

被子植物的性别决定机制分析

吴起顺

(吉林省农业环境保护与农村能源管理总站,吉林 长春 130033)

**摘要:**为探讨被子植物性别决定规律,用甜瓜的性别决定机制,对白麦瓶草、酸模、葡萄、蓖麻、西瓜、菠菜、喷瓜、番木瓜和山珠南星等植物的性别决定研究结果进行分析。结果表明:被子植物的性别主要由花器官基因座上的性别决定基因互作控制,具有性染色体的植物只是花器官基因座所在的染色体发生了变异,其性别最终还是由性别决定基因控制。白麦瓶草、葡萄等只有1个花器官基因座的植物,其花型的决定方式,即为该植物的性别决定方式;西瓜、菠菜、酸模、喷瓜、番木瓜等具有2个花器官基因座的植物,其性别由2个花器官基因座上的性别决定基因互作控制;山珠南星和蓖麻等具有3个或多个花器官基因座的植物,其性别由3个或多个花器官基因座上的性别决定基因互作控制。

**关键词:**被子植物;性别决定;花器官基因座;雌性基因;雄性基因

**中图分类号:**Q344+.2 **文献标识码:**B **文章编号:**1002-2767(2015)12-0081-08 **DOI:**10.11942/j.issn1002-2767.2015.12.0084

高等植物的性别决定机制主要有3种:性染色体(主要有XY型、ZW型和XO型)、基因平衡(X染色体个数与常染色体倍数比率)和性别决定基因。根据控制性别的基因座和等位基因的多少,可分为单基因座、二基因座、复等位基因和多基因座4种<sup>[1-2]</sup>。从性别决定理论来说,哺乳动物的性别决定和分化的理论体系模型已基本建立,即以SRY/sry基因决定的多个基因参与的多层次调控模式,但植物的性别决定仍未有可以广泛

接受的理论体系<sup>[3]</sup>。近期研究结果表明,甜瓜(*Cucumis melo*)的性别由2个花器官基因座上的性别决定基因互作控制,对其它植物的性别决定研究具有指导作用,为此研究利用甜瓜的性别决定机制,对白麦瓶草(*Silenelatifolia*)、酸模(*Rum exacetosa*)、葡萄(*Vitis*)、蓖麻(*Rincinuscommunis*)、西瓜(*Citrulluslanatus*)、菠菜(*Spinaciaoleracea*)、喷瓜[*Ecballium elaterium* (Linn.) A. Rich)]、番木瓜(*Caricapapaya*)、山珠南星(*Arisaemayunnanense*)、一把伞南星(*Arisaemaerubescens*)的性别决定机制和加拿大一枝黄花(*Solidagocanadensis*)等具有复杂花序的雌花两性花同株性系统进行了分析,探讨了被子植物性别决定的规律。

**收稿日期:**2015-05-15  
**作者简介:**吴起顺(1963-),男,吉林省长春市人,学士,农艺师,从事甜瓜育种及农业资源环境研究。*E-mail:*jlcwqs10@163.com。

Physiological Response of Tomato Seedling to Mixed Salts with Alkaline

YAN Yan-hua, DU Jing-qi, GAO Xiao-li

(Department of Biology, Lyuliang University, Lyuliang, Shanxi 033000)

**Abstract:** In order to study physiological and biochemical changes of plant under salts alkaline stress, taking tomato seedlings as experimental material, simulated natural alkali-saline condition under different pH, which were composed of NaCl, NaHCO<sub>3</sub>, Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> in various proportion. Several physiological indices were measured, for example, the content of malonaldehyde(MDA), the activity of peroxidase(POD) and superoxide dismutase(SOD). The result illustrated that with the increase of pH, the tomato seedling suffered seriously, MDA content increased, the activity of POD increased first then decreased and the activity of SOD also showed the same trend.

**Keywords:** tomato seedlings; salt-alkaline stress; MDA; POD; SOD

## 1 甜瓜的性别决定(待发表)

### 1.1 甜瓜的性别决定

2008 年, Boualem 等证明, 甜瓜的 A 基因(*CmACS-7*)编码植物乙烯生物合成途径的关键酶 ACC 合酶(1- 氨基环丙烷-1- 羧酸合成酶, ACS)。CmACS-7 基因在心皮原基中表达, 产生乙烯抑制雌花中雄蕊的发育; 当 CmACS-7 发生突变, 所编码的酶失去活性时, 解除对雄蕊的抑制产生两性花。2009 年, Martin 等证明, 甜瓜 G 基因(*CmWIP1*)为乙烯锌指转录因子。在雌雄异花同株和雄花两性花株中, *CmWIP1* 基因在雄花心皮原基中表达, 阻止花原基中雌性器官的发育; 在雌性系和两性花株中, 由于 *CmWIP1* 基因的启动子区插入转座子 *Gyno-hAT*, 使 *CmWIP1* 基因启动子区发生甲基化, 导致 *CmWIP1* 基因表达沉默, 从而允许心皮的发育<sup>[4]</sup>。近期研究表明, 甜瓜有 2 个发育花器官的基因座(简称花器官基因座), 其性别由 *a/A* 与 *g/G* 两个花器官基因座上的 *a/A*、*g/G* 和 *m/M* 三对性别决定基因互作控制, 其中, 基因 A 为 *a/A* 花器官基因座上的雄性抑制基因, 具有抑制 *a/A* 花器官基因座发育雄蕊, 促进 *a/A* 花器官基因座发育雌蕊的作用; 基因 M 为 *g/G* 花器官基因座上的雄性抑制基因, 具有抑制 *g/G* 花器官基因座发育雄蕊, 促进 *g/G* 花器官基因座发育雌蕊的作用; 基因 G 为 *g/G* 花器官基因座上的雌性抑制基因, 具有抑制 *g/G* 花器官基因座发育雌蕊的作用。*a/A* 花器官基因座上的雄性基因受到雄性抑制基因 A 的抑制时, *a/A* 花器官基因座发育雌花; 基因 A 丧失功能时, *a/A* 花器官基因座发育两性花; *a/A* 花器官基因座上的雌性基因受到雌性抑制基因 G1 的抑制时或丧失功能, *a/A* 花器官基因座发育雄花。*g/G* 花器官基因座上的雌性基因受到雌性抑制基因 G 抑制时, *g/G* 花器官基因座发育雄花; 基因 G 丧失功能时, *g/G* 花器官基因座发育两性花; *g/G* 花器官基因座上的雌性基因受到雌性抑制基因 G 抑制, 同时雄性基因受到雄性抑制基因 M 抑制时, *g/G* 花器官基因座发育半子房两性花。在甜瓜的性别决定途径中, *a/A* 花器官基因座位于 *g/G* 花器官基因座的上游, *a/A* 花器官基因座发育雌花时, AA 将 *g/G* 花器官基因座分化的多数两性花发育成雌花; *a/A* 花器官基因座发育两性花时, aa 将 *g/G* 花器官基因座分化的雌花

