大水果之一, 其栽培面积和产量位居世界第二(王发明2003), 仅次于柑橘, 也是我国主要栽培果树。我国鲜食葡萄产量连续多年居世界首位, 现已成为世界鲜食葡萄第一生产和消费大国(王发明2003)。无核是鲜食葡萄的优良性状, 无核葡萄因其食用方便、风味好、品质优良倍受消费者青睐, 在世界鲜食葡萄市场, 尤其是我国庞大的鲜食市场中占据极其重要的地位, 拥有良好的市场前景(贾彦丽和温陟良2003)。目前, 无核葡萄品种较少, 育种进程较慢, 且在生产中存在着果实小、座果率低等问题。相比于国外, 我国无核品种更为缺乏, 而从国外引进的无核品种适应性较差, 这些问题严重制约着无核葡萄产业的迅速发展。因此, 了解无核葡萄在我国乃至世界的分布以及无核葡萄生产现状, 认识无核葡萄类型、形成无核葡萄的影响因素及其机理、无核葡萄育种途径等对于无核葡萄生产及其产业的发展具有极其重要意义。为此, 本文从上述几方面对无核葡萄研究进行了综述, 以期对无核葡萄栽培育种及其分子机制研究提供一定的信息参考, 也为科学地指导无核葡萄生产提供一定的理论依据。

1 无核葡萄的分布及生产现状

葡萄是重要的果树经济作物, 在世界农业中占有重要地位, 在全世界栽培广泛。世界上葡萄园主要分布在北纬20~52度及南纬30~45度之间, 其中绝大部分在北半球。无核葡萄在鲜食葡萄市场中占有重要的地位, 其主要产区分布在法国、意大利、西班牙、澳洲、德国、美国、土耳其、南美洲及亚洲一些国家。现今, 美国最新培育的无核葡萄品种达62个(Shima等2006; 孙红英和李晓萍2001; 刘军等2004; Ramming 2005; Gray等2009a,

2009b), 日本、加拿大和以色列培育的鲜食品种中几乎一半是无核品种(Matsumoto等1993; Bessho和Miyake 2000; 赵常青等2009; 赵胜建和郭紫娟2004), 这些国家都具有较为悠久的无核葡萄培育和栽培历史(孙红英和李晓萍2001; Fan等2012; Reynolds等1997)。其中, 优良无核品种有‘无核白鸡心(Centennial Seedless)’(苏学德等2010)、‘夏黑(Summer Black)’(朱慧慧等2012)、‘红宝石无核(Ruby Seedless)’(潘学军等2011)、‘红脸无核(Blush Seedless)’(王德生1996)、‘火星无核(Mars Seedless)’(李昌禹等1999)、‘金星无核(Venus Seedless)’(赵常青等1995)、‘秋无核(Autumn Seedless)’、‘希姆劳德(Himrod Seedless)’、‘昆诺无核(Queenora Seedless)’、‘绿宝石无核(Emerald Seedless)’、‘黎明无核(Dawn Seedless)’、‘优无核(Superior Seedless)’、‘克瑞森无核(Crimson Seedless)’、‘皇家秋天(Autumn Royal)’、‘莫丽莎无核(Melissa Seedless)’、‘火焰无核(Flame Seedless)’、‘奇妙无核(Fantasy Seedless)’、‘美丽无核(Beauty Seedless)’(梅军霞等2013)、‘奥迪亚无核(Otilia)’等(孙洪强等2009)。

我国也是世界葡萄主产国之一, 栽培面积和产量呈现出逐年上涨的趋势。相应的, 我国无核葡萄产业发展较为迅速。根据我国葡萄栽培现状、适栽葡萄种群、品种的生态表现, 以及不同葡萄品种对温度、降水等的需求特点, 将我国划分为5个主要的葡萄产业区, 华北与渤海湾产业区(北京、天津、河北、山东、辽宁)、东北西北冷

收稿 2016-08-25 修定 2017-01-18

资助 国家自然科学基金(31301759)、农业部果树育种技术重点实验室开放课题(NBY-201508-1)和中央高校基本科研业务费自主创新重大专项项目(自然科学)(KYTZ201602)。

* 通讯作者(E-mail: wangchen@njau.edu.cn)。

凉气候产业区(吉林、黑龙江)、秦岭、淮河以南亚热带产业区(上海、江苏、浙江、安徽、福建、湖北、河南)、云贵高原与川西部分高海拔产业区(广西、四川、云南)、西北与黄土高原产业区(陕西、甘肃、宁夏、新疆、山西、内蒙古)(穆维松

等2016)。如表1所示,各个产业区的主栽葡萄品种存在一定的不同,约超过1/2的葡萄品种是无核品种。综合无核葡萄在我国乃至世界分布及生产现状,可以看出其在葡萄产业发展中占据着重要的位置。

表1 我国葡萄产业区及主要葡萄品种

Table 1 Grape industrial area and main grape varieties in China

产业区	省市	普通葡萄品种	无核葡萄品种
华北与渤海湾产业区	北京、天津、河北、山东、辽宁	‘赤霞珠’、‘玫瑰香’、‘霞多丽’、‘贵人香’、‘品丽珠’、‘蛇龙珠’、‘梅鹿辄’、‘佳利酿’、‘白玉霓’等	‘无核白鸡心’、‘克瑞森无核’、‘红宝石无核’、‘无核早红’、‘火焰无核’、‘夏黑’、‘红宝石无核’、‘红脸无核’、‘火星无核’、‘无核8612’、‘京早晶’
东北西北冷凉气候产业区	吉林、黑龙江	‘山葡萄’、‘巨峰’等	‘碧香无核’、‘无核白鸡心’、‘奥迪亚无核’、‘夏黑’、‘克瑞森无核’、‘红光无核’、‘无核早红’、‘沙福无核’
秦岭、淮河以南亚热带产业区	上海、江苏、浙江、安徽、福建、湖北、河南	‘里扎马特’、‘白罗莎’、‘魏可’、‘美人指’、‘巨峰’、‘藤稔’、‘阳光玫瑰’、‘玫瑰香’、‘巨玫瑰’等	‘无核早红’、‘夏黑’、‘克瑞森无核’、‘火星无核’、‘郑果大无核’、‘金星无核’、‘秋无核’、‘黎明无核’、‘优无核’、‘奥迪亚无核’、‘昆香无核’
云贵高原与川西部分高海拔产业区	广西、四川、云南	‘水晶葡萄’、‘品丽珠’、‘红地球’等	‘夏黑’、‘无核早红’、‘昆香无核’
西北与黄土高原产业区	陕西、甘肃、宁夏、新疆、山西、内蒙古	‘红地球’、‘里扎马特’、‘瑞必尔’、‘粉红太妃’等	‘无核白’、‘昆香无核’、‘克瑞森无核’、‘水晶无核’

虽然,我国无核葡萄产业发展较为迅速,已先后育成了‘无核8612’(陈镇泉等1995)、‘无核早红’(赵胜健等2000)、‘京早晶’(范培格等2004)、‘郑果大无核’(徐世彦等2005)、‘水晶无核’、‘昆香无核’(李世诚2014)、‘沪培3号’(蒋爱丽等2015)和‘晶宝红’(唐晓萍等2014)等一批优良无核葡萄品种,然而,与国外相比,我国无核品种育种进程较为缓慢,无核葡萄的生产远远不能满足市场的需求。市场上的无核葡萄,只有小部分来自我国育成的无核品种,另一小部分是从小部分从国外引进的无核品种,如‘无核白’、‘夏黑’、‘金星无核’、‘克瑞森无核’,其余大部分是通过生长调节剂处理诱导有核品种无核化,如‘玫瑰香’、‘玫瑰露’、‘里扎马特’、‘巨峰’、‘全球红’、‘先锋’、‘京亚’、‘红富士’、‘和田红’、‘藤稔’、‘醉金香’、‘魏可’、‘阳光玫瑰’等(张瑛等2013;张虎平等2007;李铁梅2014;王忠2005;朱运钦和杨红丽2004;孟磊2013;廖淼玲等2015;王延书等2015;史国栋2010;崔舜2014)。尽管无核化技术的应用已广泛存在,但是无核化产生的一些不

良影响如裂果、成熟期不一致,果实着色不整齐等问题仍然不可忽视。随着国际果品安全进程的不断推进,化学物质诱导葡萄无核化,势必要被绿色安全的无核品种取代。因此,无核葡萄的育种工作显得尤为重要。

2 无核葡萄的分类及特征

无核葡萄果实通常没有种子,或者只有少量败育种子(朱林2001)。根据授粉结实类型,无核葡萄可分为天然单性结实、刺激性单性结实和伪单性结实(种子败育型)三类(贺普超1999;程和禾等2009;王跃进等2007)。

天然单性结实是指在自然条件下子房不经过授粉受精而发育成果实。大量研究表明,天然单性结实的无籽果实子房内含有较高的生长素,并在开花前就已开始积累,开花后期子房中也合成了较多的生长素,因此,不经过授粉受精子房就发育成果实(贾彦丽和温陟良2003;贺普超1999;耿玉韬1992;肖祥希等2009;孙其宝等2004;祝海燕等2007)。刺激性单性结实是指子房在花粉、外界环

境条件(主要是低温)或外源生长调节剂的刺激下不经过受精而发育成无籽果实的现象(李兴文2001)。据报道,花粉或低温刺激也是通过激发产生生长素或赤霉素从而诱导单性结实的(朱林2001;郑志亮和陈静1993)。对单性结实的果实来说,因为果实本身促进生长的激素含量较高从而使果实得以正常发育(程和禾等2009;高阳等2010;Luo等2013;Curaba等2014;Wang等2001)。伪单性结实又称种子败育型,是指经过传粉受精,但由于各种原因,胚只稍稍发育就转向败育,而子房或花托等部分可继续发育,从而形成无籽果实的现象(程和禾等2009)。与单性结实果实相比,伪单性结实现象是因为在胚胎发育早期促进生长的激素含量很低而抑制生长激素含量很高,从而严重抑制了早期或中期合子胚的发育,形成种子败育型的无籽果实。‘无核白’、‘京早晶’和‘无核紫’等品种属于该种无核类型。此外,个别葡萄品种存在种子败育和不完全败育两种败育形态,如‘金田皇家无核’(王亮2011)。因此,单性结实产生的葡萄均为无核果,但是无核葡萄并非全是由于单性结实产生的。此外,单性结实类型和种子败育类型并不是截然分开的品种类型,有些品种在具有单性结实能力的同时,也具有伪单性结实的能力,如‘无核白’(王近卫等1992)。

