



评述

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

白书农*, 许智宏*

北京大学生命科学学院, 蛋白质工程和植物基因工程国家重点实验室, 北京大学-耶鲁大学植物分子遗传学及农业生物技术联合研究中心, 北京 100871

* 联系人, E-mail: shunongb@pku.edu.cn; xuzh@pku.edu.cn

收稿日期: 2010-04-07; 接受日期: 2010-04-08

科技部攀登计划预选项目、科技部转基因专项(批准号: J00-A-005)、国家重点基础研究发展计划(批准号: G19990116)、国家自然科学基金(批准号: 30070361 和 30470842)和 ICGEB(批准号: CRP/CHN03-02)资助项目

摘要 简要回顾了黄瓜单性花研究的历史, 着重介绍了近年来在黄瓜单性花非正常器官, 特别是雌花雄蕊发育命运方面的研究进展, 提出了对黄瓜单性花现象的思考, 以及今后研究中值得关注的方向。

关键词
黄瓜
单性花
乙烯

地球上生命世界最重要的演化事件之一, 就是有性生殖的出现。虽然人们目前还无法理解这一事件出现的原因, 但很清楚其结果, 即生命世界的多样性。让这个世界五彩缤纷的高等动植物, 几乎都是以有性生殖来繁衍后代。因此, 对于有性生殖的研究, 始终是生命科学研究中的一个重要内容。

人们对植物性别的了解很早。大约 3000 年前, 中东地区的先民就了解到需要为海枣雌花授粉方可获得好的收成; 中国南北朝时期, 农学家贾思勰在《齐民要术》中也谈到种植大麻需要雄株为雌株授粉的现象^[1]。但现代科学意义上的植物性别研究, 一般认为发端于 Camerarius 发表于 1694 年的《论植物的性别》(De sexu Plantarum)^[2]。“性别”现象从单细胞生物就开始出现, 如酵母作为单细胞生物, 其减数分裂可以产生 α 型和 α 型两种配子细胞。在植物性别研究中, 由于人们研究的对象大多是被子植物, 而在被子

植物中执行生殖功能的细胞(孢子和配子)产生于特化的花器官中, 因此人们习惯于根据花器官类型来定义植物的性别: 以雄蕊代表植物的雄性特征, 雌蕊代表植物的雌性特征^[3]。于是有了单性花和完全花的划分, 并进一步形成雌雄同株异花(monoecy)、雌雄异株(diecy)等各种描述性别的方式。根据这种描述方式, 有人统计过, 在被子植物中, 大约 10% 的物种以单性花的形式完成有性生殖^[4]。裸子植物、蕨类植物和苔藓植物主要也以有性生殖来繁衍后代。它们虽然没有特化的花器官, 但均有各自不同的方式产生执行生殖功能的细胞——孢子和配子。本文将不涉及这些植物有性生殖过程中的性别分化问题。由于单性花被子植物有性生殖过程中的特殊性, 在过去相当长的时间中, 人们对植物性别的研究实际上是对单性花产生机制的研究。有人根据哺乳类动物性别决定于性染色体的现象, 探讨在单性花植物中是否也

有性染色体的存在^[3,5]; 而有人则根据环境因素对雌雄花(株)出现的影响, 探讨激素对单性花植物形成的影响^[6]. 在以往的研究中, 酸模(*Rumex acetosa*)、白麦瓶草(*Silene dioica*)、玉米(*Zea mays*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)等因为人们研究得比较多而被认为是了解植物性别分化的模式植物. 在这些研究中发现, 除了同属于葫芦科的黄瓜和甜瓜(*Cucumis melo*)在单性花发育的调控机制有高度相似之处, 在不同类型的植物中还没有一种普适的单性花发育机制. 另外有趣的是, 在过去对单性花的研究中, 大部分工作是将雄花或者雌花作为研究对象, 很少关注单性花中不能完成形态及功能分化的非正常器官(inappropriate organ, 指在花芽发育过程中无法形成正常结构和功能的器官, 即雄花中的雌蕊和雌花中的雄蕊)的发育命运. 本文将先简要回顾黄瓜单性花发育机制的研究历程; 然后集中介绍近年对黄瓜单性花中非正常器官发育命运的研究取得的进展; 最后在这些进展的基础上提出对植物单性花研究的一些思考.