发育成两性花, 两性花发育成畸形两性花, 畸形两性花发育成雄花。基因型 *A\_ggM\_* 为全雌株, *A\_ggmm* 为雌花两性花同株, *A\_Ggmm* 为三性花株, *AAG\_MM* 为雌花半子房两性花同株, *Aa-GaMM* 为雌花半子房两性花雄花同株, *A\_GgMm*、*A\_GGm\_* 为雌雄异花同株, *aagg M\_* 为两性花株, *aagg mm* 为两性花株半子房两性花同株, *aaGgMM* 两性花半子房两性花雄花同株, 其它 *aaGgm\_*、*aaGG\_* 为雄花两性花同株。乙烯通过促进雌蕊生长, 抑制雄蕊生长, 实现促雌抑雄。

### 1.2 甜瓜花型的决定

甜瓜的两性花由花器官基因座上的雌性基因与雄性基因互作控制发育, 花器官基因座上的雌性基因启动雄蕊发育途径诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长, 雄性基因启动雄蕊发育途径诱导雄蕊生长抑制雌蕊生长, 雌蕊与雄蕊协同生长发育两性花; 雄性基因受到抑制或丧失功能, 雌性基因启动雌蕊发育途径诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长发育雌花; 雌性基因受到雌性抑制基因的抑制, 雄性基因启动雄蕊发育途径诱导雄蕊生长抑制雌蕊生长发育雄花; 雌性基因受到雌性抑制基因的部分抑制, 雌性基因启动雌蕊发育途径诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长, 雄性基因启动雄蕊发育途径诱导雄蕊生长抑制雌蕊生长, 雌蕊与雄蕊发育不协调, 雌蕊滞育, 雄蕊超常发育, 最终发育成半子房两性花。

## 2 被子植物的性别决定

### 2.1 白麦瓶草的性别决定

麦瓶草属(*Silene*)植物中的绳子草(*S. gallica*)为两性花植株, 野花绳子草(*S. noctiflora*)为雌花两性花异株, 白麦瓶草为雌雄异株。白麦瓶草的性别决定方式为 XY/XY 体系或称 Y 活化体系, 二倍体雌株有 22 条常染色体和 2 条 X 染色体, 雄株有 22 条常染色体, 1 条 X 染色体和 1 条 Y 染色体。即, 同配的 XX 为雌株, 异配的 XY 为雄株, YY 致死。Y 染色体比 X 染色体大。雄性性别由 Y 染色体的活性决定, 只要有 1 条 Y 染色体就可表达雄性, 没有 Y 染色体则为雌性。唯一例外的是一个具有 4 个 X 染色体和 1 个 Y 染色体的四倍体植物, 它通常是雌雄同株的, 其性别由 X 染色体与 Y 染色体之间的平衡决定。白麦瓶草至少有 3 套与 Y 染色体连锁的基因, 即雄性促进基因(雄性活化基因), 雌性抑制基因和雄性可育基因(雄蕊晚期发育基因)。雌性抑制基因与

雄性活化基因表现完全连锁。X染色体上缺乏上述基因,但具有雌性特异基因。在雄性个体(XY)中,由于Y染色体的存在,抑制X染色体上雌性特异基因的表达,保证雄花正常发育。如果Y染色体上的雌性抑制基因缺失,植株不再发育单性雄花,而是所有XY个体均发育功能正常的两性花。如果Y染色体上的雄性可育基因缺失,XY个体发育不育的雄花<sup>[2,4-6]</sup>。白麦瓶草有时发生基因突变,雄株转变成雄花两性花同株。导致这种性别决定的转变也可以通过DNA过甲基化或组蛋白H4的过乙酰化的药物加以诱导;导致这种转变的机制被认为是由于基因组的过甲基化而引起与Y染色体连锁的雌蕊抑制因子的过甲基化所致<sup>[4]</sup>。

