

黄瓜性别决定研究进展

周赓^{1,3}, 陈宸², 刘晓虹³, 卢向阳², 田云^{2,*}, 陈惠明^{1,3,*}

¹湖南大学研究生院隆平分院, 长沙410125

²湖南农业大学生物科学技术学院, 长沙410125

³湖南省农业科学院, 湖南省蔬菜研究所, 长沙410125

摘要: 黄瓜(*Cucumis sativus*)是进行性别研究的主要模式植物之一。性别决定机制的研究对于提高黄瓜雌花结实的产量具有重要意义。研究表明黄瓜植株的性别主要受黄瓜性别决定基因、环境条件和植物激素的影响。本文综述了近年来黄瓜性别决定的研究进展, 并对黄瓜单性花发育机制以及黄瓜性别决定基因的时空表达提出了展望。

关键词: 黄瓜; 性别决定; 性别决定基因表达; 激素调控

植物性别是由Robbins和Pearson根据单性花定义的, 即“如果花或植物只含雄蕊, 它就是雄性的, 如果它只含雌蕊, 它就是雌性的”, 因此关于植物性别决定的研究主要集中在单性花发育的调控上(Bai 2015)。在植物性别类型的进化中, 两性花植株被认为是陆生植物的原始性别类型, 而雌雄同株和雌雄异株的单性花可能起源于两性花株, 后经过多次进化才出现(Tanurdzic和Banks 2004)。被子植物大多数为两性花株, 只产生完全花。性别决定是一种发育进化过程, 过程中形成的单性花有利于异交并促进遗传多样性的发展(Chen等2016)。在过去的几十年里, 人们一致努力确定控制植物性别的决定因子, 并探索驱动植物性别变异的进化力(Diggle等2011)。随着研究的不断深入, 人们发现葫芦科植物涵盖了被子植物的大部分性别类型, 部分种属甚至进化出了性染色体(Ming等2011)。黄瓜(*Cucumis sativus*)作为葫芦科植物的典型代表不仅是一种重要的农艺蔬菜, 而且由于其花的性别类型和植物性系统(在单株植物上表达的花性类型)具有多样性, 使得黄瓜成为植物性别研究的经典模式植物。此外, 黄瓜果实由雌花的子房发育而来, 雌花的形成和发育是作物生产的前提, 因此性别决定机制的研究对于提高产量同样具有重要意义(Che和Zhang 2019)。本文分别从遗传调控、环境调控和激素调控三个方面对黄瓜性别决定的研究进展进行综述。

1 黄瓜性别系统的类型

将黄瓜作为性别决定系统的研究开始于20世

纪初。黄瓜属于葫芦科甜瓜属一年生草本植物, 能产生3种花: 雄花、雌花和完全花(图1), 并具有多种性系统(图2), 包括雌雄同株(monoecious type: 基部产雄花, 中部雄花和雌花交替着生, 末端产雌花)、强雌株(subgynoecious type: 植株基部产雄花, 中上部连续产雌花)、纯雌株(gynoecious type: 主蔓及侧蔓上只产雌花)、纯雄株(androecious type: 主蔓及侧蔓上只产雄花)、两性花株(hermaphroditic type: 整株全部为完全花)、雄花两性花株(andromonoecious type: 植株基部产少量雄花, 中上部多为完全花)和三性花株(trimonoecious type: 植株上产雌花、雄花和完全花)(陈惠明等2005)。大多数黄瓜品种, 包括野生样本, 属于雌雄同株类型(Che和Zhang 2019)。

Bai等(2004)通过切片观察的方法从形态学角度研究黄瓜单性花的发育, 将黄瓜花发育的过程划分为两个时期(两性期和分化期), 共包含12个不同的阶段: 第1~5阶段为两性期, 叶原基腋部开始出现黄瓜花的分生组织, 之后依次启动萼片、花瓣、雄蕊原基和心皮原基, 两性期的雌花和雄花

收稿 2019-02-26 修定 2019-06-19

资助 农业科研杰出人才及其创新团队培养计划(瓜果类蔬菜种质创新与利用创新团队)、国家自然科学基金(31471871)、国家重点研发计划课题(2016YFD0100300和2018YFD0100702)、湖南省中央引导地方科技发展专项(2019XF5014)和湖南省农业科技创新资金项目(2018ZD03-1)。