1 黄瓜单性花研究的历史概况

黄瓜作为一种栽培植物已经有 3000 多年历史. 20 世纪 20 年代即有人开始关注黄瓜单性花发育过程^[7]. 到了 20 世纪 50 年代, 人们开始系统地研究黄瓜单性花的形态发生过程和遗传控制机制. Atsmon 和 Galun^[8]的观察表明, 在黄瓜花芽发育早期, 雌雄蕊原基都出现. 但随着发育过程的进行, 两种器官原基只有一种可以继续发育, 从而形成雌花或者雄花. 同时, 遗传性分析表明, 黄瓜单性花的发育受到 3 个基因的控制, 分别是 *F*, *M*, *A* 基因^[9]. 值得一提的是, 由于野生黄瓜基本上是雌雄同株异花类型, 在对黄瓜单性花开展遗传性分析时, 研究者非常聪明地选择了第一朵雌花出现的节位作为主要指标来定义黄瓜性别表型^[9]. 如果没有有效的表型指标, 要开展对黄瓜单性花发育调控的遗传学分析是难以想象的. 在此基础上, *F*, *M* 基因近年分别被克隆. 有趣的是, 这两个基因编码乙烯合成的关键酶 ACS 基因家族的不同成员 CsACS-G 和 CsACS2^[10-14]. 虽然 *F* 基因的表达部位尚不清楚, 但有证据表明 *M* 基因的表达部位在心皮^[15-18]. 目前还不清楚这两个基因在调控黄瓜单性花发育中具体的作用机制.

在 20 世纪中后期, 人们开始探索环境条件是否

对黄瓜单性花的发生产生影响. 各种能尝试的内外环境条件都被尝试过, 其中包括温度、光照长度、营养条件、各种激素^[9]. 在对各种植物激素效应加以检测之后, 人们发现乙烯具有明显的促雌效应. 这一现象与后来所发现的 *F* 基因和 *M* 基因均编码 ACS 高度吻合. 在这一时期的探索中, 中国科学家做出了积极的贡献. 其中一位代表性人物就是北京大学的曹宗巽教授. 她从 20 世纪 50 年代开始带领学生探索影响黄瓜单性花形成的环境因素^[19,20]. 为了便于观察外施生长物质对花芽形成的影响, 她建立了茎尖培养的方法, 即将黄瓜顶芽取下, 在无菌条件下于三角瓶的斜面培养基中培养. 这种方法可以准确把握外源生长物质的施用量和施用时间. 她用这种方法证明乙烯能够促进雌花形成, 而赤霉素可以促进雄花形成^[21,22]. 不幸的是, 她的这种探索, 在文化大革命中被称为“试管中种黄瓜”, 被错误地认为是研究工作脱离生产实际的典型而受到不公正批判.

20 世纪 80 年代, 随着基于拟南芥和金鱼草花形态突变体研究的关于花器官特征决定“ABC 模型”的提出, 有人开始从花器官特征决定基因的角度探索黄瓜单性花发育的调控机制. 从黄瓜中已克隆得到若干 MADS 盒基因^[23-25]. 在此基础上, Kater 等人^[26]通过对 *gp* 突变体的研究, 提出黄瓜单性花的发育不是像过去一直认为的那样在整株水平上被决定, 而应该是在特定花器官类型水平上被决定. 这一观点在认识黄瓜单性花发育调控机制上是一个重要的突破.

由于黄瓜是世界上第四大蔬菜作物, 以中国科学家为主导的国际合作最近完成了黄瓜基因组的测序工作^[27]. 最近还有人对不同雌雄花表型的黄瓜品系做了表达谱分析^[28]. 这为深入了解黄瓜单性花发育的调控机制提供了全新的机遇.