被子植物最初是以完全花的形式存在的,单性花是在演化过程中出现的变异类型<sup>[7]</sup>,依据上述研究结果,用甜瓜的性别决定机制由此推断:麦瓶草属植物只有1个发育花器官的基因座。在两性花株绳子草中,花器官基因座上的雌性基因(雌性特异基因)与雄性基因(包括雄性促进基因和雄性可育基因)互作控制两性花的发育,雌性基因启动雌蕊发育途径诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长,雄性基因启动雄蕊发育途径诱导雄蕊生长抑制雌蕊生长,雌蕊与雄蕊协同生长发育两性花。在野花绳子草雌株中,花器官基因座上的雄性基因丧失功能,雌性基因启动雌蕊发育途径诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长发育雌花,发育两性花的两性花器官基因座进化为发育雌花的雌性花器官基因座。为便于表述,将雌性花器官基因座所在的染色体称为X染色体,将两性花器官基因座所在的染色体称为Xy染色体。麦瓶草属只有1个发育花器官的花器官基因座,XX发育为雌花,则为雌株,XXy与XyXy发育两性花,则为两性花株,XX与XXy构成雌花两性花异花株。白麦瓶草两性花株祖先的雄性基因丧失功能,进化为发育雌花的雌性花器官基因座;白麦瓶草两性花株祖先发生染色体变异,雄性基因进化到雌性基因附近抑制雌性基因的表达,进化出发育雄花的雄性花器官基因座。将雄性花器官基因座所在的染色体称为Y染色体。Y染色体花器官基因座上的雌性基因受到雌性抑制基因的抑制,雄性基因启动雄蕊发育途径诱导雄蕊生长发育雄花,只要有Y染色体存在,植株就可发育雄蕊;Y染色体上花器官基因

座的雌性抑制基因还能抑制X染色体上雌性基因的表达。Y染色体的雌性抑制基因对X染色体雌性基因的抑制存在量的平衡,当Y染色体的雌性抑制基因不能完全抑制X染色体上雌性基因的表达时,X染色体发育雌蕊。剪秋罗属(*Lychnis*)有一个从二倍体到四倍体的多倍体系列。在这个属里发现具有X/Y比0.5、1.0和1.5的植物仅开雄性花;X/Y比为2.0和3.0的植物属雄性株,但在雄花中偶尔开有两性花;在具有4组常染色体、4条X和1条Y染色体的植物里(X/Y=4.0),开的花多是两性花,但偶尔夹有雄性花。缺少Y染色体的2~4倍体,都是雌性株。不管与常染色体的比例如何,只要有一条Y染色体就可以产生雄性<sup>[8]</sup>。剪秋罗属多倍体中两性花的出现规律表明,剪秋罗属Y染色体上的雌性抑制基因与X染色体上的雌性基因之间存在量的平衡。当Y染色体上的雌性抑制基因不能抑制X染色体上雌性基因表达时,X染色体上的花器官基因座发育雌蕊,Y染色体上的花器官基因座发育雄蕊,植株发育两性花。白麦瓶草Y染色体上的雌性抑制基因缺失时XY为两性花株,而白麦瓶草发生基因突变XY雄株转变成雄花两性花株,由此推断白麦瓶草Y染色体上进化出雌性抑制基因M,雄株转变为雄花两性花同株。

杨树(*Populus trichocarpa*)等少数植物的性别决定方式为ZW/ZZ型,雄株有2条Z染色体,雌株有1条Z染色体和1条W染色体,即WZ为雌株,ZZ为雄株<sup>[4]</sup>。用甜瓜的性别决定机制推测:杨树只有1个花器官基因座,W染色体上的花器官基因座携带雌性基因和雄性抑制基因,Z染色体上的花器官基因座携带雄性基因和雌性抑制基因或只携带雄性基因。W染色体上的雌性基因和雄性抑制基因可以抑制Z染色体上的雄性基因和雌性抑制基因的表达,所以WZ为雌株。

X染色体、Y染色体、W染色体和Z染色体的关系为:X染色体上的花器官基因座雄性基因丧失功能,Y染色体上的花器官基因座进化出雌性抑制基因,Y染色体上的雌性抑制基因不仅能抑制Y染色体上雌性基因的表达,还能抑制X染色体上雌性基因的表达。Z染色体有2种,一种是花器官基因座上的雌性基因丧失功能,另一种为Y染色体;W染色体有2种,一种是两性花器官基因座上进化出雌性抑制基因,另一种是X染

色体上进化出雌性抑制基因, W 染色体上的雌性抑制基因能够抑制 Z 染色体上雄性基因的表达。

## 2.2 酸模的性别决定

酸模为雌雄异株植物, 具有明显的性染色体。雌株有 2 个 X 染色体( $2n=14+XX$ ), 雄株有 1 个 X 染色体, 2 个 Y 染色体( $2n=15+XY_1Y_2$ )。其性别由 X 染色体个数与常染色体倍数(A)比率决定,  $X:A \geq 1.0$  为雌性植株;  $X:A \leq 0.5$  为雄性植株;  $1.0 > X:A > 0.5$  时可以观测到两性花或间性花植株(部分雌花, 部分雄花)。在  $Y_1Y_2$  染色体存在时也可发育成具有完全功能的两性花, 说明抑制雌蕊发育的基因不在  $Y_1Y_2$  染色体上。在正常的雄性植株中, 雌蕊发育的抑制可能取决于 X/A 的比例。两个 Y 染色体的存在是小孢子母细胞进行正常减数分裂及可育花粉的形成所必需。所有酸模属的雌雄异株品种都是从同一个两性花祖先进化而来的。它们的性别决定机制由 XX/XY 体系转变为 X/A 比例体系, 是该属进化时就存在的<sup>[4-5]</sup>。