* 共同通讯作者: 田云(tianyun@hunau.edu.cn)、陈惠明(huimingm@163.com)。

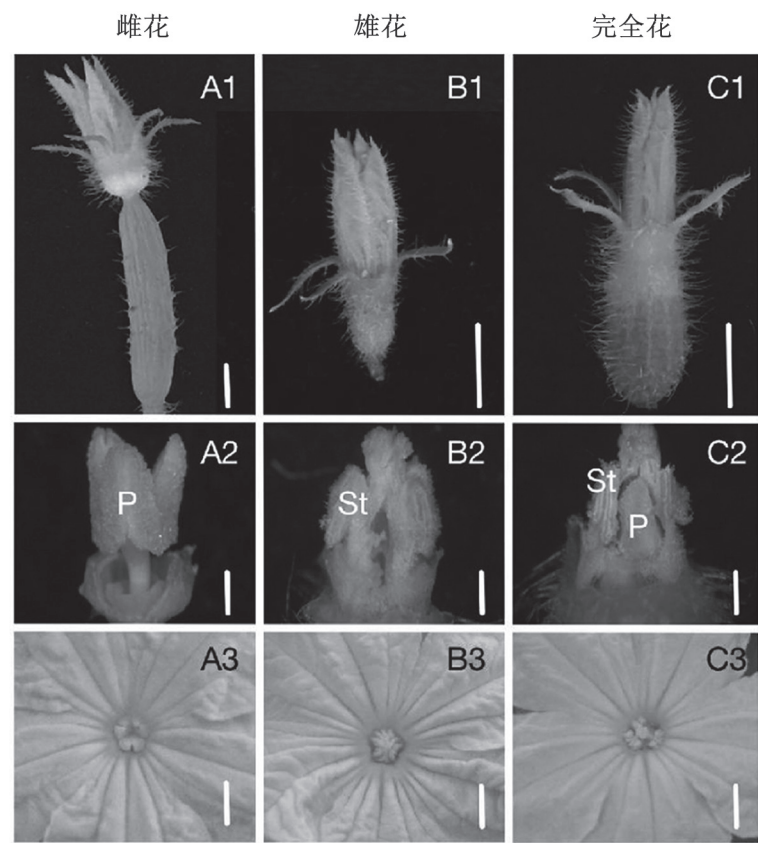


图1 黄瓜花的种类

Fig.1 Types of cucumber flowers

A1、B1和C1: 开花期前的花形态, 标尺代表0.5 cm长度; A2、B2和C2: 没有花瓣和萼片的花器官, 标尺代表0.2 cm长度; A3、B3和C3: 有花瓣的花器官, 标尺代表0.2 cm长度。P代表雌蕊, St代表雄蕊。参考Pan等(2018)并略有修改。

在形态上并无差异; 第6~12阶段为分化期, 从第6阶段开始出现形态分化, 当雄蕊停滞发育, 则出现雌花, 反之当心皮发育受阻, 雄蕊继续发育就会形

成雄花。形态学研究详细描述了单性花发育的过程, 为研究者们从心皮或雄蕊原基的程序性细胞死亡这一角度理解和解决性别问题提供了帮助。

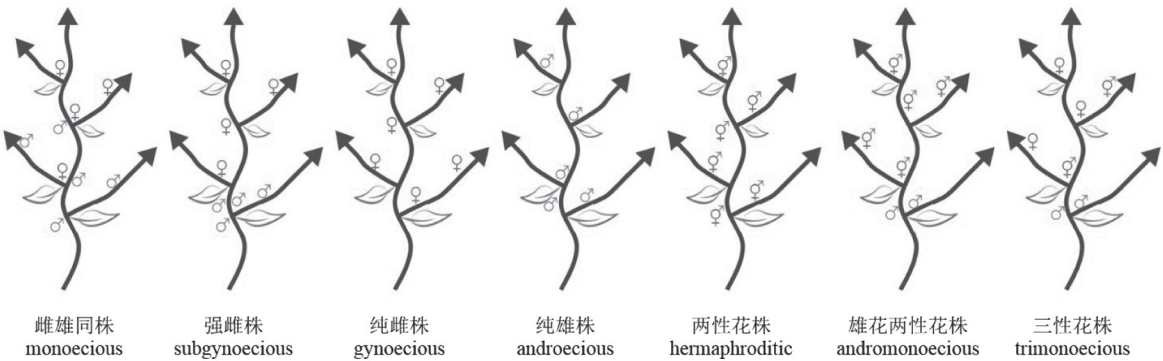


图2 黄瓜的性别系统

Fig.2 Sex system of cucumber

参考陈惠明等(2005)并略有修改。

2 黄瓜性别决定的遗传学研究

黄瓜的性别控制基因可分为两类: 主效基因和非主效基因(表1)。黄瓜中已经鉴定出5个性别相关的主效基因, 包括3个编码1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)合成酶(ACS)基因[*CsACSI*G (*F*)、*CsACS*2 (*M*)和*CsACS*11 (*A*)], 一个将ACC转化为乙烯(ethylene, ET)的ACC氧化酶基因(*CsACO*2)和一个转录因子[*CsWIP*1 (*G*)] (Che和Zhang 2019)。 *CsACS*2的主要功能是抑制雄蕊发育; *CsACS*11刺激心皮发育; *CsWIP*1作为心皮抑制剂被*CsACS*11抑制, 而*CsWIP*1也可以抑制*CsACS*2和*CsACO*2的表达(Li等2012; Boualem等2015; Chen等2016)。上述基因通过控制生殖器官选择性生长或停止生长导致不同花性别的发育。黄瓜性别控制的非主效基因包括*In-F*、*Tr*、*m-2*、*gy*、*Mod-F1*、*mod-F2*等基因, 它们同样能够对黄瓜的性别造成不同程度的影响(表1) (陈惠明等2005)。