3 无核葡萄产生的生理机制

3.1 内在因素

3.1.1 雄性不育

雄性不育主要指花粉败育和退化,主要表现为花粉母细胞退化、减数分裂行为异常或染色体结构变异,该现象广泛存在于开花植物中,是造成果实无核的重要遗传因素之一(贺普超1999;叶纨芝和曹家树2000)。目前已发现多个葡萄品种存在雄性不育现象,如‘钟山红’、‘魏可’实生和‘巨峰’实生葡萄等表现出一定的雄性不育特征,雄蕊花丝短,且反卷,花粉无活力,自然授粉出现大量无核果;若花前套袋,则全为无核果(郑焕2013;季晨飞等2014;刘倩等2010)。

大量研究结果表明,植物的雄性不育与物质代谢、能量代谢的异常及酶活性的异常有关(王秋艳和王永昌1998;王永勤等2003;胡美华等1998;刘璠善1991)。郑焕(2013)指出,‘钟山红’花药中四

分体期时期基因过量表达,可能抑制了苯丙氨酸代谢途径中的关键酶,引起孢粉素和黄酮类物质合成不足,导致花粉粒形状改变,花粉外壁发育缺陷,从而引起雄蕊败育。有研究表明,一些基础物质(脯氨酸、可溶性蛋白质和可溶性糖)的含量不足,也会造成雄蕊发育异常,最终导致不育(刘倩等2010)。但也有人认为,脯氨酸含量的变化是花粉败育的原因(贾彦丽和温陟良2003),其机理还需进一步研究探索。另有研究认为,激素含量以及不同激素之间比例平衡是导致雄性不育的另一重要因素。

绒毡层是一层独特的分泌细胞,位于花药壁最内层,在小孢子发育过程中起着重要的作用。绒毡层细胞不仅为发育的小孢子提供营养,而且在小孢子母细胞完成减数分裂后,适时地分泌胼胝质以分解包裹四分孢子的胼胝质壁,使小孢子分离(罗丽娟和谢石文1997;张英涛等1996)。刘倩等(2010)在研究葡萄雄性不育时指出,雄性不育‘魏可’实生与‘巨峰’实生的小孢子败育主要发生在单核早期。二者花粉败育具有以下特点:形成空粒花粉、小孢子发生异常、花粉母细胞分解解体。绒毡层细胞程序化死亡发生紊乱,提前降解,导致大部分小孢子得不到足够的营养物质,从而形成了空壳花粉粒。成熟的花粉中,一般含有大量的mRNA,在花粉萌发时,mRNA被翻译成为蛋白质以用于花粉的萌发和花粉管的伸长。故Saito等(2005)认为,雄性不育也有可能是由基因控制的。

3.1.2 胚囊败育

胚囊不育是葡萄形成无核果的另一重要原因(Zhang等1991)。胚囊是雌性生殖器官的重要组成部分,是受精、胚珠形成种子的重要场所,故胚囊的异常发育也会导致无核葡萄的形成。胚囊败育主要表现在珠被或珠孔发育异常、胚乳核分裂异常、胚乳中途退化、大孢子分裂异常(包括四核或八核时期的卵细胞、极核、助细胞和反足细胞发育异常)等。前人指出,正常‘无核白’葡萄有花粉,但由于内珠被、珠孔和胚囊组织形态上发生异常,影响花粉管向胚珠内的伸长,从而导致受精率下降(王近卫等1992)。即使其受精成功,由于胚乳核分裂异常,大部分结合子以不分裂状态退化,少数结合子在分裂数次后,停止分化,退化成痕迹,不

能形成正常的种子。刘小宁等(2005)在研究‘火焰无核’葡萄胚败育时指出,授粉、受精不良导致胚囊腔中空;内、外珠被和珠孔发育异常,影响了花粉管向胚珠内的伸长,导致受精率下降。部分受精后的胚珠由于胚乳核不分裂或分裂异常,无法向合子提供生长发育所需的营养,导致合子无法进行正常分裂;导致败育的产生。这与‘无核白’葡萄败育机理相似(王近卫等1992)。对‘黑色柯林斯’、‘黑珍珠’等葡萄品种胚珠观察发现,其胚囊内的卵细胞与助细胞退化成一堆辨认不清的细胞,极核不能与精子融合且逐渐退化,不能产生种子(马之胜和贾云云1991)。究其败育的生理原因,笔者认为,激素含量不足或不同激素间平衡被破坏导致没有充足的营养被调入子房或幼果,致使胚珠、胚囊、或合子发育不良从而败育(Zhang等1991;王近卫等1992;刘小宁等2005;马之胜和贾云云1991)。

另有研究发现,同一品种不同果粒的胚珠中胚的发育与败育并不是同步的(刘小宁等2005; Zhang等1991)。对花后不同时间的‘火焰无核’胚胎进行观察发现,花后39 d,胚体细胞呈松散状,胚进入大量败育期;但是在花后46 d,部分果粒中仍有个别胚发育正常。

3.1.3 胚乳败育

胚乳是指葡萄在双受精过程中精子与极核融合后形成的三倍体滋养组织,是贮藏营养物质的部分,为胚的发育提供营养物质。研究发现,‘火焰无核’和‘无核白’葡萄中部分发育正常的合子在发育前期,胚乳正常,后逐渐退化,胚因缺乏营养而中止发育,因此,胚乳发育异常和提早退化是胚败育产生无核葡萄的原因之一(王近卫等1992;刘小宁等2005; Zhang等1991)。Zhang等(1991)研究认为,合子胚的败育是从胚乳的败育开始的,在胚败育前,观察到胚乳细胞质浓度降低,细胞壁变薄,细胞核消失,随后细胞解体,胚乳消失,胚随之败育。

3.2 外在因素

3.2.1 花粉刺激

花粉刺激是指用某品种的花粉授予另一品种的花粉上产生无核果实。虽经过授粉,但不产生受精,同样能促使果实发育。研究发现,花粉的分离物可以诱导坐果并促进果实发育。不仅不亲和花粉刺激可导致单性结实的产生(刘国成等2014),

在番茄中发现,新鲜的亲和花粉失去活力后,授粉到去雄后的柱头上,同样可以诱导单性结实的产生(余文贵等1993)。葡萄中也存在花粉刺激产生无核果实现象,属于刺激性单性结实(中川昌一1982)。

3.2.2 化学刺激

果实的坐果是由多种激素共同作用的结果(Vriezen等2008; Wang等2009; Pascual等2009)。果实生长发育过程中,种子为果实提供发育所必需的激素。无核果实通常不能正常长大,主要原因是由种子合成的细胞分裂素、赤霉素等激素处于较低水平,或者激素在果实发育的某个阶段受到了抑制。1939年,研究发现葡萄的单性结实品种在开花前的花蕾期比有性结实品种含有较多的生长素物质(邱似德1984)。之后,又在单性结实葡萄中观察到赤霉素类物质也较高(邱燕萍等1998)。因此,在特定时期使用不同的植物生长调节物质会影响果实的激素水平,从而促进无核果实的形成(贾彦丽和温陟良2003; 邱燕萍等1998)。

3.2.2.1 外源赤霉素

赤霉素(gibberellin, GA)在诱导葡萄无核上应用最广(贾彦丽和温陟良2003)。截至目前,人类共发现植物体内存在72种天然赤霉素,即赤霉素1~72(GA₁₋₇₂)。葡萄无核化处理常采用GA₃。日本学者研究表明,在有籽葡萄花期前后用赤霉素等药剂处理花序,可以避免子房受精、产生种子,形成无籽果实,故其无核机制属于刺激性单性结实的一种。胚囊在发育过程中的减数分裂期,GA₃阻止葡萄子房受精产生种子的机制为:(1)使苹果酸脱氢酶活性受阻,导致呼吸减弱,能量不足,胚囊异常或不分化,由此造成葡萄果实无籽;(2)开花期胚囊发育不成熟,赤霉素促进珠心和子房壁发育而提早开花,胚囊尚未成熟,影响受精;(3)GA₃抑制花粉成熟过程中营养核与生殖核的分裂,使得无生殖核的花粉增多,从而降低了花粉的发芽率(李世诚等2013)。多胺(polyamines, PAs)是生物体代谢过程中产生的具有较高生物活性、低分子量的脂肪族含氮碱,广泛存在于植物体内,在调节植物开花坐果和果实发育等方面发挥着重要作用(Fos等2003)。研究发现,外源GA处理可有效诱导葡萄自由态多胺含量的增加从而导致无核(Shiozaki等

2000)。赤霉素诱导葡萄无核技术已越来越多地应用于生产(孟凡丽2015; 王田利2015; 王西成等2012)。目前, 生产上已成功利用GA₃诱导‘巨峰’(李利民2000; 王西平等2002)、‘先锋’(中川昌一1982)、‘藤稔’(王西平等2002; 中川昌一1982; 孙桂春和王冬梅2002; 刘金郎2002)、‘红富士’(国强和郭洪林2000; 高金付等2001)、‘玫瑰露’(张巍1999)等20多个有核葡萄品种无核化。

3.2.2.2 多种生长调节剂与化学试剂的配合使用

植物激素间的比值和平衡关系对胚胎败育的发生比单一激素更重要。研究发现, 每一个生长发育事件往往是激素间协同作用而不是某一种激素单独作用的结果(王延书等2015)。花前用链霉素处理, 可以抑制花粉和胚珠的发育, 形成无核果, 但是通常需要与赤霉素配合使用, 才能得到较好的无核果(晁无疾2002)。研究发现, 一定剂量的促生灵(4-氯苯氧乙酸, 4-CPA)、6-苄基氨基嘌呤(6-BA)、吡效隆(CPPU)、抗生素等, 与GA₃搭配使用, 或几种化学物质共同作用, 也能诱导单性结实, 产生无核果(晁无疾2002; 周俊彦和郭扶兴1990)。如‘京亚’(曹善磊2001; 孙山等2002)、‘蜜汁’(杨国慧等2001)、‘紫金香’(昌云军2001)、‘醉金香’(宋国涛等2014)、‘京优’(于同周和张军利2002)。另外, 这些化学物质在合适的时间处理葡萄品种, 不仅会促成果实无核, 亦有增大果粒重, 提高果实品质的作用(王延书等2015; 王西平等2002)。

4 无核葡萄产生的分子机制

4.1 葡萄无核基因与无核遗传规律

无核基因一直是葡萄无核分子机制研究的一个重要方面。Mejía等(2011)研究表明, 葡萄无核性状的产生可能源于*VvAGLII*基因启动子区域的变异, 且*VvAGLII*基因在无核葡萄胚败育的过程中起关键作用。另有研究报告, 泛素延伸蛋白的基因*S27a*对‘无核白’种子发育有显著地抑制作用(Uri等2007); 无核葡萄*VvCBP1*钙结合蛋白基因对胚珠的发育有一定的影响(Wang等2011)。假单性结实葡萄品种的胚珠败育具有相对的遗传稳定性, 人们将中途未败育的胚培养成植株, 发现其无核基因可以遗传给下一代(Ledbetter和Burgos 1994)。这些研究表明, 无核基因在葡萄无核性状的形成中起着关键作用。