依据上述研究结果, 用甜瓜的性别决定机制推断, 酸模的性别由 X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座与 G/g 花器官基因座上(位于 1 对常染色体上)的性别决定基因互作控制。在 X 染色体的花器官基因座上, 雄性基因丧失功能发育雌花。性别决定方式为 XX/XY 体系的酸模, Y 染色体发生断裂, 携带雌性抑制基因和雄性促进基因的染色体片段进化出 G/g 花器官基因座, 而携带雄性可育基因的染色体片段进化出  $Y_1$  和  $Y_2$  染色体。  $X:A \geq 1.0$  时, X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座发育雌花可以抑制 G/g 花器官基因座发育雄花;  $X:A \leq 0.5$  时, G/g 花器官基因座发育雄花可以抑制 X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座发育雌花;  $1.0 > X:A > 0.5$  时, X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座发育雌蕊但不能抑制 G/g 花器官基因座发育雄蕊, G/g 花器官基因座发育雄蕊但不能抑制 X/  $Y_1Y_2$  基因座发育雌蕊; X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座发育雌蕊, G/g 花器官基因座发育雄蕊, 发育两性花; X/  $Y_1Y_2$  花器官基因座发育雌花, G/g 花器官基因座发育雄花, 为雌雄同株; 有时发育三种花, 为三性花株。

在性别决定方式为 XX/XO 型的苦草(*Valisneria spiralis*)和花椒属(*Zanthoxylum*)等植物中, XX 为雌株, XO 型的雄株只有 X 染色体, 缺

少 Y 染色体<sup>[4]</sup>, Y 染色体进化为可以发育完整雄花的 G/g 花器官基因座, 不再保留与 X 染色体配对的任何 Y 染色体。而在性别由基因平衡决定的酸模中, Y 染色体发生断裂, 携带雌性抑制基因和雄性促进基因的染色体片段进化为不能发育完整雄花的 G/g 花器官基因座, 而携带雄性可育基因的染色体片段进化出  $Y_1$  和  $Y_2$  染色体与 X 染色体配对。

## 2.3 葡萄的性别决定

葡萄栽培品种绝大多数为两性花株, 少数为雌株; 野生种绝大多数为雌雄异株, 极少数为两性花株。葡萄的性别受 M、H 和 F 3 个等位基因控制, M 代表雄花基因, H 代表两性花基因, F 代表雌花基因, M 对 H、F 为显性, H 对 F 为显性, 基因型 MH、MF、MM 为雄株, HF 和 HH 为两性花株, FF 为雌株<sup>[9]</sup>。葡萄性别决定方式为 XY 体系, XY 为雄株, XX 为雌株<sup>[4]</sup>。

依据上述研究结果, 用甜瓜的性别决定机制推断, 葡萄花器官基因座所在的染色体有 X、Y、 $Y_h$  3 种。 $Y_h$  染色体上的花器官基因座发育两性花; X 染色体上的花器官基因座雄性基因丧失功能发育雌花; Y 染色体上的花器官基因座雌性基因受到雌性抑制基因的抑制发育雄花, Y 染色体上的雌性抑制基因还可以抑制 X 染色体和  $Y_h$  染色体上的花器官基因座发育雌蕊。葡萄只有 1 个花器官基因座, 发育雌花即为雌株, 发育雄花即为雄株, 发育两性花即为两性株。雌株与雄株, 构成雌雄异株; 雌株与杂合的两性花株, 构成雌花两性花异株; 纯合两性花株与雄株, 构成雄花两性花异株。基因型 FF(XX)为雌花(雌株); HF( $XY_h$ )、HH( $Y_hY_h$ )为两性花(两性花株); MF( $XY$ )、MH( $Y_hY$ )、MM(YY)为雄花(雄株)。野生葡萄群体中, 个别雄株花器官基因座上的雌性抑制基因丧失功能转换为两性花株。

## 2.4 蓖麻的性别决定

蓖麻为雌雄异花同株作物, 总状花序上部为红色雌花, 下部为黄色雄花。田间偶尔发现花序上只有雌花, 无雄花的植株, 称为单雌蓖麻; 也存在花序上只有雄花, 无雌花的全雄株。<sup>[10-11]</sup>。张春华等研究结果表明, 控制东北蓖麻单雌性状的基因为 4 对, 其中 3 对为隐性重叠基因, 用符号 ai 表示, Ai 对 ai 为显性; 另外一对为隐性抑制基

因,用符号  $b$  表示, $B$  对  $b$  为显性。纯合隐性基因  $bb$  对隐性重叠基因  $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3$  起抑制作用,使得  $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3$  (保持株)表现为正常两性株(雌雄同株), $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3 BB$ (纯合型)和  $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3 Bb$ (杂合型)表现为单雌株。还有一组控制性转换的修饰基因,当温度过低或极高时,该基因才发生作用,从而使单雌蓖麻出现一些极端分离的比例<sup>[12]</sup>。

依据上述研究结果,用甜瓜的性别决定机制推断,东北蓖麻至少有 5 个发育花器官的基因座,其中  $a_1/A_1$ 、 $a_2/A_2$ 、 $a_3/A_3$  3 个花器官基因座雄性基因  $A$  对雌性基因  $a$  呈显性, $AA$ 、 $Aa$  发育雄花, $aa$  发育雌花; $b/B$  花器官基因座性雌性基因  $B$  对雄性基因  $b$  呈不完全显性, $BB$  发育雌花, $bb$  发育雄花, $Bb$  在低温条件下发育雌花,高温条件下有时发育少量雄花。由于张春华等的试验中没有分离到全雄株,由此推断东北蓖麻中,至少还存在 1 个发育雌花的花器官基因座,这个花器官基因座位于  $a_1/A_1$ 、 $a_2/A_2$ 、 $a_3/A_3$  和  $b/B$  花器官基因座的下游,控制蓖麻总状花序上部发育雌花;所有花器官基因座均发育雄花时植株为全雄株。