2 从遗传/生理学研究到发育生物学研究

在过去 60 多年的时间中, 对黄瓜单性花发育调控的认识主要来自于遗传学和生理学方面的研究. 发现黄瓜花芽分化早期均具有雌雄蕊原基; *F*, *M*, *A* 基因的互作决定不同的单性花类型; 乙烯促雌; 在特定花器官类型水平而不是在整株水平上决定单性花的发育; 以及 *F*, *M* 基因编码乙烯合成途径的关键酶 ACS. 这些是人们认识黄瓜单性花发育调控机制的几个里程碑. 但所有这些研究, 均未能解释为什么乙

烯这种在体内广泛分布的激素能选择性地促进黄瓜雌花的发育. 虽然 Yin 和 Quinn^[29]曾经提出过一个单因子模型来解释乙烯促雌的机制, 但现在看来, 这种典型的生理学解释显然过于抽象, 无法落实到具体的生物事件.

由于北京大学曹宗巽教授在黄瓜单性花研究方面的基础, 为推动我国植物发育生物学的发展, 20 世纪 90 年代后期, 在国家有关基础研究计划经费的资助下, 本研究组从发育生物学的角度展开了对黄瓜单性花发育调控机制的新探索. 与遗传学关注哪些基因控制黄瓜单性花发育, 生理学关注哪些因素影响黄瓜单性花发育不同, 本研究组提出的问题是, 既然在花芽发育早期雌雄蕊原基均出现, 那么其中的非正常器官在之后的花芽发育中命运如何?

在开始此项研究时, 没有任何有关黄瓜花芽发育过程的详细描述. 虽然人们观察到花芽早期发育过程中确实出现了雌雄蕊两种原基, 但没有人能确切地回答, 非正常器官在什么时期出现发育停滞, 它们出现发育停滞之后是死是活, 自然也不了解为什么会出现发育停滞. 为回答非正常器官发育命运的问题, 首先对黄瓜花芽发育的全过程开展系统的形态学分析. 发现在花芽发育第 5 期, 即心皮原基发生

时, 所有的花芽没有明显的形态学差别. 但到了随后的第 6 期, 即不同的花芽中出现了雌雄蕊发育的形态学分化时期, 一些花芽雄蕊的花药部分持续生长, 而心皮原基的基部停止伸长, 形成雄花; 而一些花芽雄蕊花药部分停止生长, 而心皮原基的基部持续伸长, 形成雌花^[30](图 1). 因此, 确定了在黄瓜花芽发育过程中, 心皮原基出现之后可以确定单性花在形态上的差别. 由于黄瓜花芽发育过程中雄蕊原基的出现早于心皮原基的出现, 而心皮原基出现时两种器官均未发育到生殖细胞分化的阶段, 描述花芽发育状态用发育时期比较好, 不宜笼统地将第 5 期之前的花芽称为“两性期”.

有关黄瓜单性花中非正常器官的命运, 在很多文献中均模糊地描述为“退化”^[31]. “退化”究竟意味着器官死亡且在形态上消失, 还是其他的状态? 所展开的形态学观察表明, 无论雌花中的雄蕊还是雄花中的雌蕊, 从第 6 期开始发育停滞的非正常雌雄蕊器官一直到开花始终存在, 并没有在结构上消失^[30]. 利用 MTT 染色等不同的方法所进行的检测表明, 发育停滞的非正常雌雄蕊器官一直到开花, 始终保持有代谢活性^[32,33]. 不同的是, 在雌花雄蕊中, 花药不继续发育, 而花丝还可以继续伸长; 在雄花雌蕊中, 子