研究者们根据无核基因的遗传表现以及无核性状相连锁的分子标记, 相继建立了如下学说: 单显性基因说(Stout 1937; Khachatryan和Martirosyan 1970; Roytchev 1998)、互补显性基因说(Bouquet和Danglot 1996)、多隐性基因说(Yu等1993; Loomis和Weinberger 1979)、单隐性说(Roytchev 1998)和数量性状说(Cabezas等2006; Bouquet和Danglot 1996; Striem和Roy 1992; Striem等1994, 1996; Doligez等2002)等。其中, 显性说与隐性说在经典遗传学时期比较被人们认可。随着胚培养技术的成熟化, 人们提出了隐性基因-显性基因的说法。近年来, 基于分子标记技术的应用, Doligez等(2002)研究发现, 葡萄的无核是数量性状遗传, 无核性状存在一个主效位点和两个微效位点。Cabezas等(2006)同样认为无核是数量性状。无核基因遗传规律的研究经历了一个漫长的过程。这些无核基因遗传模型的提出, 可以帮助研究者们更深入地探索葡萄多个基因在不同时期与发育阶段对种子的发育调控规律。虽然, 人们大致掌握了无核基因的遗传规律, 但是, 葡萄无核形状的产生非常复杂, 果实发育过程中的一个微小因素都可能导致无核葡萄的产生, 这给无核基因的遗传规律的分析和在育种中的应用造成了困难。所以, 关于无核基因遗传的规律, 仍需科学工作者进一步探索和研究。

4.2 葡萄无核性状连锁的分子标记

1997年, 基于PCR的分子标记技术被应用于无核葡萄品种的选育(Wang和Lamikanra 1997)。人们利用随机扩增多态性标记RAPD技术(Striem等1996; Wang和Lamikanra 2002)、序列特异性扩增区标记(sequence characterized amplified region, SCAR)(Yang等2002; Lahogue等1998)、SSR标记(Karaagac等2012)等分子标记技术以及其它辅助技术QTL定位、Southern blot、DNA探针等(Yang等2002; 杨克强等2005a)等先后获得无核基因标记: 探针1号(GSLP1)(Wang和Lamikanra 2002; Yang等2002)、39970524-5-564、GSLP1569、39970524-6-1538、39970524-6-1200(杨克强等2005a, 2005b)、SCC8(Lahogue等1998; Ryan和Ramming 2005)、SCF27(Mejía和Hinrichsen 2003; Korpás等2009)、SCP18(Patrice等2001)、VMC7F2(Karaagac等2012)

等。通过葡萄无核性状连锁的分子标记可筛选无核葡萄品种。石艳(2008)以欧洲无核葡萄品种为母本,中国野生葡萄为父本,采用胚挽救技术获得无核葡萄胚挽救幼苗,利用无核基因特异SCAR标记在葡萄胚挽救幼苗中检测到该无核标记,果实无核率达54.8%。该研究表明无核性状相关的分子标记可有效用于无核葡萄的选育,同时也证明无核基因遗传给了后代。

4.3 无核葡萄的miRNA调控

microRNA (miRNA)是一类长度为20~24个核苷酸长度的具有调控功能的非编码RNA,主要参与基因转录后水平的调控,是一种在植物中分布广泛的内源基因调控因子,在植物的生长、发育、信号转导以及环境胁迫等方面发挥重要的作用(Chen 2004; Lauter等2005; Fujii 2005; Huq 2006; 吕帝瑾等2013)。对油菜的研究发现,miRNA通过反式作用反干扰miRNA介导的生长素信号转导途径,参与植物早期胚胎的发育过程(Zhao等2012)。NAC基因在植物生长发育过程中具有生长素转导防御等功能(Uauy等2006)。Han等(2014a)的试验表明,miR164通过靶基因NAC对生长素信号转导途径的调控,参与种子发育过程。在小麦种子的发育过程中,miR164的表达量呈上升趋势,而干扰miR164调控会造成胚胎发育异常。在拟南芥等植物中发现,miR169通过靶基因CCAAT-box转录因子参与胚胎发育过程(Han等2014a; Siefers等2009)。miR1127b的靶基因为氨基酸通透酶基因,该基因摄取氨基酸,进入胚乳,从而向发育中的胚胎提供氨基酸(Schmidt等2007)。miR160通过调控靶基因*ARF-17*,形成对称的异常胚胎(Mallory等2005)。

众所周知,GA₃是影响葡萄单性结实最主要的激素(耿玉韬1992; 孙其宝等2004; 王西成等2012)。近年来研究发现,一些miRNA响应赤霉素信号介导靶基因调控植物花药和胚珠的发育从而影响单性结实过程(Curaba等2014; Wang等2001),转录因子MYB是miR159的靶基因,其在GA诱导途径中起到调节作用,miR159调控的MYB33和MYB63是正常花器官生长和发育所必须的,MYB33和MYB63突变体导致雄性不育(Allen等2007, 2010)。Han等(2014b)通过GA₃处理组和对照组中miRNA文库测序的方法,发现GA₃处理组中,共有137个

miRNA被测序出来,其中有21个miRNA只在对照中检测到,7个miRNA只在处理中检测到。该研究说明GA₃对果实内miRNA的类别及分布确实产生了一定的影响。因此,miRNA在激素响应信号中扮演者重要的角色,从而在一定程度上调控着葡萄无核性状的形成。

4.4 无核葡萄的转录因子调控

转录因子(transcription factor, TF)又称反式作用因子,是直接或间接与基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用,并对基因转录的起始进行调控的一类蛋白质。Mejía等(2011)研究发现D-类MADS-box家族中的*VvAGL11*基因在种子败育过程中起非常重要的作用。故*VvAGL11*的发现亦可称为排除有核后代的一个分子标记(Bergamini等2013)。李树秀等(2012)研究发现,WRKY家族中的*VvWRKY20*在无核白葡萄中最大表达量发生的时间与有核和无核品种中表达量差异最大的时期相吻合。于是推断*VvWRKY20*在胚乳败育前大量表达导致下游基因的变化。那么有可能干扰了胚珠的正常发育,从而导致胚珠发育受阻,最终导致败育。尚需要进一步的研究去探索。

5 无核葡萄的育种途径

5.1 芽变选种

葡萄在无性繁殖的过程中常发现自然突变现象,体细胞中自然发生遗传物质的改变,称为芽变。目前,共有9个品种被报道发生了从有核到无核的突变(Loomis和Weinberger 1979),即‘Emperor’、‘Go Haskells No. 45’、‘Chasselas’、‘Concord’、‘Catawba’、‘Mustat’、‘Hamburg’、‘Tokay’、‘Red Muscadel’、‘Liatiko’。此外,人们从‘先锋’中分别选出了无核芽变‘日光无核’和‘瑞峰无核’2个新品种(张潞生1993; 徐海英等2005)。国内在生产实践中,应注意探索和选择具有丰产、优质特性的无核突变体(郭大龙等2014),由此,从芽变中选育无核品种被认为是一种快捷有效的育种方法。

5.2 多倍体育种

多倍体是指染色体数目的倍数大于基数3的植株。其中,奇数多倍体,因其在减数分裂时,同源染色体无法平均分配到配子中,染色体失去平衡,导致高度不育。因此生产上多采用奇数多倍体的高度不育性来培育无核品种。

三倍体多为同源三倍体(*autotriploid*), 具有3个相同的染色体组。三倍体种指应用三倍体减数分裂的不正常而造成极大的不孕性。目前, 葡萄上通常采用四倍体与二倍体进行杂交来获得三倍体无核品种, 如‘夏黑’(杨琿昌等2005)。用二倍体‘郑州早红’×四倍体‘巨峰’育成了三倍体无核葡萄新品种‘红标无核’(赵胜建等2005)。日本用‘巨峰’葡萄与‘康可’无核杂交育出了三倍体无核葡萄‘蜜无核’(赵胜建等2003)。

5.3 杂交育种

杂交育种因其可以综合父母本的优良基因, 进而创造新种质, 被广泛应用。据报道, 约有70%无核葡萄来源于杂交育种(陶建敏2007)。由于无核性状的特殊性, 杂交育种只能以有核品种做母本。育种实践证明: 选择雌花能孕品种或虽为两性花但易单性结实的品种做母本、无核性状传递力强的无核品种做父本进行杂交, 获得无核品种的可能性较大(贺普超1999)。美国在无核葡萄育种方面的研究开始得最早, 自1922年的‘梅尔’至今, 已培育了40多个无核葡萄新品种(张潞生1993)。我国从20世纪50年代至今也育出了‘京可晶’、‘京早晶’和‘无核玫瑰’等优良的无核品种(程和禾等2009)。

5.4 胚挽救育种

胚挽救与组织培养结合在一起, 是目前无核葡萄育种研究发展最快的新兴技术, 对培育大量优质无核品种具有划时代的意义。胚挽救是对由于营养和生理原因, 造成难以播种成苗的胚或在发育早期阶段就败育或退化的胚进行早期离体培养。Ramming (1990)首先报道了利用葡萄胚珠培养方法获得2株无核葡萄实生苗。利用组织培养技术选择无核葡萄中假单性结实的品种在其合子胚败育前进行离体胚挽救, 使其发育成充实的胚, 获得完整植株。随后用胚的胚珠内培养、胚乳培养等方式获得无核单株的报道相继出现。随后出现了许多胚挽救成功的报道, 并培养出了许多无核葡萄单株(Ramming 1990; 王劲松和潘学军2004; 李桂荣等2001; 赵密珍等2005; 王壮伟等2007; 程和禾等2008)。用组织培养技术, 结合胚挽救技术可以将无核品种做杂交母本, 使后代无核株率提高到82% (Ramming 1990), 育种年限至少缩短5年。研究发现, ‘火焰无核’葡萄胚挽救的最佳接种

时期在花后第37天(Liu等2005)。此外, 利用胚挽救技术可以克服葡萄二倍体与四倍体杂交中获得的三倍体杂交配早期败育、育种效率低的障碍, 成功育成三倍体幼苗, 该项技术极大地推动了无核葡萄的育种进程(赵胜建和郭紫娟2004; 郭印山等2005; Yamashita等1998)。