2.1 主效基因研究进展

2.1.1 *F/f*基因

在早期的遗传学研究中, Galun (1962)利用全

雌株和雌雄同株材料首次发现了黄瓜的*F*基因, 该基因能部分显性控制全雌性状, 具有控制雌花发育的功能。35年后, Trebitsh等(1997)在全雌株材料中获得一个与*F*基因完全连锁的基因, 由于该基因比*CsACSI*多一个拷贝, 将其命名为*CsACSI*G。Kamachi等(2000)利用Northern印迹法对*CsACSI*/*CsACSI*G的空间表达进行了定位, 结果显示该基因在全雌株的茎尖分生组织表达, 而在雌雄同株中不表达。随后Mibus和Tatlioglu (2004)利用限制性内切酶片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)发现*CsACSI*和*CsACSI*G的5'区域存在差异。Knopf和Trebitsh (2006)进一步克隆了*CsACSI*/*CsACSI*G基因全长序列, 证明了*CsACSI*G与*CsACSI*的远端启动子区从5'端ATG上游607 bp位置开始出现序列差异, 揭示了*CsACSI*G来源于*CsACSI*的复制, 并在*BCAT*基因内部进行重组。

2015年, *F/f*基因的研究有了突破性的进展。Zhang等(2015)以115份黄瓜种质重测序数据为基础, 比对分析了黄瓜的*F*区域, 发现*F*区域是一个30.2 kb的重复单元, 该区域在全雌株中会发生1、2或4个拷贝的现象。*F*位点的拷贝数变异导致仅开雌花的纯雌性植物出现。此外还发现了*F*区域

表1 黄瓜的性别决定基因
Table 1 Sex determination genes for cucumber

类别	名称	功能	参考文献
主效基因	<i>F/f</i>	<i>F</i> 基因(<i>CsACSI</i> G)部分显性控制全雌性状, 具有控制雌花发育的功能	Galun 1962; Knopf和Trebitsh 2006
	<i>M/m</i>	<i>M</i> 基因(<i>CsACS</i> 2)具有抑制雄蕊的功能, <i>m</i> 基因隐性控制两性花性状	Li等2009; Boualem等2009
	<i>A/a</i>	<i>A</i> 基因(<i>CsACS</i> 11)具有促进心皮发育的功能, <i>a</i> 基因隐性控制全雄性	Boualem等2015
	<i>G/g</i>	<i>G</i> 基因(<i>CsWIP</i> 1)为纯雌基因, 通过抑制 <i>CsACS</i> 2和 <i>CsACO</i> 2的表达来抑制心皮发育, 但是被 <i>CsACS</i> 11抑制	Boualem等2015; Chen等2016
	<i>CsACO</i> 2/ <i>Csaco</i> 2	<i>CsACO</i> 2表达本身没有雌雄花特异性, 通过与 <i>CsACS</i> 11协同促进雌花心皮发育; <i>Csaco</i> 2基因隐性控制全雄性	Chen等2016
非主效基因	<i>In-F</i>	<i>In-F</i> 基因(intensifier gene)能增强雌雄同株的雌性, 是独立于 <i>F</i> 基因的雌性表达增强子	陈惠明等2005
	<i>Tr</i>	<i>Tr</i> 基因(trimonoecious gene)是三性花同株控制基因, 属于共显性基因, 能影响雄花心皮发育, 促使雄花发育成两性花	陈惠明等2005
	<i>m-2</i>	<i>m-2</i> 基因(又名 <i>h</i> 基因)为雄花两性花基因, 能够独立于 <i>m</i> 基因, 调控子房发育成正常的两性花	陈惠明等2005
	<i>gy</i>	<i>gy</i> 基因(gynodioecious gene)隐性控制全雌性状, 在外表上与 <i>F</i> 基因控制的显性雌性性状一致; <i>gy</i> 基因与 <i>F</i> 基因连锁, 交换率约4%	陈惠明等2005
	<i>mod-F1</i> 和 <i>mod-F2</i>	<i>mod-F1</i> 基因(不完全显性)和 <i>mod-F2</i> 基因(隐性基因)控制强雌性性状, 二者均与 <i>F</i> 和 <i>M</i> 基因独立遗传, 能够增强黄瓜植株的雌性表达	Chen等2011

除*CsACSIG*以外的两个新基因*A1*和*B1*, 这是首次在*F*区域发现除了*CsACSIG*之外的基因。而甜瓜(*C. melo*)中没有发现该位点, 因此推论*F*位点是在黄瓜和甜瓜分化后出现的。