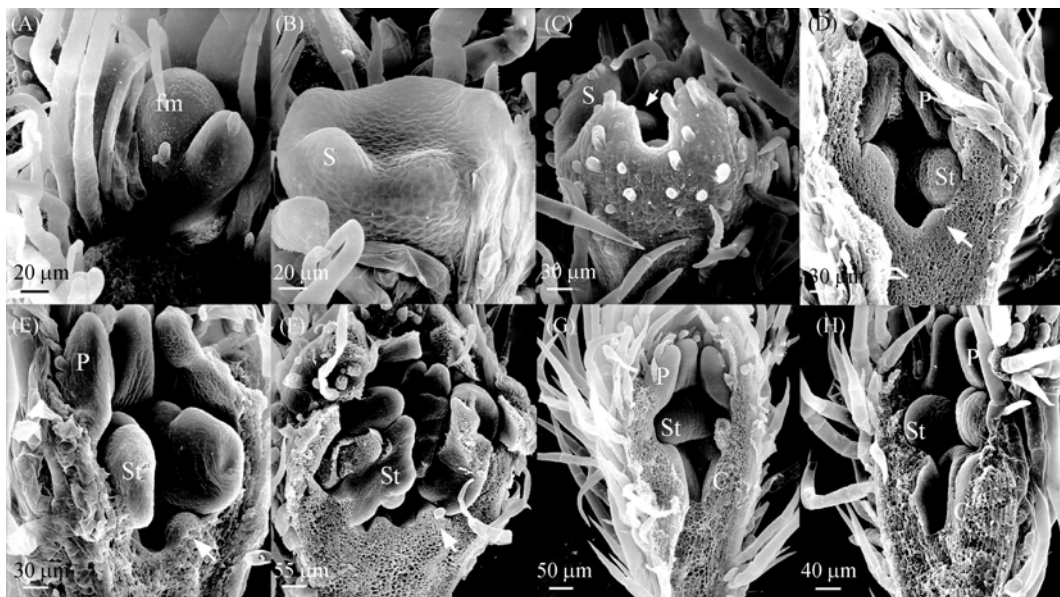


图 1 黄瓜花芽早期发育的扫描电子显微镜观察^[30]

(A) 1 期花芽; (B) 2 期花芽; (C) 3 期花芽, 箭头示花瓣原基; (D) 5 期花芽, 箭头示刚出现的心皮原基; (E) 6 期雄花花芽; (F) 7 期雄花花芽, 箭头示刚出现的心皮; (G) 6 期雌花花芽; (H) 7 期雌花花芽. C: 心皮; fm: 花芽原基; P: 花瓣; S: 萼片; St: 雄蕊

房从来就没有出现, 而花柱和柱头部分还有进一步的分化. 这说明, 黄瓜单性花中的非正常雌雄蕊发育的停滞不是整个器官发育的停滞, 而是来自于同一原基的器官的局部区域, 即花药及子房部分出现发育停滞. 值得注意的是, 这个局部区域, 恰恰是产生生殖细胞的区域. 虽然目前还不了解这种器官不同区域不同分化命运的决定机制, 但器官原基在发育过程中出现功能域分化, 在黄瓜单性花发育过程中具有重要意义.

既然 MTT 染色等方法检测到非正常雌雄蕊器官在黄瓜花芽发育过程中始终具有代谢活性, 为什么这些器官不能继续进行正常发育呢? 在随后的各种检测中意外发现, 雌花雄蕊的花药原基从 7 期开始出现 DNA 损伤的信号^[33]. 显然, 雌花雄蕊细胞具有代谢活性与细胞核中出现 DNA 损伤并不是相互排斥的现象. 也就是说, 出现 DNA 损伤, 并不意味着细胞的死亡. 但这里所观察到的 DNA 损伤很可能与雌花雄蕊花药发育停滞之间具有内在的联系. 值得注意的是, 雄花雌蕊发育停滞与 DNA 损伤没有关联. 因为在雄花发育过程中没有检测到 DNA 损伤的信号^[30].

雌花雄蕊的花药部分出现 DNA 损伤的现象, 为探讨乙烯促雌的现象提供了一个切入点. 在过去对乙烯作用机制的研究中, 人们发现乙烯可以诱导包括 DNA 损伤的细胞凋亡. 在黄瓜雌花雄蕊中滞育的花药虽然并没有完全死亡, 但毕竟出现了 DNA 损伤. 这种 DNA 损伤是否与乙烯效应相关? 为回答这个问题, 首先利用来自黄瓜子叶的原生质体为实验体系, 检测乙烯是否能在黄瓜细胞中诱导 DNA 损伤, 获得了肯定的结果^[34]. 由于目前对乙烯从合成到信号转导组分了解得比较清楚, 利用本实验室所建立的器官原基基因表达水平检测技术^[35], 对黄瓜花芽早期各发育阶段中不同器官原基的相关基因表达水平进行了检测. 发现在雌花雄蕊中乙烯受体 *CsETR1* 基因的表达出现明显地下调. 与之相应, 乙烯信号转导途径下游的转录因子(拟南芥 *EREBP* 同源基因)的表达则明显上调^[34]. 这表明在雌花雄蕊的发育过程中, 乙烯受体表达的下调, 引发了器官特异性的乙烯反应. 这种乙烯反应可能正是导致花药原基 DNA 损伤的原因.