## 2.5 西瓜的性别决定

西瓜属于葫芦科栽培作物,大部分为雌雄异花同株,个别西瓜品种为雄花两性花同株,雄花两性花同株性状由隐性基因  $a$  控制<sup>[13-14]</sup>。张秦英等研究表明,新红宝西瓜母本强雌突变株的强雌性状由 1 对隐性基因控制<sup>[15]</sup>;刘莉等进一步研究表明,该强雌性状受两对主基因的加性-显性-上位性模型控制(即 B-1 模型),主基因表现为隐性<sup>[16]</sup>。西瓜雌性系植株有些雌蕊原基在发育过程中受阻,而雄蕊原基却开始分化,最终发育成子房不发达的“畸形雌花”<sup>[17]</sup>。

2009 年,对从吉林省长春市大富农种苗科贸有限公司引进的 2 份“全雌西瓜”材料(“新红宝母本全雌”和“庆发九母本全雌”及选育的 1 份“全雌西瓜”材料(椭圆型花皮,由雌花半子房两性花雄花同株西瓜突变株中选育)进行鉴定,结果表明,3 份“全雌西瓜”材料主蔓 13~16 节以内几乎均开雌花,随后节位每隔 1~5 朵雌花开 1 朵半子房两性花(畸形两性花),植株高节位开半子房两性花。半子房两性花雄蕊超常发育,雌蕊滞育,子房明显缩小,自交发育小型畸形果,成熟果实内有少量种

子。将这种只发育雌花和半子房两性花的植株称为雌花半子房两性花同株。如果将半子房两性花划分为雄花,“新红宝母本全雌”与张秦英等报道的“新红宝母本强雌”花的排列方式几乎相同。

通过上述分析,以及对“全雌西瓜”发源地知情人员的访谈,并根据瓦维洛夫的“遗传变异的同型系”理论,即遗传上相近的种或属,有相近的遗传变异<sup>[16]</sup>,用甜瓜的性别决定机制推断,上述“全雌西瓜”“强雌西瓜”“雌性系西瓜”为同一基因型控制的同一表现型。西瓜的性别由  $A/a$  与  $G/g$  两个花器官基因座上的性别决定基因互作控制。在普通雌雄异花同株西瓜中, $A/a$  花器官基因座的雄性基因受到雄性抑制基因  $A$  的抑制发育雌花, $G/g$  花器官基因座的雌性基因受到雌性抑制基因  $G_1$  和  $G_2$  的抑制发育雄花。 $A/a$  基因座发生基因突变,雄性抑制基因  $A$  丧失功能, $A/a$  基因座发育两性花,普通雌雄异花同株进化为雄花两性花同株。普通雌雄异花同株  $G/g$  基因座发生基因突变,进化出雄性抑制基因  $M$ , $G/g$  基因座发育半子房两性花。基因型  $A\_GGm\_$  为雌雄异花同株; $aaGG\_$  为雄花两性花同株; $AAGGMM$  为雌花半子房两性花同株。

## 2.6 菠菜的性别决定

菠菜属于多态开花系统中的雌雄异株植物,性别决定方式目前尚未有定论<sup>[18]</sup>。菠菜一般只有雌花和雄花两种类型,有时出现少数两性花,两性花内又分为雌型两性花和雄型两性花<sup>[19]</sup>。菠菜一般为雌雄异株,极少雌雄同株。通常将菠菜划分为营养雄株、绝对雄株、雌株、雌性同株 4 种株型,菠菜群体中有时还有少量雄花两性花同株和三性花株。一般认为菠菜的性别决定方式为 XY 型,XX 为雌株,XY 为雄株<sup>[20]</sup>。徐跃进等研究表明,多数菠菜品种中雌雄比符合 1:1,少数菠菜品种雌雄比不符合 1:1,极少数品种只有雌株和雌雄异花同株<sup>[21]</sup>。菠菜雌株与雌雄异花同株杂交,后代为雌株和雌雄异花同株;雌雄异花同株与雄株杂交,后代为雌株、雄株和雌雄同株;雌雄异花同株自交后代多数为雌雄异花同株<sup>[22]</sup>。

大麻(*Cannabis sativa*)为古老的雌雄异株栽培作物,也存在雌雄同株和两性花,性别由 X/A 比决定<sup>[4,8,23]</sup>,用甜瓜的性别决定机制推断大麻与菠菜具有相同或相似的性别决定机制。

## 2.7 喷瓜的性别决定

喷瓜属葫芦科植物。性别决定方式为 XX/XY 体系,XY 为雄株,XX 为雌株<sup>[4]</sup>。喷瓜的性别是由一个基因座上的 3 个复等位基因  $a^D$ 、 $a^+$ 、 $a^d$  决定,其显隐性关系是  $a^D > a^+ > a^d$ 。3 个等位基因的不同组合决定植株性别: $a^D a^+$  和  $a^D a^d$  为雄株, $a^+ a^+$  和  $a^+ a^d$  为雌雄同株, $a^d a^d$  为雌株<sup>[8]</sup>。