2.1.2 *M/m*基因

*M*基因的发现要早于*F*基因。Rosa (1928)首次通过遗传学实验发现了*M*基因的存在。Kamachi等(1997)首次克隆得到*CsACS2*全长, 3年后又发现*CsACS2*在全雌株中的茎尖分生组织表达(Kamachi等2000)。Yamasaki等(2001)发现全雌株中*CsACS2*的表达量高于雌雄同株和雄花两性花株。Saito等(2007)利用原位杂交的方法进行试验, 结果表明*CsACS2*只在雌花的心皮部位表达, 而雄花中不表达, 这个结论与*M*基因的调控呈正相关。

Li等(2009)克隆了*M*基因, 发现*CsACS2*基因第1个外显子上, 存在一个与*M*基因连锁的SNPCM2——G97T (97号位上G到T的单核苷酸转换)。G97T的突变能导致Gly33Cys发生异义突变。随后利用SNPCM2对来自世界不同地区的65份种质进行了多态性分析, 发现所有单性系栽培种质(21份雌雄同株*ffMM*和41份全雌株*FFMM*)中都含有G, 而在1份雄花两性花株(*ffmm*)和2份两性花株(*FFmm*)的种质中都含有T。再结合体外实验证明*CsACS2*发生Gly33Cys异义突变后, 酶活丧失, 最终综合所有实验证据得出结论: *CsACS2*是*M*基因。同年, Boualem等(2009)也克隆了*M*基因, 他从28份黄瓜种质中获得了*CsACS2*三种类型的异义突变——Gly33Cys、Pro209Ser、Ser399Leu, 酶活测定实验结果表明三种类型突变后的*CsACS2*酶活降低甚至完全失活。*CsACS2*是甜瓜性别基因*CmACS7*的直系同源基因。*CsACS2*在雌花和完全花的四期心皮部位表达, 而在雄花中不表达。*CsACS2*功能保守, 当其发生突变时, 会导致酶活丧失, 产生完全花。

2.1.3 *A/a*基因

Kubicki (1969)利用遗传学方法发现存在一个隐性基因*a*控制植株全雄性。Boualem等(2015)利用图位克隆的方法在黄瓜中克隆了雄性基因*A* (*Csa2G353460*), 由于该基因能够编码ACS, 因此将其命名为*CsACS11*。全雄株中, *CsACS11*的第3个

外显子D843位处出现单个非同义核苷酸缺失, 该碱基对的缺失导致*CsACS11*翻译提前终止。利用甲基磺酸乙酯(ethylmethylsulfone, EMS)诱变和定向诱导基因组局部突变(targeting induced local lesions IN genomes, TILLING)技术筛选鉴定了10个*CsACS11*的突变体, 其中7个是沉默突变, 1个是无意义突变(Trp58*), 两个是错义突变(Gly39Arg和Pro437Leu)。在与野生型雌雄同株回交群体中(BC₁P₂), Pro437Leu和沉默突变对植物的性别没有影响, 而Gly39Arg或Trp58*突变的纯合植物为全雄株, 对*CsACS11*突变体外施乙烯, 能够产生雌花, 从而进一步证实了*CsACS11*是*A*基因。通过原位杂交发现, *CsACS11*首先在雌雄同株的雌花的4期花原基表达, 之后在维管束的韧皮部内外两侧表达, 连接心皮的韧皮部筛管伴随细胞。当*CsACS11*突变时, 会导致酶活降低, 表现出全雄性性状(Boualem等2015)。

2.1.4 *CsACO2/Csaco2*基因

*CsACO2*基因能编码一种ACC氧化酶。*CsACO2*的全长cDNA是由Kahana从黄瓜花芽中分离得到。对*F* (雌性)基因座分离群体的RFLP分析表明, *CsACO2*在8.7 cM的距离与*F*相连。原位mRNA杂交显示, *CsACO2*在花发育过程中具有不同的组织和阶段特异性表达模式, 主要分布在子房和雄蕊中(Kahana等1999)。2016年, 本课题组利用EMS诱变技术发现了一个新的全雄株突变体, 该突变体性状由*CsACO2*基因隐性控制。利用雌雄同株和该全雄株构建群体, 通过对群体基因组混池进行测序, 在*CsACO2*第3个外显子上发现一个SNP6G26464719与全雄表型完全连锁。SNP6G264719的C到T突变导致了*CsACO2*蛋白第254位的脯氨酸突变为丝氨酸(Pro254Ser)。为了研究Pro254Ser是否影响*CsACO2*的活性, 我们进行了体外试验, 通过测量不同ACC浓度下的乙烯产量来计算酶活性, 结果表明突变型*CsACO2*酶活下降。利用ACC处理该全雄突变体, 无雌花产生。而用乙烯处理该全雄突变体, 植株出现了连续的雌花节位。这一实验表明当*CsACO2*酶活丧失, 植株无法催化ACC合成足量乙烯, 因此无法促进雌花发育。原位杂交结果表明, *CsACO2*表达从二期花原基开始, 在四期花原基的心皮部位与*CsACS11*表达有重叠。