由于目前在黄瓜中还无法有效构建转基因植株, 为检验上述推论, 在拟南芥中构建了器官特异性改变乙烯反应的转基因植株. 无论是过量表达乙烯合成关键酶 *ACO2*, 还是抑制表达 *CsETR1* 同源基因

ETR1, 均在拟南芥中诱导出雄蕊发育异常, 即出现了类似黄瓜雌花的“单性花”^[34,36].

至此, 对黄瓜单性花发育过程中非正常器官命运的探索, 在雌花雄蕊上取得了一定的进展, 即确定了在其发育过程中, 由于未知因子下调了乙烯受体 *CsETR1* 的表达, 在花药原基中激活了乙烯反应, 诱导了 DNA 损伤, 从而导致花药原基的发育停滞. 目前本研究组正在分析 *CsETR1* 基因表达的调控机制. 同时, 在黄瓜中发现了 2 个 DNA 酶, 目前正在分析其作用机制.

3 “乙烯促雌”机制中尚未回答的问题

过去的生理学研究提出“乙烯促雌”, *F*, *M* 基因的克隆证明乙烯确实参与了黄瓜单性花的发育调控. 但发育生物学角度的研究所获得的证据表明乙烯在雌花发育过程中的效应实际上是“抑雄”. 那么乙烯是否在黄瓜中具有真正意义的“促雌”效应呢? 目前还没有任何直接的证据. 虽然 *M* 基因的表达特征表明, 该基因在心皮表达, 但并不足以说明该基因具有促进雌蕊发育的效应. 如何检验乙烯是否有促进黄瓜雌蕊发育的功能, 对真正理解“乙烯促雌”现象是一个无法回避的挑战.

另外一个非常具有挑战性的问题, 就是为什么在黄瓜单性花发育过程中, 两个关键基因均编码乙烯合成关键酶 ACS? 综合观察 *F*, *M* 基因的表型发现, 当 *F*, *M* 基因均不存在时, 黄瓜表现为雄全同株(即在植株上会同时出现雄花和完全花)表型. 当只有 *M* 基因存在, 或者 *F* 基因以杂合体形式存在时, 黄瓜表现为雌雄同株异花的表型, 而在 *M* 和 *F* 两个基因都存在时, 黄瓜出现全雌性(即在自然情况下只开雌花)表型. 显然 *M* 基因和 *F* 基因在“促雌”或“抑雄”功能上有累加效应(图 2). 这两个基因作用机制如何? 它们之间又如何相互作用? 这显然将研究“乙烯促雌”效应的工作复杂化了. 但从积极的方面, 其为检验乙烯对黄瓜雌蕊发育效应提供了更多的切入点.

从更高的角度来思考, 系统考察野生黄瓜的性别类型和相关基因, 将有助于理解黄瓜单性花发育的调控机制. 在人们对植物单性花的研究中, 一种被较多人认可的看法是, 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

	m	M	a
f	Andromonoecious ff, mm, AA/Aa	Monoecious ff, MM/Mm, AA/Aa	Androecious ff, MM/Mm/mm aa,
F	Ff, mm, AA/Aa/aa	Heterozygous-gynoecious Ff, MM/Mm, AA/Aa/aa	
	Hemaphrodite FF, mm, AA/Aa/aa	Gynoecious FF, MM/Mm, AA/Aa/aa	

图2 因 *F*, *M*, *A* 3 个基因的不同组合而决定的黄瓜单性花主要表型示意图^[9]

大写字母示显性, 小写字母示隐性; Andromonoecious: 雄全同株, 该基因型植株可以产生雄花和两性花; Monoecious: 雌雄同株, 该基因型植株可以产生雌花和雄花; Androecious: 雄株, 该基因型植株只产生雄花; Heterozygous-gynoecious: 杂合条件下全雌株, 该基因型植株可以在 *F* 基因杂合状态下只产生雌花; Hemaphrodite: 完全花, 该基因型植株产生同时含有功能雌雄蕊的完全花; Gynoecious: 雌株, 该基因型植株只产生雌花