5.5 分子标记辅助选择育种

生物技术辅助育种克服了杂交育种周期性长的特点, 成为当前育种工作的新亮点。利用RAPD标记获得了与葡萄无核性状相关的遗传标记(Wang 1996; Striem等1996), 为辅助无核育种开辟了很好的开端, 利用基因工程进行葡萄性状改良已经成功获得了转基因植株。基因工程的方法包括: 分离目的基因(无核); 目的基因与特殊基因载体重组; 体外转化导入植物受体细胞; 获得外源目的基因的细胞或组织再生正常健康植株; 最后表现出外源目的基因所控制的性状。

前人认为, 葡萄无核性状是由3个独立遗传的互补的隐性基因*a1*、*a2*和*a3*控制的, 同时, 这3个基因均受显性基因*I*的调控(Bouquet和Danglot 1996)。后有研究证明, 无核性状的表达受一个主效基因及其它互补隐性基因所控制(Lahogue等1998)。另有研究报道, 葡萄的无核性是由多个基因控制的, 这些基因有主效和微效之分; 借助RAPD技术并测序, 发现并证明了具有检测葡萄无核基因探针作用的探针1号(GSLP1) (Wang和Lamikanra 2002)。

5.6 植物生长调节剂处理辅助育种

生产上, 赤霉素、6-BA均可诱导‘巨峰’葡萄无核化。对于有核葡萄品种, 如‘玫瑰香’、‘巨峰’等, 利用链霉素、卡那霉素、6-BA、青霉素等, 或者几种激素配合使用, 可以获得与常规有核栽培大小及品质基本一致的无核化果实(张瑛等2013; 陈锦永等1998)。此外, 对于无核葡萄品种, 如‘无核紫’、‘金星无核’、‘无核白鸡心’、‘克瑞森无核’、‘弗雷无核’、‘优无核’等, 植物生长调节剂的施用可以显著提高果实的单粒果重和产量, 并明显改善果实品质(张敏2012; 刘佳等2011; 孙美乐等2012; 韩改珍等2003; 赵宝龙2010), 从而具有辅助育种的作用。

6 展望

目前, 无核葡萄的研究越来越受到人们的重

视,人们对无核葡萄形成的机理认识也越来越深入。但是,无核性状的形成是一个非常复杂的过程,果实发育过程中很多因素的变化都可能导致葡萄无核的产生,其内在机制也并不安全清楚。因此,葡萄无核性状的分子机制研究尚待更全面地开展。目前,尽管人们已开展了一定的研究,笔者认为未来应从以下两个方面展开系统研究:

一、激素信号方面。赤霉素是葡萄果实发育过程中的关键激素,同时葡萄也是赤霉素高度敏感的树种,适时适量使用外源赤霉素处理,能够导致多种激素间平衡的变化,高效诱导葡萄单性结实从而生产无核果实。因此,认识激素信号途径及激素间的互作作用与葡萄单性结实之间关系,将是研究葡萄无核机制的一个重要方向。

二、无核品种特性方面。天然单性结实的无核品种,因其品种特性而存在天然导致无核的因素,如葡萄中的雌能花品种具备很强的单性结实能力,从分子水平探索其不经授粉受精能够结实座果且能正常发育成果分子方面的原因,能为无核葡萄育种提供重要理论依据;另有两性花品种虽能授粉受精,但果实发育后期胚自然败育形成无核果,揭示胚败育及其核发育变弱甚至停止的分子机制也将是葡萄无核机制研究的另一重要内容。

参考文献

- Allen RS, Li JY, Alonso-Peral MM, White RG, Gubler F (2010). MicroR159 regulation of most conserved targets in *Arabidopsis* has negligible phenotypic effects. *Silence*, 1 (1): 1–18
- Allen RS, Li JY, Stahle MI, Dubroué A, Gubler F, Millar AA (2007). Genetic analysis reveals functional redundancy and the major target genes of the *Arabidopsis* miR159 family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (41): 16371–16376
- Bergamini C, Cardone MF, Anaclerio A, Perniola R, Pichierri A, GenghiR, Alba V, Forleo LR, Caputo AR, Montemurro C, et al (2013). Validation assay of *p3_VvAGL11* marker in a wide range of genetic background for early selection of stenospermocarp in *Vitis vinifera* L. *Mol Biotech*, 54 (3): 1021–1030
- Bessho H, Miyske M (2000). Grape breeding in Yamanashi Japan-present and future. *Acta Hort*, 538: 493–496
- Bouquet A, Danglot Y (1996). Inheritance of seedlessness in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis*, 35 (1): 35–42
- Cabezas JA, Cervera MT, Ruizgarcia L, Carreño J, Martínezpater JM (2006). A genetic analysis of seed and berry weight in grapevine. *Genome*, 49 (12): 1572–1585
- Cao SL (2001). High quality and efficient cultivation technology of seedlessness cultivation techniques of 'Jingya' grape in greenhouse. *Dec Fruits*, (2): 34–35 (in Chinese) [曹善磊(2001). 京亚葡萄大棚优质高效无核化栽培技术. 落叶果树, (2): 34–35]
- Cao WJ (2002). Seedlessness processing and fruits enlargement technology of grape. *Sino-Overseas G & W*, (3): 22–24 (in Chinese) [晁无疾(2002). 葡萄无核化处理与果实膨大技术. 中外葡萄与葡萄酒, (3): 22–24]
- Chang YJ (2001). Seedlessness cultivation techniques of Zizhenxiang grape. *News Citrus Subtropic Fruits*, (3): 41 (in Chinese) [昌云军(2001). 紫珍香葡萄无核化栽培技术. 柑桔与亚热带果树信息, (3): 41]
- Chen JY, Huang H, Xu LX (1998). The experiment of using growth regulator in promoting the enlargement of fruits size and seedless of grape. *Sino-Overseas G & W*, (4): 28–30 (in Chinese) [陈锦永, 黄海, 许留霞(1998). 利用植物生长调节剂促进葡萄果粒增大及无核化的试验. 葡萄栽培与酿酒, (4): 28–30]
- Chen X (2004). A microRNA as a translational repressor of APETALA2 in *Arabidopsis* flower development. *Science*, 303: 2022–2025
- Chen ZJ, Chen JC, Cai DZ (1995). A new seedless grape cultivar—seedless 8612. *Fujian Fruits*, (4): 52 (in Chinese) [陈镇泉, 陈君琛, 蔡东征(1995). 葡萄新品种——无核8612. 福建果树, (4): 52]
- Cheng HH, Wu YQ, Zhao YH (2009). Research advances of seedless genes of grape. *J Hebei Agric Sci*, (10): 61–63, 66 (in Chinese with English abstract) [程和禾, 吴雅琴, 赵艳华(2009). 葡萄无核基因的研究进展. 河北农业科学, (10): 61–63, 66]
- Cheng HH, Wu YQ, Zhao YH, Wu YJ, Li YS, Zhao SJ (2008). Studies on embryo rescue techniques of Otilia seedless grape. *J Hebei Agric Sci*, 12 (11): 30–32 (in Chinese with English abstract) [程和禾, 吴雅琴, 赵艳华, 吴永杰, 李玉生, 赵胜建(2008). 奥迪亚无核葡萄胚抢救技术研究. 河北农业科学, 12 (11): 30–32]
- Cui S (2014). Study on grape varieties and related cultivation techniques in Jurong [Master's thesis]. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [崔舜(2014). 句容地区葡萄品种及配套栽培技术研究(硕士论文). 南京: 南京农业大学]
- Curaba J, Mohan B, Singh MB, Bhalla PL (2014). MiRNAs in the crosstalk between phytohormone signaling pathways. *J Exp Bot*, 65 (6): 1425–1438
- Doligez A, Bouquet A, Danglot Y, Lahogue F, Riaz S, Meredith C, Edwards K (2002). Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera*, L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight. *J Gen Microbiol*, 105 (5): 780–795
- Fan PG, Yang MR, Zhang YZ, Li SC (2004). Early-ripening seedless grape 'Jingzaojing'. *Acta Hort Sin*, (3): 415 (in Chinese with English abstract) [范培格, 杨美容, 张映祝, 黎盛臣(2004). 早熟优质无核葡萄新品种'京早晶'. 园艺学报, (3): 415]
- Fan XC, Zhang Y, Jiang JF, Sun HS, Li M, Liu CH (2012). Advances in the selection and breeding of fresh grape varieties in the past 20 years. *Sino-Overseas G & W*, (2): 53–59 (in Chinese) [樊秀彩, 张颖, 姜建福, 孙海生, 李民, 刘崇怀(2012). 近20年来国外鲜食葡萄品种选育进展. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 53–59]
- Fos M, Proano K, Alabadi D, Nuez F, Carbonell J, Garcia-Martinez JL (2003). Polyamine metabolism is altered in unpollinated