CsACO2表达本身没有雌雄花特异性, 通过与在雌花中特异表达的CsACSII协同产生乙烯, 促进雌花心皮发育(Chen等2016)。

2.1.5 G/g基因

G/g (gynoecious)基因首先是在甜瓜中被发现, 该基因隐性控制甜瓜的全雌表型, 能编码一个C2H2家族的转录因子CmWIP1。Martin等(2009)克隆了甜瓜的全雌基因G/g, 该基因编码CmWIP1, CmWIP1突变体为全雌株, 该基因在雄花四期心皮部位表达, 而在雌花和完全花中不表达, 该基因抑制心皮发育, 当隐性纯合时, 不能抑制心皮发育, 表现为全雌性型。为了研究黄瓜中CsWIP1的功能, Hu等(2017)利用CRISPR/Cas9技术创制了CsWIP1突变体, 突变体低节位产生两性花, 上方节位产生连续雌花。CsWIP1是纯雌基因, 能够被内源乙烯抑制。CsWIP1不但可以直接结合CsACO2的启动子来抑制其表达, 而且对CsACS2的表达也有一定的抑制效果, 这表明CsWIP1在性别分化中起着非常关键的作用(Boualem等2015; Chen等2016)。

2.2 黄瓜的性别决定模型

随着黄瓜性别控制的主效基因被鉴定, 其研究机制不断被实验论证, 性别决定的模型逐渐清晰。目前, 黄瓜中的性别决定模型可总结为: CsACS1G

是CsACSII的上位控制基因, CsACS1G与CsACSII在不同花期通过与CsACO2协同作用产生内源乙烯, 内源乙烯抑制CsWIP1转录因子的表达, 一方面CsWIP1具有抑制心皮发育的功能, 另一方面抑制CsACS2, 而CsACS2具有抑制雄蕊发育的功能。该模型可以解释黄瓜植株的5种性型(图3)。

(1)全雌株(F_ggM_A_aa): CsACS1G产生乙烯, CsWIP1的表达受到内源乙烯抑制, 花原基心皮发育。第4花期, CsACS2表达进一步使雄蕊滞育, 无论CsACSII是否有活性, 都不再影响植株全雌表型(图3-A)。

(2)两性花株(F_ggmmA_aa): CsACS1G的表达与全雌株相同。第4花期, CsACS2功能失活, 雄蕊发育, 长出两性花, 整株呈现出两性花株性型(图3-B)。

(3)雌雄同株(ffggM_A_): CsACSII在部分花原基4期心皮部位表达, 与CsACO2协同产生乙烯, 抑制CsWIP1表达, 使心皮可以发育; 同时没有受到抑制的CsACS2表达, 从而抑制了雄蕊发育, 最终形成雌花。CsACSII没有表达的花原基, 因为CsWIP1的表达导致心皮滞育, 雄蕊抑制解除, 最终形成雄花。整株水平上出现雌雄同株的性型(图3-C)。

(4)雄花两性花株(ffggmmA_): 第4花期, CsA-

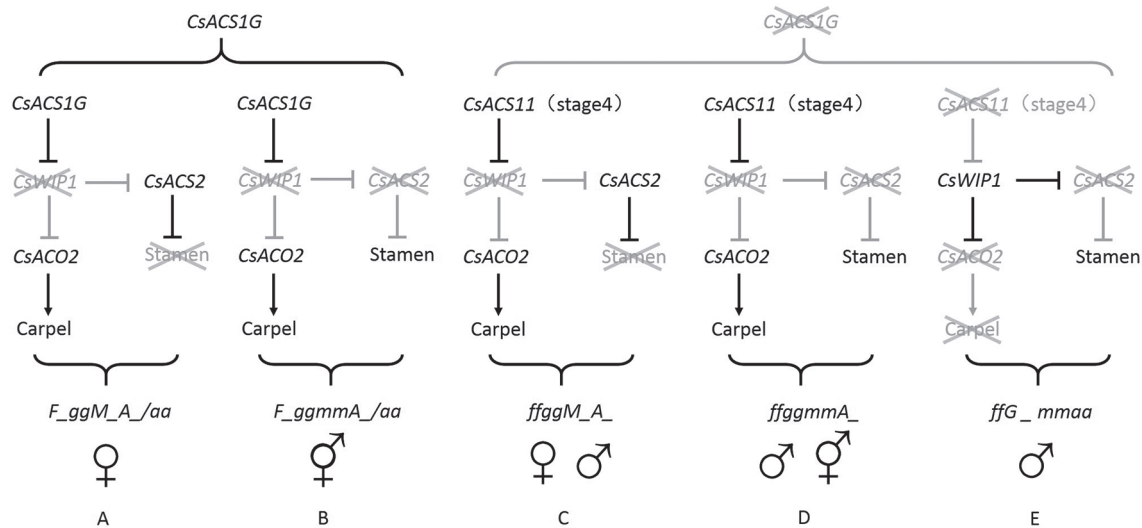


图3 黄瓜性别决定模型

Fig.3 Model of sex determination in cucumber

参考Che和Zhang (2018)。

*CS2*功能缺失, 没有抑制雄蕊发育。部分*CsACS11*表达的花原基中, 心皮发育, 最终形成两性花; 另一部分花原基中*CsACS11*不表达, *CsWIP1*抑制解除能够表达, 抑制心皮发育, 形成雄花。整株水平性型为雄花两性花株(图3-D)。