型^[37,38]。虽然这一看法很难得到充分地证明, 但植物系统学分析表明, 各种单性花物种散布在不同的类群中, 而且不同单性花物种的雌雄蕊发育异常的形式千差万别^[5,39], 说明在它们之间很可能没有共同的分子机制, 即沿着不同的分子进化途径发生。因此, 要了解黄瓜单性花发育的调控机制, 与其他物种(葫芦科植物除外)的单性花进行横向比较的作用有限, 而了解其野生种的发育情况, 探讨 *F*, *M* 或者 *A* 基因在演化过程中的发生机制将会具有重要意义。

4 性别分化还是器官分化

深入思考近年对黄瓜单性花发育的研究结果, 发现黄瓜单性花发育过程中非正常器官发育的停滞时期均在生殖细胞形成之前, 而且无论对于雌雄同

株异花还是雌雄异株的性别表型, 只要适当地外施生长调节物质, 总可以在同一植株中产生正常的两性生殖细胞。这说明在黄瓜中生殖细胞分化能力并未丧失, 只是在花芽分化的早期, 雌雄蕊器官分化出现了异常, 使得器官形成过程无法进行到可以产生生殖细胞的阶段。雌雄蕊器官发育的异常, 并不意味着生殖细胞分化能力的异常。因此, 了解雌雄蕊器官形成的调控机制, 不等同于了解了生殖细胞分化的调控机制。从这个意义上, 就黄瓜单性花现象而言, 究竟应该将其看作性别分化(性别决定), 还是应该将其看作器官分化, 值得认真讨论。

所有的多细胞生物的有性生殖都涉及特化的器官, 但有性生殖的核心是以细胞为单位的减数分裂以及随后仍然以细胞为单位的受精。从这个意义上, 性别的基本定义单位应该是细胞。在哺乳动物中, 性别分化一般认为起始于胚胎发育早期在性腺中特异表达性别决定基因。因此, 性别分化的主体是可以被准确追踪的。但鸟类性别决定机制则有不同。最近有报道表明, 自然界出现的一种雌雄同体鸡的性别分化并不局限于性腺细胞, 而是决定于性染色体不同的体细胞对性腺激素的不同反应方式^[40]。在植物中, 雌雄蕊虽然是产生生殖细胞的部位, 但它们的形态结构并不是生殖细胞产生的先决条件。因为在拟南芥 *ag* 突变体中过量表达 *AG* 基因或者 *SPL* 基因, 均可在花瓣中诱导生殖细胞的产生^[41]。该结果表明, 生殖细胞的诱导发生是可以独立于雄蕊器官结构的存在而完成的。如果将雌雄蕊器官的形成作为器官形成来看待, 而将生殖细胞诱导作为雌雄蕊器官形成过程中的一个相对独立的过程来看待, 那么将能更精确地定义所研究的问题, 从而更有效地解析植物有性生殖这一高度复杂的生物学过程。但这对人们固有的思维模式和研究方法都提出了新的挑战。

在过去对黄瓜单性花的研究过程中, 从探讨非正常器官发育命运入手, 揭示了乙烯对雌花雄蕊发育的抑制效应。但更多地是发现了很多过去想象不到的现象, 如同样来自一个原基的花药和花丝两部分, 在它们刚刚出现形态分化的阶段, 就在 DNA 损伤这一性状上受到了不同的调控。又如在雌花发育中, 是将已经出现花丝花药分化的雄蕊的花药部分抑制生长; 而在雄花的发育中, 则是在还未出现子房分化的阶段, 就完全抑制其分化。而非正常器官所受的发育抑制, 恰恰都发生在将来要进行生殖细胞诱

导发生的部位。此外,在对拟南芥和其他植物的研究中,还没有发现单个乙烯受体基因的缺失能特异性地影响雄蕊的发育。但本研究组却发现,器官特异性地改变乙烯受体基因的表达水平,足以造成雌花雄