依据上述研究结果,用甜瓜的性别决定机制推断,喷瓜有 X、Y、H 三个与性别决定相关的染色体。X 染色体上只有 1 个发育雌花的雌性花器官基因座(雄性基因丧失功能);Y 染色体上只有 1 个发育雄花的雄性花器官基因座(雌性基因受到抑制);H 染色体上有 1 个雌性花器官基因座和 1 个雄性花器官基因座。基因型  $a^d a^d$  (XX) 发育雌花; $a^D a^d$  (YX) 与  $a^D a^+$  (YH) 发育雄花; $a^+ a^+$  (HH) 和  $a^+ a^d$  (HX),1 个花器官基因座发育雌花,另 1 个花器官基因座发育雄花,为雌雄同株。

依据上述研究结果,用甜瓜的性别决定机制推断,菠菜的性别由 X/Y 一个花器官基因座,或 X/Y 与 G/g 两个花器官基因座上的性别决定基因互作控制。菠菜 X 染色体基因型为  $g_1 A$ ,Y 染色体基因型为  $G_1 A$ 。XX,X/Y 花器官基因座发育雌花,XY 和 YY,X/Y 花器官基因座发育发育雄花。 $G/g$  花器官基因座,基因型  $ggM$  发育雌花, $ggmm$  发育两性花,GGMM 发育畸形两性花,GgMm、G<sub>2</sub>mm 发育雄花。只有 X/Y 花器官基因座,无  $G/g_2$  个花器官基因座的菠菜品种,XY 和 YY 为雄株。 $G/g$  花器官基因座存在的菠菜品种,基因型 XXGgMm、XXGgM<sub>2</sub> 为雌雄异花同株,XXggmm 为雌花两性花同株,XXggM<sub>2</sub> 为全雌株,XXGgmm 为三性花株,XYGgMm<sub>2</sub>、XYGgM<sub>2</sub> 为雄株,XYggmm 为雄花畸形两性花同株或雄花两性花同株,XYggM<sub>2</sub> 为雄花两性花同株或雌雄异花同株。

## 2.8 番木瓜的性别决定

番木瓜的花可分为雌花、两性花和雄花 3 种基本类型,雌花、长圆形两性花、雌型两性花、雄型两性花、短柄雄花和长柄雄花 6 种花型;番木瓜的性别可分为雌株、雄株和两性花株 3 种基本类型,雌型两性花株、长圆形两性花株、雄型两性花株、短柄雄株和长柄雄株 6 种株型<sup>[24]</sup>。番木瓜的两性花株在温度逐渐升高的条件下,花的开花顺序

是:由雌型两性花转变为开长圆型两性花,再转变为开雄型两性花和短柄雄花;相反,在高温逐渐降低时,花性是由雄型两性花及短柄雄花转变为开长圆形两性花,再转变为开雌型两性花<sup>[25]</sup>。此外,番木瓜有的雌株上同时有雄花和两性花,而有的雄株上同时又有雌花和两性花<sup>[26]</sup>。对于番木瓜的性别遗传控制机制,得到公认的假说主要有 2 种:一种假说认为 3 个等位基因  $M_1$ 、 $M_2$  及  $m$  分别控制雄性、两性及雌性性状,其中  $M_1$ 、 $M_2$  为显性, $m$  为隐性。雄株、两性株及雌株的基因型分别  $M_1 m$ 、 $M_2 m$ 、 $mm$ ,而基因型  $M_1 M_1$ 、 $M_1 M_2$  及  $M_2 M_2$  均表现为败育。另外一种假说认为番木瓜有 2 个稍有不同的 Y 染色体。XY 为雄株,XX 为雌株,XY<sub>h</sub> 为两性花株,YY、Y<sub>h</sub> Y<sub>h</sub>、YY<sub>h</sub> 致死<sup>[26-27]</sup>。但番木瓜长圆形两性花株与雌型两性花株和雄型两性花之间、短柄雄株与长柄雄株之间的遗传机制及变性机理尚未被阐明。

依据上述研究结果,用甜瓜和喷瓜的性别决定机制推断,番木瓜决定性别的染色体有 2 个遗传距离很近的花器官基因座,2 个花器官基因座融合成 1 个大花器官基因座。X 染色体基因型为  $g_1 AGM$  或  $g_1 AGm$ ,Y<sub>h</sub> 染色体基因型为  $g_1 aGM$  或  $g_1 aGm$ ,Y 染色体基因型为  $G_1 AGM$  或  $G_1 AGm$ ,基因型  $mm$  (XX), $g_1 g_1 AaGG$  为雌性株,其中  $g_1 g_1 AaGGmm$  偶有两性花,基因型  $M_2 m$  (XY<sub>h</sub>), $g_1 g_1 AaGGMM$  为雌型两性花株, $g_1 g_1 AaGGmm$  为雄型两性花株, $g_1 g_1 AaGGMm$  为长圆型两性花株。基因型  $M_1 m$  (XY), $G_1 g_1 AAGGM$  为短柄雄株, $G_1 g_1 AAGGmm$  为长柄雄株。由于番木瓜的花器官基因座由 2 个花器官基因座融合而成,2 个花器官基因座合成的雌性激素和雄性激素作用于同一个花原基,可以组成不同的雌性激素与雄性激素比率,以致产生雌花、长圆形两性花、雌型两性花、雄型两性花、短柄雄花和长柄雄花。温度逐渐升高,增强了雄性激素的合成,雄性激素促进了雄蕊的生长,所以在温度逐渐升高的条件下,雌型两性花转变为开长圆形两性花,再转变为开雄型两性花和短柄雄花。温度逐渐降低,增强了雌性激素的合成,雌性激素促进了雌蕊的生长,所以在高温逐渐降低时,花性是由雄型两性花及短柄雄花转变为开长圆形两性花,再转变为开雌型两性花。