(5)全雄株(*ffG_mmaa*): 第4花期, *CsACS11*的非表达释放*CsWIP1*的表达, 使*CsWIP1*抑制*CsACO2*和*CsACS2*的表达, 从而导致雄蕊发育和心皮阻滞, 最终形成雄花。在整株水平上表现为全雄株性型(图3-E)。

2.3 黄瓜花器官发育相关基因

花发育过程中有两组基因参与: 一组基因决定花的性别身份, 另一组基因促进正常花所需的所有器官的精确形成(Wang等2016)。近年来, 越来越多与黄瓜花器官发育相关的基因被克隆。*AGAMOUS (AG)*是拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中心皮和雄蕊发育所需的器官同一性基因。陈惠明等(2005)对早期学者研究*AG*同源异性基因的结果进行了总结, 这些参与黄瓜花器官发育的基因包括*CAG1*、*CAG2*、*CAG3*、*CUS1*、*CUM1*、*CUM10*等, 但对于这些基因的功能特性挖掘并不充分。*AG*的启动子和第2内含子含有多个调节元件, 能赋予适当的空间和时间表达特性。Gu等(2018)通过GUS染色发现*CUM1*的第2个内含子赋予雄蕊特异性表达, 而*CUM1*的启动子在花发育的早期阶段驱动雄蕊和心皮特异性表达。花发育的后期阶段, 酵母单杂交测定证明两种生长素响应因子(*CsARF13*和*CsARF17*)直接与*CUM1*的第2内含子结合。

2014年, 张小兰团队在黄瓜中克隆了拟南芥*SUP*同源基因*CsSUP*, 并通过qRT-PCR和原位杂交对*CsSUP*的表达模式进行了研究, 发现*CsSUP*主要表达于雌性器官: 雌花芽和果实胚珠。*CsSUP*在雄蕊和果实发育过程中具有保守的功能(Zhao等2014)。

*CsSEP2*与拟南芥*SEPALLATA2*具有高度同源性。Wang等(2016)分离到一个突变体, 在雌雄花器官的发育过程中都表现出扰动。通过实验证明该突变位于*CsSEP2*的剪接位点, 会导致6号外显子的跃迁和转录活性的丧失。对数据进一步分析发现, *CsSEP2*通过赋予转录活性参与花器官发育。

*LEAFY (LFY)*及其同源物已被证明在促进花发育和分枝方面发挥重要作用。Zhao等(2018)将*LFY*同源基因*CsLFY*克隆到黄瓜中, *CsLFY*在花分生组织和花器官原基中表达。研究表明*CsLFY*具有通过与*CsWUS*相互作用调节芽分生组织修复的功能, 并通过激活黄瓜中的*CsAP3*和*CUM1*促进花的发育。

*WOX1 (WUSCHEL-related homeobox1)*能影响植物器官的侧向生长。Niu等(2018)在黄瓜上鉴定了一个芒果(*Mangifera indica*)果实突变体(*Mf*), 该突变体在花发育和雌雄不育方面均表现出多重缺陷。*Mf*编码*WOX1*型转录调节剂(*CsWOX1*)。进一步利用比较转录组学分析显示, *CsWOX1*可能通过*CsSPL*介导的途径调控黄瓜早期生殖器官发育。

Liu等(2018)在花药和胚珠发育严重缺陷的黄瓜突变体中发现, *SPOROCTELESS (SPL)/NOZZLE (NZZ)*的表达几乎被消除。*CsSPL*在花药和胚珠发育中特异表达。*CsSPL*作为连接*CsPHB*和*CsWUS*发挥功能的适配器, 协调植物性器官发育。此外, *CsSPL*敲除植株的生殖器官中生长素积累减少。生化分析进一步表明, *CsSPL*刺激*CsARF3*的表达, 并在生殖器官发育过程中受到*CsARF13*的正调控, 表明*CsSPL*与生长素信号成分在协调花药和胚珠发育过程中发生相互作用。

Lee等(2019)鉴定了黄瓜中的3种*BCAT*基因, 它能编码在支链氨基酸(BCAAs)的代谢中起重要作用的支链氨基酸转移酶(*BCAT*), 利用转基因方法证明3种*CsBCATs*的过表达影响早期开花的表型, 这与开花*LOCUS T (FT)*的上调和*CONSTANS1 (SOC1)*过表达的抑制因子有关, 它们依赖于*GIGANTEA (GI)/CONSTANS (CO)*和*SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)/FLOWERING LOCUS C (FLC)*模块。

此外, 细胞周期通路也可能在黄瓜性别决定中起重要作用。Wang等(2018)鉴定了9个可能参与黄瓜性别分化调节的候选基因, 这些基因包括*Cs-MCM6*、*Cs-ACT3*、*Cs-XRCC4*、*Cs-MCM2*、*Cs-CDC45*、*Cs-Dpri*、*Cs-H2B*、*Cs-CDC20*和*Cs-CNGC1*。在这些基因中, 5个基因(*Cs-MCM6*、*Cs-MCM2*、*Cs-CDC45*、*Cs-Dpri*和*Cs-CDC20*)参与细胞周期通路。