- parthe-nocarpic pat-2 tomato ovaries. *Plant Physiol*, 131: 359–366
- Fujii H, Chiou TJ, Lin SI, Aung K, Zhu JK (2005). A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 15 (22): 2038–2043
- Gao JF, Sun HB, Zhao ZK, Chen XB (2001). Effects of gibberellin, potassium dihydrogen phosphate, borax on fruit development and quality of grape. *Nor Horticult*, (1): 22–23 (in Chinese) [高金付, 孙会兵, 赵志昆, 陈香宝(2001). 赤霉素、硼砂、磷酸二氢钾对葡萄果实发育及品质影响. *北方园艺*, (1): 22–23]
- Gao Y, Zhao L, Li WB (2010). Advances on the study of GAMYB gene in gibberellin signal transduction in soybean and other plants. *Soyb Sci*, 29 (4): 717–720 (in Chinese with English abstract) [高阳, 赵琳, 李文滨(2010). 植物赤霉素信号转导途径中GAMYB基因及其在大豆中的研究. *大豆科学*, 29 (4): 717–720]
- Geng YT (1992). The principle and technology of grape parthenocarp by gibberellin inducing. *Shanxi Fruits*, (1): 15–18 (in Chinese) [耿玉韬(1992). 赤霉素处理葡萄单性结实的原理与技术. *山西果树*, (1): 15–18]
- Gray DJ, Li ZT, Dhekney SA, Hopkins DL, Sims CA (2009a). ‘Delicious’: an early ripening, self-fertile, multipurpose black-fruited muscadine grape. *Hort Sci*, 44 (1): 200–201
- Gray DJ, Li ZT, Dhekney SA, Hopkins DL, Sims CA (2009b). ‘Southern Jewel’: a self-fertile, black muscadine grape with fruit produced on bunches. *Hort Sci*, 44 (5): 1476–1477
- Guo DL, Guo MX, Zhang GH (2014). Comparisons of berry development characteristics between the early ripening bud mutants of grape and their parents. *J Plant Physiol*, (11): 1733–1741 (in Chinese with English abstract) [郭大龙, 郭明晓, 张国海(2014). 葡萄早熟芽变与其亲本果实发育特征比较分析. *植物生理学报*, (11): 1733–1741]
- Guo JQ, Guo HL (2000). Effect of GA₃ on pollen and seeds of Fuji red grape. *Nor Horticult*, (02): 24–25 (in Chinese) [国建强, 郭洪林(2000). GA₃对红富士葡萄花粉和种籽的影响. *北方园艺*, (02): 24–25]
- Guo YS, Guo XW, Zhang HE, Li YH, Li CX (2005). Studies on acquiring triploid grape with embryo rescue. *J Shenyang Agric Univ*, 36 (5): 606–608 (in Chinese with English abstract) [郭印山, 郭修武, 张海娥, 李轶晖, 李成祥(2005). 利用胚挽救获得三倍体葡萄植株研究. *沈阳农业大学学报*, 36 (5): 606–608]
- Han GZ, Zhang QL, Wang BM (2003). Studies of effect of plant growth regulators on enlarging berry of seedless grape in Xinjiang. *Shanxi Fruits*, (6): 15–16 (in Chinese) [韩改珍, 张巧玲, 王保明(2003). 植物生长调节剂对无核葡萄果实增大效应研究. *山西果树*, (6): 15–16]
- Han J, Fang J, Wang C, Yin YL, Sun X, Leng XP, Song CN (2014b). Grapevine microRNAs responsive to exogenous gibberellin. *BMC Genomics*, 15 (1): 1–17
- Han R, Jian C, Lv JY, Yan Y, Chi Q, Li ZJ, Wang Q, Zhang J, Liu XL, Zhao HX (2014a). Identification and characterization of micro RNAs in the flag leaf and developing seed of wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics*, 15: 289
- He PC (1999). *Grape Science*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 265 (in Chinese) [贺普超(1999). *葡萄学*. 北京: 中国农业出版社, 265]
- Hu MH, Chen ZJ, Wang BL (1998). Comparison of some biochemical characters in cytoplasmic male-sterile line and maintainer line for tuber mustard. *J Zhejiang Agric Univ*, (1): 59–60 (in Chinese) [胡美华, 陈竹君, 汪炳良(1998). 榨菜胞质雄性不育系及其保持系若干生化特性的比较. *浙江农业大学学报*, (1): 59–60]
- Huq E (2006). Degradation of negative regulators: a common theme in hormone and light signaling networks? *Trends in Plant Sci*, 11 (1): 4–7
- Ji CF, Zhang MY, Wang JY, Yu XJ, Jia Y, Tao JM (2014). Genetic mapping of the male-sterile gene in grape. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, (11): 2165–2169 (in Chinese with English abstract) [季晨飞, 张明月, 王继源, 余晓娟, 贾玥, 陶建敏(2014). 葡萄雄性不育基因的初步定位. *西北植物学报*, (11): 2165–2169]
- Jia YL, Wen ZL (2003). Progress in the study of seedless grape. *J Hebei Agric Univ*, (S1): 68–71 (in Chinese with English abstract) [贾彦丽, 温陟良(2003). 无核果实研究进展. *河北农业大学学报*, (S1): 68–71]
- Jiang AL, Xi XJ, Tian YH, Zha Q (2015). A new seedless grape cultivar——‘Hupei No. 3’. *J Fruits Sci*, (6): 1291–1293, 996 (in Chinese with English abstract) [蒋爱丽, 奚晓军, 田益华, 查倩(2015). 无核葡萄新品种——‘沪培3号’的选育. *果树学报*, (6): 1291–1293, 996]
- Karaagac E, Vargas AM, Andrés MT, Teresa M (2012). Marker assisted selection for seedlessness in table grape breeding. *Tree Genet Genomes*, (8): 1003–1015
- Khachatryan SS, Martirosyan EL (1970). Nature of the inheritance of large fruit and size and number of seeds per fruit in hybrid progenies of vine. *Izv s-kh.nauk*
- Korpás A, Baránek M, Pidra M, Hradilík J (2009). Behaviour of two SCAR markers for seedlessness within Central European varieties of grapevine. *Vitis*, 48 (1): 33–42
- Lahogue F, This P, Bouquet A (1998). Identification of a codominant scar marker linked to the seedlessness character in grapevine. *Theor Appl Genet*, 97: 950–959
- Lauter N, Kampani A, Carlson S, Goebel M, Moose SP (2005). MicroRNA172 down-regulates GLOSSY15 to promote vegetative phase change in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (26): 9412–9417
- Ledbetter CA, Burgos L (1994). Inheritance of stenospermocarpic seedlessness in *Vitis vinifera* L. *J Hered*, 85 (2): 157–160
- Li CY, Lu WP, Zhang FY, Wang J, Song RG (1999). Introduction of new seedless grape varieties——‘Mars Seedless’. *Nor Horticult*, (5): 53 (in Chinese) [李昌禹, 路文鹏, 张雅凤, 王军, 宋润刚(1999). ‘火星无核’葡萄新品种引种. *北方园艺*, (5): 53]
- Li GR, Wang YJ, Tang DM, Wang XP, Luo QW (2001). The studies on embryo rescue techniques of ‘Thompson Seedless’ grape. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 21 (3): 432–435 (in Chinese with English abstract) [李桂荣, 王跃进, 唐冬梅, 王西平, 骆强伟(2001). 无核白葡萄胚挽救育种技术研究. *西北植物学报*, 21 (3): 432–435]
- Li LM (2000). Effects of different time GA treatment on seedlessness and fruit quality of Kyoho Grape. *Xinjiang Agric Sci*, (5):

- 205–208 (in Chinese) [李利民(2000). 不同时期GA处理对巨峰葡萄无核化及果实品质的影响. 新疆农业科学, (5): 205–208]
- Li SC (2014). Seedlessness technology and application of Kyoho grape. *Sino-Overseas G & W*, (2): 45–48 (in Chinese) [李世诚(2014). 巨峰系葡萄的无核化技术及其应用. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 45–48]
- Li SC, Jiang AL, Jin PF (2013). Advance and review of grape seedlessness technology. *Northwest Hortic*, (3): 8–12 (in Chinese) [李世诚, 蒋爱丽, 金佩芳(2013). 葡萄无核化技术进展与评述. 西北园艺, (3): 8–12]
- Li SX, Zhang CH, Gong PJ, Yang K, Zhang XT, Wang YJ (2012). Cloning and expression analysis of the differentially expressed *VvWRKY20* gene in the development of seedless grape (*Vitis vinifera*) ovule abortion. *J Agric Biotechnol*, (10): 1143–1149 (in Chinese with English abstract) [李树秀, 张朝红, 巩培杰, 杨堃, 张旭彤, 王跃进(2012). 无核葡萄 *VvWRKY20* 基因的克隆及其在胚珠败育过程中的差异表达分析. 农业生物技术学报, (10): 1143–1149]
- Li TM (2014). Soft seed trait improvement of ‘DR’ lines and novel germplasm innovation of aroma of muscat seedless grapes [Master’s thesis]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University (in Chinese) [李铁梅(2014). ‘DR’ 优系软核性状改良及玫瑰香型无核葡萄新种质创制(硕士论文). 杨凌: 西北农林科技大学]
- Li XW (2001). How the seedless fruit is formed in the natural world? *Bull Biol*, (1): 7 (in Chinese) [李兴文(2001). 自然界中的无籽果实是怎样形成的? 生物学通报, (1): 7]
- Liu GC, Ma ZG, Lv DG (2014). Research progress of flowering and fruiting in trees. *Northern Fruits J*, (5): 1–3 (in Chinese) [刘国成, 马忠国, 吕德国(2014). 果树开花结实研究进展. 北方果树, (5): 1–3]
- Liu J, Liu X, Chen J (2011). Effects of plant growth regulators on the growth and fruit quality of the Venus Seedless grape. *Nor Hortic*, (11): 25–28 (in Chinese) [刘佳, 刘晓, 陈建(2011). 植物生长调节剂对金星无核葡萄膨大及果实品质的影响. 北方园艺, (11): 25–28]
- Liu J, Wang XW, Wei QP, Lu RQ, Gao ZQ (2004). Achievements and prospects of cold resistant breeding in the world. *J Fruits Sci*, 21 (5): 461–466 (in Chinese) [刘军, 王小伟, 魏钦平, 鲁韧强, 高照全(2004). 世界葡萄抗寒育种的成就与展望. 果树学报, 21 (5): 461–466]
- Liu JL (2002). Effect of 6-BA and GA on the growth and development of Fujiminori grape fruits. *China Fruits*, (5): 22–23 (in Chinese) [刘金郎(2002). 6-BA和GA对藤稔葡萄果实生长发育的影响. 中国果树, (5): 22–23]
- Liu LS (1991). Comparative analysis of components of free amino acid in the male sterile lines and the floral maintaining organs in radish. *China Veget*, (5): 12–15 (in Chinese) [刘臻善(1991). 萝卜雄性不育系和保持系花器官游离氨基酸成分的比较分析. 中国蔬菜, (5): 12–15]
- Liu Q (2010). Studies on the mechanism in morphology, cytology and physiology characteristics of male-sterility in two individual grapes [Master’s thesis]. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [刘倩(2010). 两个葡萄雄性不育单株的花粉形态学、细胞学及其相关生理特性的研究(硕士论文). 南京: 南京农业大学]
- Liu Q, Tao JM, Zhang QL, Xie Z (2010). Biochemical analysis of male sterile newly-bred 2004-6-12 (wink. seedling) during flower development. *Acta Agric Jiangxi*, (1): 54–56, 60 (in Chinese with English abstract) [刘倩, 陶建敏, 张其林, 谢周(2010). 葡萄雄性不育新种质2004-6-12 (魏可实生) 花蕾发育的生化分析. 江西农业学报, (1): 54–56, 60]
- Liu XN, Wang YJ, Zhang JX, Jiang SP (2005). Development and abortion of ovules, endosperms and embryo of flame seedless grape. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, (10): 1947–1953 (in Chinese with English abstract) [刘小宁, 王跃进, 张剑侠, 江淑平(2005). Flame Seedless葡萄胚珠、胚乳及胚发育与败育的研究. 西北植物学报, (10): 1947–1953]
- Loomis NH, Weinberger JH (1979). Inheritance studies of seedlessness in grapes. *J Amer Soc HortSci*, 104 (2): 181–184
- Luo LJ, Xie SW (1997). The history and philosophical thinking on the embryology of angiosperms. *J South China Univ Tropic Agric*, (1): 1–4 (in Chinese) [罗丽娟, 谢石文(1997). 被子植物胚胎学的学科史及其哲学思考. 华南热带农业大学学报, (1): 1–4]
- Luo Y, Guo ZH, Li L (2013). Evolutionary conservation of microRNA regulatory programs in plant flower development. *Dev Biol*, 380: 133–144
- Lv DJ, Zhao JY, Chen J, Zhong Y, Nan P (2013). Advances in the research of plant microRNA. *J Plant Physiol*, (9): 847–854 (in Chinese with English abstract) [吕帝瑾, 赵佳媛, 陈婧, 钟扬, 南蓬(2013). 植物microRNA的研究进展. 植物生理学报, (9): 847–854]
- Ma ZS, Jia YY (1991). The formation of reason of seedless and way of producing seedless grape. *J Biol*, (2): 5–7+4 (in Chinese) [马之胜, 贾云云(1991). 果实无核的成因及生产无核果的途径. 生物学杂志, (2): 5–7+4]
- Mallory AC, Bartel DP, Bartel B (2005). MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis* AUXIN RESPONSE FACTOR17 is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes. *Plant Cell*, 17 (5): 1360–1375
- Matsumoto R, Kanato K, Ozawa T (1993). New grape cultivar ‘Honey Seedless’. *Bull Fruits Tree Res Station*, 25: 45–56
- Mei JX, Li L, Cheng JH, Wei LZ, Wu J (2013). Manifestation in Zhejiang area of seedless grape varieties introduced from America. *Hunan Agric Sci*, (9): 95–98 (in Chinese with English abstract) [梅军霞, 李琳, 程建徽, 魏灵珠, 吴江(2013). 美国无核葡萄在浙江的引种表现. 湖南农业科学, (9): 95–98]
- Mejía N, Hinrichsen P (2003). A new highly assertive SCAR marker potentially useful to assist selection for seedlessness in table grape breeding. *Acta Hortic*, 603: 559–564
- Mejía N, Soto B, Guerrero M, Casanueva X, Houel C, Miccono MA, Ramos R, Cunff RR, Boursiquot JM, Hinrichsen P, et al (2011). Molecular, genetic and transcriptional evidence for a role of *VvAGLII* in stenospermocarpic seedlessness in grapevine. *BMC Plant Biol*, (11): 57
- Meng FL (2015). Research of seedlessness technology of grape. *North Fruits*, (4): 1–3 (in Chinese) [孟凡丽(2015). 葡萄无核化技术研究. 北方果树, (4): 1–3]