蕊发育停滞。这些现象背后的调控机制是什么,成为新的问题。在这个意义上,对黄瓜单性花发育调控机制的研究,确实为推动植物发育生物学的发展起到了积极的作用。

致谢 谨以此文恭祝曹宗巽先生 90 华诞。感谢从 1998 年以来在实验室内参加此项研究的所有同事、博士后和博士生。没有他们的辛勤工作,我们无法在这个问题的研究上取得任何进展。

参考文献

- 1 杨弘远. 植物生殖寻幽探秘. 北京: 科学出版社, 2009. 3—4
- 2 李一勤, 白书农. 追溯高等植物有性生殖的早期历程. 植物生理学通讯, 2001, 37: 439—441
- 3 Ainsworth C. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Ann Bot*, 2000, 86: 211—221
- 4 Charlesworth D, Guttman D S. The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. In: Ainsworth C, ed. *Sex Determination in Plants*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1999. 25—49
- 5 Charlesworth D. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity*, 2002, 88: 94—101
- 6 Heslop-Harrison J. Auxin and sexuality in *Cannabis sativa*. *Physiol Plant*, 1956, 9: 588—597
- 7 Goffinet M C. Comparative ontogeny of male and female flowers of *Cucumis sativus*. In: Bates D M, Robinson R W, Jeffrey C, eds. *Biology and Utilization of the Cucurbitaceae*. New York: Cornell University Press, 1990. 288—304
- 8 Atsmon D, Galun E. A morphogenetic study of staminate pistillate and hermaphrodite flowers in *Cucumis sativus* L. *Phytomorphology*, 1960, 10: 110—115
- 9 Perl-Treves R. Male to female conversion along the cucumber shoot: approaches to studying sex genes and floral development in *Cucumis sativus*. In: Ainsworth C C, ed. *Sex Determination in Plants*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1999. 189—286
- 10 Trebitsh T, Staub J E, O'Neill S D. Identification of a 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene linked to the female (F) locus that enhances female sex expression in cucumber. *Plant Physiol*, 1997, 113: 987—995
- 11 Mibus H, Tatlioglu T. Molecular characterization and isolation of the F/f gene for femaleness in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1669—1676
- 12 Knopf R R, Trebitsh T. The female-specific *Cs-ACS1G* gene of cucumber: a case of gene duplication and recombination between the nonsex-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene and a branched-chain amino acid transaminase gene. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1217—1228
- 13 Boualem A, Troadec C, Kovalski I, et al. A conserved ethylene biosynthesis enzyme leads to andromonoecy in two *Cucumis* species. *PLoS ONE*, 2009, 4: e6144
- 14 Li Z, Liu S, Pan J, et al. Molecular isolation of the M gene suggests that a conserved-residue conversion induces the formation of bisexual flowers in cucumber plants. *Genetics*, 2009 182: 1381—1385
- 15 Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. The ethylene-regulated expression of *CS-ETR2* and *CS-ERS* genes in cucumber plants and their possible involvement with sex expression in flowers. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 608—616
- 16 Yamasaki S, Fujii N, Matsuura S, et al. The M locus and ethylene-controlled sex determination in andromonoecious cucumber plants. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 608—619
- 17 Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. Photoperiodic regulation of *CS-ACS2*, *CS-ACS4* and *CS-ERS* gene expression contributes to the femaleness of cucumber flowers through diurnal ethylene production under short-day conditions. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 537—546
- 18 Saito S, Fujii N, Miyazawa Y, et al. Correlation between development of female flower buds and expression of the *CS-ACS2* gene in cucumber plants. *J Exp Bot*, 2007, 58: 2897—2907
- 19 曹宗巽, 李佳格, 金以丰, 等. 在环境因子影响下黄瓜雌雄花比例的改变. 北京大学学报(自然科学版), 1957, 3: 233—246
- 20 Tsao T H. Sex expression in flowering. *Acta Phytophysiol Sin*, 1988, 14: 203—207
- 21 汪本里, 曹宗巽. 离体培养下黄瓜顶芽性别分化的研究初报. 植物生理学通讯, 1963, 3: 1—6
- 22 Wang B L, Tsao T H. Chemical control of sex expression of excised shoot apex of *Cucumis sativus* L. under a septical conditions. In: *Proc Sym Plant Tissue Culture*. Beijing: Science Press, 1978. 511—516
- 23 Filipecki M K, Sommer H, Malepszy S. The MADS-box gene *CUS1* is expressed during cucumber somatic embryogenesis. *Plant Sci*, 1997,