20世纪80年代,随着花器官特征决定的“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。白书农和许智宏(2010)认为雌雄蕊器官形成的调控机制与生殖细胞分化的调控机制不同。大量黄瓜花器官发育相关基因的发现,为进一步探索性别决定与生殖器官分化之间的关系奠定了坚实的基础。

3 黄瓜性别决定的环境因子

高等植物存在环境性别决定现象(environmental sex determination, ESD),特别是葫芦科植物(Lai等2017)。温度和光周期对许多葫芦科植物的花发育产生重要的影响(Nitsch等1952)。黄瓜的环境性别决定因子主要包括温度、光周期、光质和光照强度等。早期的大量研究观察表明,长日照、高温能促进黄瓜雄花产生,而短日照、低温条件促进雌花形成(Hikosaka等2008; Miao等2011)。但人们对于环境性别决定过程的机制仍然知之甚少。

Yamasaki等(2003)研究指出内源性乙烯代谢途径涉及黄瓜ESD,短日照条件能够上调CsACS2的表达,从而影响黄瓜的性别分化。Miao等(2011)发现低温条件下雌性的增加与内源性糖含量的变化呈正相关,而单独阻断糖信号转导途径将导致对低温的拮抗作用。Lai等(2017)评估了短时间低温条件处理(白天23°C/夜间15°C)对黄瓜雌性的影响,通过对茎尖部分进行全基因组甲基化测序(whole-genome bisulfite sequencing, WGBS)、mRNA测序和sRNA测序分析,发现温度对转座因子相关的RNA定向DNA甲基化(RNA-directed DNA methylation, RdDM)机制具有显著影响,导致大量CHH型胞嘧啶去甲基化。Zhou等(2018)用不同光质处理雌雄同株的黄瓜,结果显示蓝光比其他光质(白色、绿色和红色)对雌性花的诱导更强。随后,对茎尖进行高通量RNA测序分析鉴定,蓝光诱导的雌花性别表达与蓝光诱导的脱落酸、生长素、赤霉素(gibberellin, GA)、光合作用、淀粉和蔗糖代谢途径的变化密切相关,这可能与传统的乙烯依赖途径不同。

性别表达的季节性变化是黄瓜中的种质现象。DNA甲基化状态决定了基因活性,但易受环

境条件变化的影响。因此,基于DNA甲基化的表观遗传调控至少可部分地解释黄瓜性别表达的不稳定性。Lai等(2018)连续5年对黄瓜核心种质资源的雌性季节变化进行了调查,同时进行了温度和光周期的双因素实验,并从黄瓜茎尖获取了甲基化组和转录组数据。数据分析表明,光周期处理优先且显著地影响花发育过程,而温度处理则更容易引发植物激素-途径相关基因的响应。黄瓜AGAMOUS可能完全由光周期控制,而CAULIFLOWER A和CsACO3可能由光周期和温度控制。

4 黄瓜性别的激素调控

黄瓜性别决定研究中最独特的方面是植物中雌雄花的比例受植物激素的影响。这些特性不仅为黄瓜栽培提供了有效的生产力工具,而且为理解单性花发育的调节机制提供了可靠的途径。在植物生长激素中,乙烯和GA对黄瓜性别表达的影响最大(Perl-Treves等1998)。

4.1 乙烯调控黄瓜性别分化

乙烯是一种广泛应用于黄瓜诱雌的植物激素。纯雌植株黄瓜茎尖乙烯含量高于雌雄同株植物茎尖中乙烯含量,外源乙烯或乙烯释放剂分别处理雌雄同株和雄花两性花同株可以增加雌花和两性花的数量(Zhang等2017)。到目前为止,对乙烯调控黄瓜性别鉴定的分子机制研究已较为深入。除F、M基因外,编码ACC氧化酶的其他乙烯生物合成基因如CsACO2、CsACO3也参与黄瓜性别表达(Chen等2016)。但茎尖CsACO2、CsACO3转录水平与雌性呈负相关,说明存在这样的反馈抑制机制(Kahan等1999)。此外,乙烯受体CsETR1在通过诱导DNA损伤抑制雌性黄瓜花雄蕊过程中扮演重要角色(Wang等2010)。进一步的研究表明,黄瓜核酸酶编码基因CsCaN响应乙烯信号,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,形成了雌花(Gu等2011)。

早期Yin和Quinn用“单激素假说”来解释由乙烯介导的黄瓜单性花的分化现象。该假说认为黄瓜中的乙烯通过调节F和M的表达水平抑制雄性,并诱导雌性(Trebitsh等1997)。但很快随着M基因的克隆,这个假说得到了修正,并提出了由M介导