## 2.9 山珠南星和一把伞南星的性别决定

山珠南星和一把伞南星都为季节性雌雄异株植物,同一植株的性别在不同生长季节中可以发生变化。它们除了不能直接由无性植株变为雌株以外,其它在无性植株、雄株和雌株之间的各种变化方式都可发生。它们的性别分化和转换符合“个体大小优势”模型,即高大植株为雌性,瘦小植株为雄性<sup>[28]</sup>。

用甜瓜和番木瓜的性别决定机制推断,山珠南星和一把伞南星决定性别的染色体上,3个花器官基因座融合为1个大的花器官基因座:上游为一个发育雌花的花器官基因座,中游为一个发育中性花的花器官基因座,下游为1个发育雄花的花器官基因座。植株高大时合成相对较多利于雌蕊发育的产物诱导雌蕊生长抑制雄蕊生长发育雌花;植株瘦小时合成相对较多利于雄蕊发育的产物诱导雄蕊生长抑制雌蕊生长发育雄花;合成的利于雌蕊发育的产物与利于雄蕊发育的产物介于中间状态时,雌蕊和雄蕊均不发育,发育中性花。

## 2.10 加拿大一枝黄花等具有复杂花序的雌花两性花同株性系统

雌花两性花同株植株多有复杂的花序<sup>[29]</sup>,加拿大一枝黄花为菊科(Asteraceae)一枝黄花属(*Solidago*)植物。其头状花序的边缘为占总花数量近70%的单性雌花(舌状花),中央为30%的两性盘花(管状花)<sup>[30]</sup>。向日葵(*Helianthus annuus*)为菊科植物,头状花序边缘为无性的舌状花,中部为两性的管状花<sup>[31]</sup>。南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*),为菊科蟛蜞菊属(*Wedelia calandulacea*)植物。头状花序边缘为雌性舌状花1列;中央为两性管状花多数<sup>[32]</sup>。荨麻科(Urticaceae)聚伞花序中央为雌花,侧花为两性花<sup>[33]</sup>。用甜瓜的性别决定机制推测,加拿大一枝黄花有2个发育花器官的基因座,一个花器官基因座发育舌状雌花,另一个花器官基因座发育管状两性花。由于发育舌状雌花的花器官基因座位于发育管状两性花的花器官基因座上游,抑制了部分管状两性花的发育,以致加拿大一枝黄花头状花序的边缘为占总花数量近70%的单性雌花(舌状花),中央为30%的两性盘花管状花。由此推测,加拿大一枝黄花的基因型为AAggmm。南美蟛蜞菊头状花序边缘为雌性舌状花1列,中央为两性管状花多

数。由此推测,南美蟛蜞菊有2个发育花器官的基因座,一个花器官基因座发育舌状两性花,另一个花器官基因座发育管状两性花,基因型为aaggmm。荨麻科(Urticaceae)聚伞花序中央为雌花,侧花为两性花,由此推测荨麻科,2个发育花器官的基因座,一个花器官基因座发育雌花,另一个花器官基因座发育两性花,基因型为AAGGMM。向日葵头状花序边缘为无性的舌状花,中部为两性的管状花,由此推测,向日葵有2个发育花器官的基因座,一个花器官基因座发育舌状无性花,另一个花器官基因座发育管状两性花。

## 3 结论

被子植物的性别主要由花器官基因座上的雌性基因、雄性基因、雌性抑制基因和雄性抑制基因互作控制,具有性染色体的植物只是花器官基因座所在的染色体发生了变异,其性别最终还是由性别决定基因控制。花器官基因座上的雌性基因与雄性基因互作控制发育两性花;雌性基因受到1个雌性抑制基因的抑制发育半子房两性花;雌性基因受到2个雌性抑制基因的抑制或丧失功能发育雌花;雄性基因受到雄性抑制基因的抑制或丧失功能发育雌花;雌性基因与雄性基因均受到抑制或丧失功能发育中性花。葡萄、白麦瓶草等只有1个花器官基因座的被子植物,其两性花、雌花、雄花、半子房两性花的决定方式,即为该植物的性别决定方式。甜瓜、菠菜、番木瓜等具有2个花器官基因座的被子植物,其性别由2个花器官基因座上的性别决定基因互作控制;蓖麻、山珠南星和一把伞南星等具有3个或多个以上花器官基因座的被子植物,其性别由3个或多个花器官基因座上的性别决定基因互作控制。西瓜、酸模、菠菜、番木瓜等植物上游花器官基因座发育雌花时,可以将下游花器官基因座分化的大部分两性花发育成雌花。但在加拿大一枝黄花等具有复杂花序的雌花两性花同株植物中,上游花器官基因座发育雌花时,没有将下游花器官基因座分化的两性花发育成雌花。

## 参考文献:

- [1] 孟金陵. 植物生殖遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 1-32.
- [2] 陈书燕, 安黎哲. 植物性别决定的研究进展[J]. 西北植物学报, 2004, 24 (10): 1959-1965.
- [3] 高武军, 姬艳克, 肖理会, 等. 雌雄异株植物性别决定相关功能基因研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9 (1): 125-129.