- 125: 63—74
- 24 Perl-Treves R, Kahana A, Rosenmann N, et al. Expression of multiple Agamous-like genes in male and female flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Cell Physiol*, 1998, 39: 701—710
 - 25 Kater M M, Colombo L, Franken J, et al. Multiple AGAMOUS homologs from cucumber and petunia differ in their ability to induce reproductive organ fate. *Plant Cell*, 1998, 10: 171—182
 - 26 Kater M M, Franken J, Carney K J, et al. Sex determination in the monoecious species cucumber is confined to specific floral whorls. *Plant Cell*, 2001, 13: 481—493
 - 27 Huang S, Li R, Zhang Z, et al. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. *Nat Genet*, 2009, 41: 1275—1281
 - 28 Wu T, Qin Z, Zhou X, et al. Transcriptome profile analysis of floral sex determination in cucumber. *J Plant Physiol*, 2010, doi: 10.1061/j.jplph.2010.02.004
 - 29 Yin T, Quinn J A. Tests of a mechanistic model of one hormone regulating both sexes in *Cucumis sativus* (Cucurbitaceae). *Am J Bot*, 1995, 82: 1537—1546
 - 30 Bai S L, Peng Y B, Cui J X, et al. Developmental analyses reveal early arrests of the spore-bearing parts of reproductive organs in unisexual flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 2004, 220: 230—240
 - 31 王贵臣, 袁珍珍. 黄瓜品种与栽培技术. 北京: 中国农业科技出版社, 1991. 1—30
 - 32 Yang L L, Chen M, Liu F Q, et al. Carpel of cucumber (*Cucumis sativus* L.) male flowers maintains early primordia characteristics during organ development. *Chinese Sci Bull*, 1999, 44: 2509—2513
 - 33 Hao Y J, Wang D H, Peng Y B, et al. DNA damage in the early primordial anther is closely correlated with stamen arrest in the female flower of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 2003, 217: 888—895
 - 34 Wang D H, Li F, Duan Q H, et al. Ethylene perception is involved in female cucumber flower development. *Plant J*, 2010, 61: 862—872
 - 35 Lu X C, Gong H Q, Huang M L, et al. Molecular analysis of early rice stamen development using organ-specific gene expression profiling. *Plant Mol Biol*, 2006, 61: 845—861
 - 36 Duan Q H, Wang D H, Xu Z H, et al. Stamen development in *Arabidopsis* is arrested by organ-specific overexpression of a cucumber ethylene synthesis gene *CsACO2*. *Planta*, 2008, 228: 537—543
 - 37 Barrett S C. The evolution of plant sexual diversity. *Nat Rev Genet*, 2002, 3: 274—284
 - 38 Barrett S C. Understanding plant reproductive diversity. *Phil Trans R Soc B*, 2010, 365: 99—109
 - 39 Dellaporta S L, Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants. *Plant Cell*, 1993, 5: 1241—1251
 - 40 Zhao D, McBride D, Nandi S, et al. Somatic sex identity is cell autonomous in the chicken. *Nature*, 2010, 464: 237—242
 - 41 Ito T, Wellmer F, Yu H, et al. The homeotic protein AGAMOUS controls microsporogenesis by regulation of SPOROCTELESS. *Nature*, 2004, 430: 356—360

From ethylene promotion of female flowers to ethylene inhibition of stamen development: a review on the study of developmental fate of inappropriate organs in unisexual cucumber flowers

BAI ShuNong & XU ZhiHong

PKU-Yale Joint Research Center of Agricultural and Plant Molecular Biology, National Key Laboratory of Protein Engineering and Plant Gene Engineering, College of Life Sciences, Peking University, The National Center of Plant Gene Research, Beijing 100871, China

The history of research on cucumber unisexual flowers was briefly reviewed, with an emphasis of recent progresses in the study of developmental fate of inappropriate organs in unisexual cucumber flowers, especially the stamen of female flowers. We also proposed our opinion about the future direction of research on cucumber unisexual flowers.

cucumber, unisexual flower, ethylene

doi: 10.1360/052010-221