- Meng L (2013). Effects of GA₃ mixed formula on seedlessness and quality of kyoho grape fruit [Master's thesis]. Nanning: Guangxi University (in Chinese) [孟磊(2013). 赤霉素混合配方对巨峰葡萄果实无核化和品质影响的研究(硕士学位论文). 南宁: 广西大学]
- Miao ML, Bai M, Xu F, Jin Y, Liu KY, Yang GS (2015). Effects of GA₃ and CPPU treatment on seedlessness and berry quality of 'Zuijinxiang' grape. *Hunan Fore Sci Technol*, (3): 12–15, 31 (in Chinese with English abstract) [廖淼玲, 白描, 徐丰, 金燕, 刘昆玉, 杨国顺(2015). GA₃和CPPU对'醉金香'葡萄果实无核化及品质的影响. *湖南林业科技*, (3): 12–15, 31]
- Mu WS, Li CC, Gao Y, Feng JY (2016). Study on the spatial distribution characteristics of grape production in China. *Chin J Agric Resour Reg Planning*, (2): 168–176 (in Chinese) [穆维松, 李程程, 高阳, 冯建英(2016). 我国葡萄生产空间布局特征研究. *中国农业资源与区划*, (2): 168–176]
- Nakagawa Masahito (1982). *The Original Theory of Fruit Horticulture*. Beijing: Agricultural Press [中川昌一(1982). *果树园艺原论*. 北京: 农业出版社]
- Pan XJ, Li SY, Zhang WE, Liu CH (2011). Observing microstructure of embryo development and abortion of Ruby seedless grape. *Seeds*, (11): 66–67 (in Chinese with English abstract) [潘学军, 李顺雨, 张文娥, 刘崇怀(2011). 红宝石无核葡萄胚发育及败育的观察. *种子*, (11): 66–67]
- Pascual L, Blanca JM, Cañizares J, Nuez F (2009). Transcriptomic analysis of tomato carpel development reveals alterations in ethylene and gibberellin synthesis during pat3/pat4 parthenocarpic fruit set. *BMC Plant Biol*, 9: 1–18
- Patrice T, Lahogue-Esnault F, Blondon AFA, Boursiquot JM, Bouquet A (2001). Usefulness of two SCAR markers for marker-assisted selection of seedless grapevine cultivars. *Vitis*, 40 (3): 147–155
- Qiu SD (1984). Parthenocarpy and hormone. *Plant Physiol Comm*, (2): 1–5 (in Chinese) [邱似德(1984). 单性结实与激素. *植物生理学通讯*, (2): 1–5]
- Qiu YP, Xiang X, Wang BQ, Zhan ZW, Yuan PY (1998). Endogenous hormone balance in three types of litchi fruit and their fruit set mechanism. *J Fruits Sci*, 15 (1): 39–43 (in Chinese with English abstract) [邱燕萍, 向旭, 王碧青, 张展薇, 袁沛元(1998). 荔枝三种结实类型内源激素的平衡与坐果机理. *果树科学*, 15 (1): 39–43]
- Ramming D (2005). Scarlet royal, autumn king, sweet scarlet and promising table grape selections. <https://www.ars.usda.gov/research/publications/publication/?seqNo115=177312>
- Ramming DW (1990). The use of embryo culture in fruit breeding. *Hort Sci*, 25 (4): 393–398
- Reynolds AG, Bouthillier MJ, Wardle DA, Denby LG (1997). 'Sooke Seedless' table grape. *Hort Sci*, 32 (4): 745–746
- Roytchev V (1998). Inheritance of grape seedlessness in seeded and seedless hybrid combinations of grape cultivars with complex genealogy. *Amer J Enol Vitic*, 49 (3): 302–305
- Ryan FJ, Ramming DW (2005). Application of a molecular marker for berry seed size to two populations of grapevines (*Vitis* species) developed in a breeding program. *Hort Sci*, (4): 1069
- Saito M, Taira H, Tsumura Y (2005). Study of sugi (*Cryptomeria japonica*, D. Don) with male-sterility gene using CAPS markers. *J Forest Res*, 10 (1): 61–66
- Schmidt R, Stransky H, Koch W (2007). The amino acid permease AAP8 is important for early seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 226 (4): 805–813
- Shi GD (2010). The effects of plant growth regulator on seedless, coloring and quality of grapes [Master's thesis]. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [史国栋(2010). 植物生长调节剂对葡萄无核化、着色及品质的影响(硕士学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Shi Y (2008). Development of novel seedless grapevine and polyploidy grapevine germplasm by embryo rescue technique [Master's thesis]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University (in Chinese) [石艳(2008). 胚挽救技术创制无核及多倍体葡萄新种质(硕士学位论文). 杨凌: 西北农林科技大学]
- Shima M, Tamura S, Inabe Y, Nobatake S, Takayama N (2006). New grape [*Vitis vinifera*] cultivar 'Ruby Roman'. *Bull Ishikawa Agric Res Center*, (27): 33–36
- Shiozaki S, Ogata T, Horiuchi S (2000). Endogenous polyamines in the pericarp and seed of the grape berry during development and ripening. *Sci Hort*, 83: 33–41
- Siefers N, Dang KK, Kumimoto RW, Bynum WE, Tayrose G, Holt BF (2009). Tissue-specific expression patterns of *Arabidopsis* NF-Y transcription factors suggest potential for extensive combinatorial complexity. *Plant Physiol*, 149 (2): 625–64
- Song GT, Zhang HB, Xu XH (2014). Seedlessness cultivation techniques of 'Zuijinxiang'. *Nong Jia Zhi Fu*, (9): 32–33 (in Chinese) [宋国涛, 张宏斌, 徐孝海(2014). 醉金香葡萄无核化栽培技术. *农家致富*, (9): 32–33]
- Stout AB (1937). Breeding for hardy seedless grapes. *Proc Amer Soc Hort Sci*, 34: 416–420
- Striem MJ, Ben-Hayyim G, Spiegel-Roy P (1994). Developing molecular genetic markers for grape breeding, using polymerase chain reaction procedures. *Vitis*, 33 (1): 53–54
- Striem MJ, Ben-Hayyim G, Spiegel-Roy P, Striem MJ, Ben-Hayyim G (1996). Identifying molecular genetic markers associated with seedlessness in grape. *Am Soc Hort Sci*, 121 (5): 758–763
- Striem MJ, Roy PS (1992). The degrees of development of the seed-coat and the endosperm as separate subtraits of stenospermocarpic seedlessness in grapes. *Vitis*, 31: 149–155
- Su XD, Li M, Guo SJ (2010). Effects of combined applications of hormones on berry development and quality of grapevine cv. Centennial Seedless. *Sino-Overseas G & W*, (5): 39–41, 44 (in Chinese with English abstract) [苏学德, 李铭, 郭绍杰(2010). 激素配施对无核白鸡心葡萄果实发育和品质的影响. *中外葡萄与葡萄酒*, (5): 39–41, 44]
- Sun GC, Wang DM (2002). High quality production technology of Japanese grape. *News Citrus & Subtropic Fruits Trees*, (2): 11–12 (in Chinese) [孙桂春, 王冬梅(2002). 日本葡萄高品质生产技术. *柑桔与亚热带果树信息*, (2): 11–12]
- Sun HQ, Pang ZR, Jiang CG, Wan HM, Yue GX, Liu YY, Lin YY (2009). Introduction and cultivation techniques of grape variety 'Otilia Seedless'. *Chin Hort Abstracts*, (7): 56, 41 (in Chinese) [孙洪强, 庞占荣, 蒋春光, 万会民, 岳光旭, 刘月英, 林玉友