- [4] 黄学林. 植物发育生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2012: 167-213.
- [5] 王晓梅, 陈瑞阳. 高等植物的性别与性别决定机制[J]. 细胞生物学杂志, 2001, 23(2): 62-66.
- [6] 纪丽丽. 水曲柳雌雄株鉴别技术研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.
- [7] 白书农, 许智宏. 从“乙烯促雌”到“乙烯抑雄”: 黄瓜单性花非正常器官发育命运研究的回顾[J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(6): 469-475.
- [8] 安彩泰. 植物的性别决定和遗传[J]. 遗传, 1983, 5(3): 44-46.
- [9] 尹立荣, 王军, 宋润刚, 等. 山葡萄的花型遗传[J]. 园艺学报, 1997, 24(1): 25-28.
- [10] 邓崇辉, 孙强, 王磊. 单雌蓖麻的遗传研究[J]. 吉林农业科学, 1994(3): 31-34.
- [11] 汪磊, 谭美莲, 严明芳, 等. 蓖麻花序特征及花芽分化的初步研究[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(5): 544-550.
- [12] 张春华, 包红霞, 朱国立. 东北生态类型单雌蓖麻遗传规律研究[J]. 内蒙古民族大学学报: 自然科学版, 2009, 24(2): 158-162.
- [13] 康国斌, 周凤珍. 西瓜两性花及其花粉的育性[J]. 蔬菜, 1996(3): 28-29.
- [14] 郭敏. 西瓜遗传图谱构建及其强雌性状的基因定位研究[D]. 天津: 天津大学, 2008.
- [15] 张秦英, 刘俊伟, 刘莉, 等. 西瓜强雌性性状的遗传分析及分子标记研究[J]. 华北农学报, 2009, 24(1): 138-142.
- [16] 刘莉, 刘翔, 焦定量, 等. 西瓜强雌性性状的遗传效应分析[J]. 园艺学报, 2009, 36(9): 1299-1304.
- [17] 单文英. 西瓜花发育的细胞形态学观察及其性别决定候选基因 CIACS7 的表达分析[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2013.
- [18] 秦瑞云, 杨金华, 贾彦彦, 等. 菠菜性别相关的 RAPD 标记[J]. 江西农业大学学报, 2009, 31(6): 1121-1126.
- [19] 杨金华. 雌雄异株植物菠菜性别决定分子机制的初步研究[D]. 河南新乡: 河南师范大学, 2009.
- [20] 任吉君, 王艳刘, 洪家, 等. 菠菜的性别表现与化学控制[J]. 生物学杂志, 1994, 59(3): 28-29.
- [21] 徐跃进, 晏儒来, 李锡香, 等. 菠菜性型表现及影响性型变化因素的研究[J]. 湖北农业科学, 1995(6): 53-55.
- [22] 林晶, 赵恒田. 东新 1 号菠菜杂种一代及制种技术[J]. 北方园艺, 2005(4): 46.
- [23] 王殿奎乌克兰大麻遗传育种研究[J]. 中国麻叶, 2005, 27(5): 231-234.
- [24] 左裕, 林电. 番木瓜生物学特性研究[J]. 农技服务, 2010, 27(7): 923-927.
- [25] 熊月明, 郭林榕, 黄雄峰, 等. 番木瓜两性株高温变性调控技术要点及依据[J]. 中国南方果树, 2011, 40(5): 85.
- [26] 熊月明, 钟秋珍, 黄雄峰, 等. 番木瓜性别遗传机制、性别决定及性别转换研究进展[J]. 广东农业科学, 2008(1): 21-45.
- [27] 杨英军, 周鹏. 番木瓜性别决定及其鉴定研究新进展[J]. 生命科学研究, 2006, 10(1): 1-6.
- [28] 胡光万. 山珠南星和一把伞南星的繁殖生物学研究[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2008.
- [29] 郝建华, 钱海军, 姜雯, 等. 加拿大一枝黄花有性生殖特征研究[J]. 生态环境学报, 2009, 18(6): 2278-2282.
- [30] 葛玉彬, 陈炳东, 卯旭辉, 等. 不同柱头颜色向日葵三系亲和力和研究[J]. 种子, 2009, 28(10): 11-15.
- [31] 吴彦琼, 胡玉佳, 陈江宁. 外来植物南美蟛蜞菊的繁殖特性[J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2005, 44(6): 93-96.
- [32] 卢洋, 黄双全. 论雌花两性花同株植物的适应意义[J]. 植物分类学报, 2006, 44(2): 231-239.
- [33] 吉乃提汗·马木提, 谭敦炎. 被子植物雌全同株性系统: 系统演化、性表达与进化意义[J]. 植物生态学报, 2014, 38(1): 76-90.

## Analysis on Sex Determination Mechanism of Angiosperm

WU Qi-shun

(General Station of Agro-Environmental Protection and Rural Energy Management of Jilin Province, Changchun, Jilin 130033)

**Abstract:** In order to explore sex determination of angiosperm, using the sex-determining mechanism of melon, the research on sex determination about the *Silene latifolia*, garden sorrel, grape, castor-oil plant, watermelon, spinach, squirting cucumber, papaya and *Arisaema yunnanense* Buchet were analyzed. The results showed that the sex of angiosperm was controled interoperability by sex determination genes from the floral organ loci though happened the chromosome variation. There was only one floral organ loci to some plants such as the *Silene latifolia* and grape, etc. The determination way of flower type was their sex determination way. But such as the watermelon, spinach, garden sorrel, etc, there were two floral organ loci in them and their sex were controlled by two sex determination genes interoperability. At the same time, *A. yunnanense* Buchet and castor-oil plant were controlled by three or more sex determination genes.

**Keywords:** angiosperm; sex determination; flower organ loci; female genes; male genes