- (2009). 葡萄品种‘奥迪亚无核’引种表现及栽培技术. 中国园艺文摘, (7): 56, 41]
- Sun HY, Li XP (2001). Newly registered grape varieties in the United States. *Dec Fruits*, (5): 57–58 (in Chinese) [孙红英, 李晓萍 (2001). 美国新注册的葡萄品种. 落叶果树, (5): 57–58]
- Sun ML, Qiao X, Cui HQ, Ren XR (2012). Effect of plant growth regulators on the heart-shaped Thompson seedless grape quality. *Nor Horticult*, 22: 10–12 (in Chinese) [孙美乐, 乔旭, 崔慧琴, 任向荣 (2012). 植物生长调节剂对无核白鸡心葡萄品质的影响. 北方园艺, 22: 10–12]
- Sun QB, Yu FF, Sun J (2004). Research progress of seedless grape. *J Anhui Agric Sci*, 32 (2): 360–362 (in Chinese) [孙其宝, 俞飞, 孙俊 (2004). 葡萄无核化研究进展. 安徽农业科学, 32 (2): 360–362]
- Sun S, Li Y, Gao HJ (2002). The preliminary application report of sangaosu in ‘Jingya’ variety. *North Fruits*, (1): 14 (in Chinese) [孙山, 李岩, 高华君 (2002). 葡萄三高素在京亚品种上的应用初报. 北方果树, (1): 14]
- Tang XP, Chen J, Ma XH, Dong ZG, Zhao QF, Li XM, Tan W, Wang M (2014). A new seedless table grape cultivar ‘jingbaohong’. *J Fruits Sci*, (1): 159–160, 2 (in Chinese with English abstract) [唐晓萍, 陈俊, 马小河, 董志刚, 赵旗峰, 李晓梅, 谭伟, 王敏 (2014). 鲜食无核葡萄新品种——‘晶红宝’的选育. 果树学报, (1): 159–160, 2]
- Tao JM (2007). Study on the technology in breeding of seedless grape and innovation of germplasm [PhD thesis]. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [陶建敏 (2007). 葡萄无核育种技术研究及种质创新 (博士论文). 南京农业大学]
- Uauy C, Distelfeld A, Fahima T, Blechl A, Dubcovsky J (2006). A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science*, 314 (5803): 1298–1301
- Uri H, Margarita V, Etti O, Flaishman M, Sahar N, Perl A (2007). Silencing of chaperonin 21, that was differentially expressed in inflorescence of seedless and seeded grapes, promoted seed abortion in tobacco and tomato fruits. *Transgenic Res*, (16): 515–525
- Vriezen WH, Feron R, Maretto F, Keijman J, Mariani C (2008). Changes in tomato ovary transcriptome demonstrate complex hormonal regulation of fruit set. *New Phytol*, 177: 60–76
- Wang DS (1996). High quality grape variety ‘Blush Seedless’. *Beijing Agric*, (8): 24–25 (in Chinese) [王德生 (1996). 高产优质葡萄新品种‘红脸无核’. 北京农业, (8): 24–25]
- Wang FM (2003). Production status and development trend of fresh grape in China. *Northwest Horticult*, (8): 7–8 (in Chinese with English abstract) [王发明 (2003). 我国鲜食葡萄生产现状与发展趋势. 西北园艺, (8): 7–8]
- Wang H, Schauer N, Usadel B, Frasse P, Zouine M, Hernald M, Latché A, Pech JC, Fernie AR, Bouzayen M (2009). Regulatory features underlying pollination-dependent and -independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling. *Plant Cell*, 21: 1428–1452
- Wang JS, Pan XJ (2004). Developing seedless grapes by embryo rescue. *Sino-Overseas G & W*, (2): 22–25 (in Chinese with English abstract) [王劲松, 潘学军 (2004). 胚挽救技术在葡萄无核育种上的应用. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 22–25]
- Wang JW, Juenei ZZ, Lin BN, Shen DX (1992). Study on morphology of seedless fruit formation of ‘Centennial Seedless’. *Acta Horticult Sin*, (1): 1–6, 99–100 (in Chinese) [王近卫, 堀内昭作, 林伯年, 沈德绪 (1992). 无核白葡萄的无核果形成的组织形态学研究. 园艺学报, (1): 1–6, 99–100]
- Wang L (2011). Morphological observation of embryo and seed abortion and embryo rescue conditions explored in the grape variety ‘jintianhuangjiawuhe’ [Master’s thesis]. Qinhuangdao: Hebei Normal University of Science & Technology (in Chinese with English abstract) [王亮 (2011). 金田皇家无核葡萄胚、种子败育形态观察和胚挽救条件研究 (硕士论文). 秦皇岛: 河北科技师范学院]
- Wang QY, Wang YC (1998). Physiological and biochemical characteristics of male sterile plants and fertile plants of Chinese cabbage. *Liaoning Agric Sci*, (1): 49, 51 (in Chinese) [王秋艳, 王永昌 (1998). 大白菜雄性不育株与可育株花蕾生理生化特性分析. 辽宁农业科学, (1): 49, 51]
- Wang SY, Zhang CH, Wang YJ (2011). Molecular cloning and characterization of a novel gene encoding an EF-hand calcium-binding protein related to fruit seedlessness of grapevine. *Sci Horticult*, 130 (4): 708–714
- Wang TL (2015). Seedless production technology of grape. *Hebei Fruits*, (4): 49 (in Chinese) [王田利 (2015). 葡萄无核化生产技术. 河北果树, (4): 49]
- Wang XC, Wang C, Fang JG, Shanguan LF, Liu H, Han J (2012). Research advances of plant hormone on the control of fruit. *J Plant Physiol*, (7): 629–636 (in Chinese with English abstract) [王西成, 王晨, 房经贵, 上官凌飞, 刘洪, 韩键 (2012). 植物激素对果树单性结实调控的研究进展. 植物生理学报, (7): 629–636]
- Wang XP, Han T, Chen YP, Xue XJ (2002). Effects of GA₃ on grape seedless fruit and its size. *Sino-Overseas G & W*, (3): 17–19 (in Chinese with English abstract) [王西平, 韩腾, 陈养平, 薛小娟 (2002). 赤霉素对葡萄无籽果形成和果实大小的影响. 中外葡萄与葡萄酒, (3): 17–19]
- Wang YJ (1996). Identification of genetic marker linked to seedless genes in grapes using RAPD. *Acta Univ Agr Turae Boreali-Occident*, 24 (5): 1–10
- Wang YJ, Jiang SP, Liu XN, Zhang JX (2007). Mechanism of embryo abortion in stenopermocarpic seedless grape. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, (10): 1987–1993 (in Chinese with English abstract) [王跃进, 江淑平, 刘小宁, 张剑侠 (2007). 假单性结实无核葡萄胚败育机理研究. 西北植物学报, (10): 1987–1993]
- Wang YJ, Lamikanra O (1997). Analysis of sequencing the RAPD marker linked to seedless genes in grapes. *Acta Uni Agric Boreali-Occident*, 25 (4): 1–5
- Wang YJ, Lamikanra O (2002). Application and synthesis on the DNA probe for detecting seedless genes in grapevine. *J NW A&F Univ (Nat Sci Ed)*, 30 (3): 42–46
- Wang YJ, Zhang JX, Li GR, Luo QW, Tang DM (2001). Obtain new seedless seedlings with disease resistance by embryo rescue. *J Gansu Agric Univ*, 36 (S): 105–110
- Wang YQ, Cao JS, Yu HF, Ye WZ, Yu XL, Xiang XL, Xiang X, Lu G (2003). Analysis of physiological and biochemical characteristics of male sterile lines in Chinese cabbage. *Acta Horticult Sin*, (2):

- 212-214 (in Chinese) [王永勤, 曹家树, 虞慧芳, 叶纨芝, 余小林, 向珣, 卢钢(2003). 白菜核雄性不育两用系生理生化特性的分析. 园艺学报, (2): 212-214]
- Wang YS, Fan KY, Chen XH, Guan EH, Li CY, Li DC, Wang J (2015). Effect of Gibberellin on grape seedless fruit development. *Jilin Agric*, (1): 69 (in Chinese) [王延书, 范开业, 陈修会, 管恩桦, 李朝阳, 李德成, 王靖(2015). 赤霉素对葡萄果实无核化发育的影响. 吉林农业, (1): 69]
- Wang Z (2005). Studies on technology and mechanism of seedlessness in Red glob [Master's thesis]. Urumchi: Xinjiang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王忠(2005). 全球红葡萄无核化技术及机理的研究(硕士论文). 乌鲁木齐: 新疆农业大学]
- Wang ZW, Zhao MZ, Wu WM, Qian YM, Yuan J (2007). Study on techniques of ovule culture for seedless grape. *Acta Agricul Ji-angxi*, 19 (2): 27-29 (in Chinese with English abstract) [王壮伟, 赵密珍, 吴伟民, 钱亚明, 袁骥(2007). 无核葡萄胚珠培养技术研究. 江西农业学报, 19 (2): 27-29]
- Xiao XX, Li M, Qiu DL (2009). Research progress of seedless mechanism of fruits. *Nonwood Fore Res*, 27 (2): 104-110 (in Chinese with English abstract) [肖祥希, 李明, 邱栋梁(2009). 果实无核机理研究进展. 经济林研究, 27 (2): 104-110]
- Xu HY, Zhang GJ, Yan AL (2005). Breeding of seedless grape varieties reffly Seedless. *Chin Fruits*, (2): 3-5, 62 (in Chinese) [徐海英, 张国军, 闫爱玲(2005). 葡萄无核新品种瑞锋无核的选育. 中国果树, (2): 3-5, 62]
- Xu SY, Zhao XW, Zhou K (2005). Introduction observation and cultivation techniques of the seedless grape 'zhengguoda'. *Yantai Fruits*, (3): 33 (in Chinese) [徐世彦, 赵小维, 周坤(2005). 郑果大无核葡萄引种观察及栽培技术要点. 烟台果树, (3): 33]
- Yamashita H, Shigehara I, Hanirda T (1998). Production of triploid grape by in ovule embryo culture. *Vitis*, 7 (3): 113-117
- Yang GH, Gao QY, Zhang YW (2001). Seedlessness techniques of grape. *J Northeast Agric Univ*, (1): 11-15 (in Chinese) [杨国慧, 高庆玉, 张延文(2001). 葡萄的无核化处理. 东北农业大学学报, (1): 11-15]
- Yang HC, Liu YR, Lin SC, Zhong AQ (2005). Fujian agricultural science and technology. *Fujian Agricul Sci Technol*, (4): 4-7 (in Chinese) [杨珩昌, 刘玉容, 林松苍, 钟爱清(2005). 早熟、无核葡萄夏黑引种及栽培要点初报. 闽东农业科技, (4): 4-7]
- Yang KQ, Wang YJ, Zhang JJ, Wang XP, Wan YZ, Zhang JX (2005a). Study on location and mapping of seedless genes in grape. *J Genet Genomics*, (3): 297-302 (in Chinese with English abstract) [杨克强, 王跃进, 张今今, 王西平, 万怡震, 张剑侠(2005a). 葡萄无核基因定位与作图的研究. 遗传学报, (3): 297-302]
- Yang KQ, Wang YJ, Zhang JJ, Wang XP, Wan YZ, Zhang JX (2005b). Analysis of the DNA sequences of molecular markers linked to grape seedlessness gene by restriction enzyme cleavage and southern blot. *J Agric Biotechnol*, (3): 294-298 (in Chinese with English abstract) [杨克强, 王跃进, 张今今, 王西平, 万怡震, 张剑侠(2005b). 用限制性酶切和Southern杂交对葡萄无核基因分子标记的分析. 农业生物技术学报, (3): 294-298]
- Yang YJ, Wang YJ, Zhou P, Wang XP, Zhang JX (2002). SCAR marker linked to seedless genes in grapes and southern blot analysis. *J NW A & F Univ (Nat Sci Ed)*, (6): 77-80
- Ye WZ, Cao JS (2000). Molecular mechanism in plant male sterility. *Plant Physiol Commun*, (2): 176-181 (in Chinese with English abstract) [叶纨芝, 曹家树(2000). 植物雄性不育的分子机理. 植物生理学通讯, (2): 176-181]
- Yu TZ, Zhang JL (2002). Experiment of growth regulator on fruit enlargement, seedlessness and early maturity of the 'Jing You' grape. *Shanxi Fruits*, (3): 18-19 (in Chinese) [于同周, 张军利(2002). 生长调节剂对京优葡萄果实增大、无核、早熟试验. 山西果树, (3): 18-19]
- Yu WG, Xu HL, Yang RC, Lu CG (1993). Effects factors of tomato parthenocarp and fruit development. *Acta Horti Sin*, 20 (4): 369-373 (in Chinese) [余文贵, 徐鹤林, 杨荣昌, 陆春贵(1993). 影响番茄兼性单性结实及果实发育的因素. 园艺学报, 20 (4): 369-373]
- Zhang HP, Suo W, Fan XM, Liu Q (2007). The effect of gibberellic acid and streptomycin treatment on seedless of Riza Matt grape. *Sino-Overseas G & W*, (3): 32-33, 36 (in Chinese) [张虎平, 索伟, 樊新民, 刘琦(2007). 赤霉素和链霉素处理对里扎马特葡萄无核化的效果. 中外葡萄与葡萄酒, (3): 32-33, 36]
- Zhang L, Meng XF, Zhang LS, Zhang HM, Wang SZ (1991). A study on ovule development of seedless grapes and its early culture in vitro II. The characteristics of embryo development of seedless grapes. *Acta Agricul Unversitatis Pekinensis*, 17 (4): 55-58 (in Chinese)
- Zhang LS (1993). Seeding technology of seedless grape. *Sino-Overseas G & W*, 6 (3): 8-10 (in Chinese) [张潞生(1993). 无核葡萄有籽技术(综述). 葡萄栽培与酿酒, 6 (3): 8-10]
- Zhang M (2012). The influence of plant growth regulator in seedless and large berries cultural techniques of European-American hybrid grapes [Master's thesis]. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [张敏(2012). 植物生长调节剂在欧美杂交种葡萄无核大粒化栽培中的应用(硕士论文). 杭州: 浙江大学]
- Zhang W (1999). Effects of GA treatment in different time on seedlessness and fruit quality of grape. *Sino-Overseas G & W*, (2): 40-42 (in Chinese) [张巍(1999). 不同时期GA处理对葡萄无核化及果实品质的影响. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 40-42]
- Zhang Y, Bai XJ, Cao XJ, Lin L, Li HY, Ju JL, Wen RD (2013). Effects of four plant growth regulators on inducing seedless fruit and quality of Muscat Hamburg grape. *Guangxi Agric Sci*, (5): 819-822 (in Chinese with English abstract) [张瑛, 白先进, 曹雄军, 林玲, 李洪艳, 车江旅, 文仁德(2013). 四种植物生长调节剂对玫瑰香葡萄无核化及果实品质的影响. 南方农业学报, (5): 819-822]
- Zhang YT, Yang HD, Chenzhu XZ (1996). Progress of research on the felt layer. *Chin Bull Bot*, (4): 7-14 (in Chinese) [张英涛, 杨海东, 陈朱希昭(1996). 绒毡层研究进展. 植物学通报, (4): 7-14]
- Zhao BL (2010). Studies of effect of plant growth regulators on berry of seedless grape in Xinjiang [Master's thesis]. Shihezi: Shihezi University (in Chinese with English abstract) [赵宝龙(2010). 植物生长调节剂在新疆无核葡萄上应用效果的研究(硕士论文). 新疆石河子: 石河子大学]
- Zhao CQ, Liu ZX, Zhao DQ (1995). Culture technology of the new

- grape variety Venus Seedless. *Modern Agric*, (3): 25 (in Chinese) [赵常青, 刘中兴, 赵德清(1995). 葡萄新品种金星无核栽培技术. *新农业*, (3): 25]
- Zhao CQ, Xia SW, Cai ZB (2009). Some new varieties of grape cultivated in Japan in recent years. *Sino-Overseas G & W*, (3): 42–43 (in Chinese) [赵常青, 夏松巍, 蔡之博(2009). 日本近年培育的部分葡萄新品种. *中外葡萄与葡萄酒*, (3): 42–43]
- Zhao MZ, Su JL, Qian YM, Wang ZW, Diao MN (2005). Technology of ovule culture for Ruby seedless grape cultivar. *J Fruit Sci*, 22 (2): 166–168 (in Chinese with English abstract) [赵密珍, 苏家乐, 钱亚明, 王壮伟, 刁曼妮(2005). 红宝石无核葡萄胚珠培养成苗技术研究. *果树学报*, 22 (2): 166–168]
- Zhao SJ, Guo ZJ (2004). Advances in research of breeding seedless triploid grapes. *J Fruit Sci*, 21(4): 360–364 (in Chinese with English abstract) [赵胜建, 郭紫娟(2004). 三倍体无核葡萄育种研究进展. *果树学报*, 21 (4): 360–364]
- Zhao SJ, Guo ZJ, Zhao SY, Zhang XZ, Zhou LC (2003). New triploid grape variety 'Hongbiao seedless'. *Acta Horticult Sin*, 30 (6): 758 (in Chinese with English abstract) [赵胜建, 郭紫娟, 赵淑云, 张新忠, 周利存(2003). 三倍体葡萄新品种'红标无核'. *园艺学报*, 30 (6): 758]
- Zhao SJ, Guo ZJ, Zhao SY, Zhang XZ, Zhou LC (2005). The breeding of new triploid grape cultivar 'Hongbiao seedless' with large berries and high quality. *Chin Agric Bull*, (1): 230–232 (in Chinese with English abstract) [赵胜建, 郭紫娟, 赵淑云, 张新忠, 周利存(2005). 大粒优质三倍体葡萄新品种"红标无核"的选育. *中国农学通报*, (1): 230–232]
- Zhao SJ, Guo ZJ, Zhao SY, Zhou LC (2000). A new triploid grape variety—'wuhezaohong'. *Acta Horticult Sin*, (2): 155–157 (in Chinese with English abstract) [赵胜健, 郭紫娟, 赵淑云, 周利存(2000). 三倍体葡萄新品种——无核早红. *园艺学报*, (2): 155–157]
- Zhao YT, Wang M, Fu SX, Yang WC, Qi CK, Wang XJ (2012). Small RNA profiling in two Brassica napus cultivars identifies microRNAs with oil production and development correlated expression and new small RNA classes. *Plant Physiol*, 158 (2): 813–823
- Zheng H (2013). Studies the mechanism of male sterile in new grapevine selection 'Zhongshanhong' [Master's thesis]. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [郑焕(2013). '钟山红'葡萄雄性不育形成机理研究(硕士论文). 南京: 南京农业大学]
- Zheng ZL, Chen J (1993). The mechanism of plant growth regulator induced seedless fruit and its application in fruit trees. *Subtropical Plant Commun*, 22 (2): 60–65 (in Chinese with English abstract) [郑志亮, 陈静(1993). 植物生长调节物质诱导无核果的机理及其在果树上的应用. *亚热带植物通讯*, 22 (2): 60–65]
- Zhou JY, Guo FX (1990). Cytokinin activity of phenyl urea derivatives. *Plant Physiol Commun*, (4): 7–13 (in Chinese with English abstract) [周俊彦, 郭扶兴(1990). 苯基脲衍生物的细胞分裂素. *植物生理学通讯*, (4): 7–13]
- Zhu HH, Zhu LL, Ding YF (2012). Cultivation techniques of summer black grape. *Modern Rural Sci & Tech*, 24: 33 (in Chinese) [朱慧慧, 朱玲玲, 丁钰峰(2012). 夏黑葡萄栽培技术. *现代农村科技*, 24: 33]
- Zhu HY, Liang DS, Mo SX, Liu YM (2007). Studies of the cytological mechanism of plant seedless fruit. *Hebei J Fore Orchard Res*, (3): 259–261 (in Chinese with English abstract) [祝海燕, 郎德山, 默书霞, 刘艳梅(2007). 植物无籽果实发生机理研究综述. *河北林果研究*, (3): 259–261]
- Zhu L (2001). Why are there seedless grapes. *Sino-Overseas G & W*, (3): 31 (in Chinese) [朱林(2001). 为什么会产生无核葡萄. *中外葡萄与葡萄酒*, (3): 31]
- Zhu YQ, Yang HL (2004). Test of enlarging and seedlessness of 'jingya' and 'jingchao' grape fruit. *J Henan Agric Univ*, 12: 62–63 (in Chinese) [朱运钦, 杨红丽(2004). 京亚和京超葡萄大粒无核化试验. *河南农业科学*, 12: 62–63]

Research progress of seedless grape

CUI Meng-Jie, WANG Chen*, ZHANG Wen-Ying, TANG Wei, ZHU Xu-Dong, LI Xiao-Peng, FANG Jing-Gui
College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Seedless grape is very popular to consumers and plays major roles in fresh grape market for its convenience to eat and further process, and thus attracting much attention. Based on researches in recent years, the distribution, main seedless classes, physiological, molecular mechanism and breeding of seedless grape are reviewed in this paper. Furthermore, the research prospects of seedless grapes are proposed. All these information provides the theoretical reference of the intensive study of seedless grape cultivation, breeding and molecular mechanism.

Key words: grape; seedless mechanism; breeding of seedless grape

Received 2016-08-25 Accepted 2017-01-18

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31301759), the Open Project of Fruit Crop Biotechnology Key Library of Agricultural Ministry (Grant No. NBY-201508-1) and the Major Projects of Independent Innovation (Grant No. KYTZ201602).

*Corresponding author (E-mail: wangchen@njau.edu.cn).