的乙烯正反馈调节机制(Li等2008, 2009, 2012)。2018年, Pan等通过实验证明*CsERF31*能直接结合*M*的启动子并促进其表达, 在此基础上他进一步补充提出了“乙烯-*CsERF31*-*M*-乙烯”正反馈调节机制模型(图4): 在雌性黄瓜(*FFMMAA*)雌花分化过程中, 一方面*F*产生乙烯促进了雌蕊原基发育; 另一方面*CsERF31*响应乙烯信号并激活*M*, *M*通过*CsERF31*开始其正反馈激活表达。乙烯的不断积累刺激*CsSUP*来下调*B*类基因*CsAP3*和*CsPI*。因此, *CsETR1*的表达被抑制并且不能下调*CsERF31*。这个过程不断地阻止雄蕊原基的发育, 导致雌花的开始。该模型从雌蕊和雄蕊原基发育命运的角度解释了黄瓜单性花发育和进化的过程, 但该模型不适用于雌雄同株黄瓜(*ffMMAA*), 因为没有证据表明*M*在预定的雌芽中被*F* (或由*F*产生的乙烯)激活(Pan等2018)。

4.2 GA对黄瓜性别分化的影响

GA是一类四环素类植物激素, 可促进黄瓜雄性化。雄花两性花株黄瓜的GA产量高于纯雌株和雌雄同株植物(Hemphill等1972)。外源GA₃施用可提高雌雄同株黄瓜雄性与雌性的比例, 诱导雌性植株雄性花的形成(Pike和Peterson 1969)。GA信号转导通路参与两性植株的雄蕊和花药的发育, 如拟南芥和水稻(*Oryza sativa*) (Cheng等2004; Aya等2009; Sun 2010, 2011; Plackett等2011; Song等2013)。在该途径中, GA首先与*GID1*受体结合, 并促进*GID1*和DELLA蛋白(GA信号转导抑制因子)之间的相互作用, 利用泛素-蛋白酶体途径快速降解DELLA蛋白, DELLA蛋白水解释放其对GA功能的抑制作用, 并促使植物生长和发育(Fleet和Sun

2005; Murase等2008; Harberd等2009; Sun 2010; Plackett等2014)。GAMYB是GA信号转导途径中的正调控因子, 是DELLA蛋白的重要下游基因, GA可以通过降解DELLA蛋白诱导GAMYB转录, 从而促进开花和花药发育(Achard等2004; Fleet和Sun 2005)。

目前已经证明*CsGAIP*和*CsGAMYB1*分别属于DELLA和GAMYB家族的GA信号转导基因, 主要在黄瓜花发育中的雄性特定器官中表达(Zhang等2014a, b)。 *CsGAIP*基因可通过*APETALA3* (*AP3*)和*PISTILLATA* (*PI*)基因的转录来抑制雄蕊发育, *AP3*和*PI*基因是拟南芥中的*B*类花同源异型基因(Zhang等2014a)。 *CsGAMYB1*还可以介导黄瓜的性别表达, *CsGAMYB1*的敲除导致雌雄花节数的比值降低, 并通过不依赖乙烯途径调节性别决定(Zhang等2014b)。

虽然乙烯和GA都能调节黄瓜的性别表达, 调节功能和途径各不相同, 但两者之间的潜在串扰是如何决定黄瓜性别表达的机制仍不清楚。为了探索这个问题, Zhang等(2017)通过全基因组表达分析, 预测GA可能通过乙烯依赖性和非乙烯依赖性途径控制黄瓜的性别差异, 并且DELLA蛋白可能参与这两个过程(图5)。

(1) GA可能通过乙烯依赖途径促进黄瓜雄性倾向(图5-A)。 *M* (*CsACS2*)基因可以直接抑制黄瓜花芽中的雄蕊发育, GA可能通过下调*M*基因的表达, 解放*M*基因对雄蕊阻滞的抑制作用并抑制乙烯的产生。乙烯生产减少导致*CsETR1*的上调和*ERF*表达水平的显著降低(Zhang等2017)。在乙烯信号

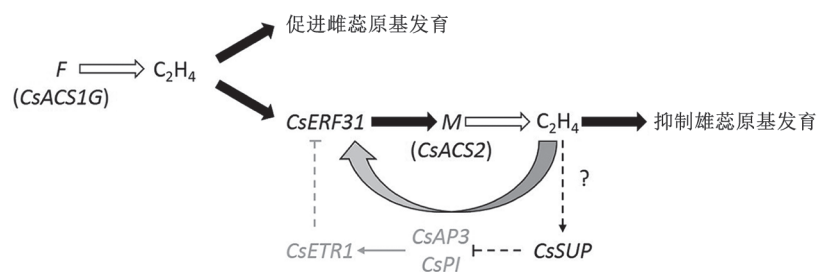


图4 雌性黄瓜(*FFMMAA*)雌花分化过程中*F*和*M*功能的模型

Fig.4 Model of *F* and *M* functions during the differentiation of female flowers in gynococious cucumber (*FFMMAA*)

参考Pan等(2018)并略有修改。

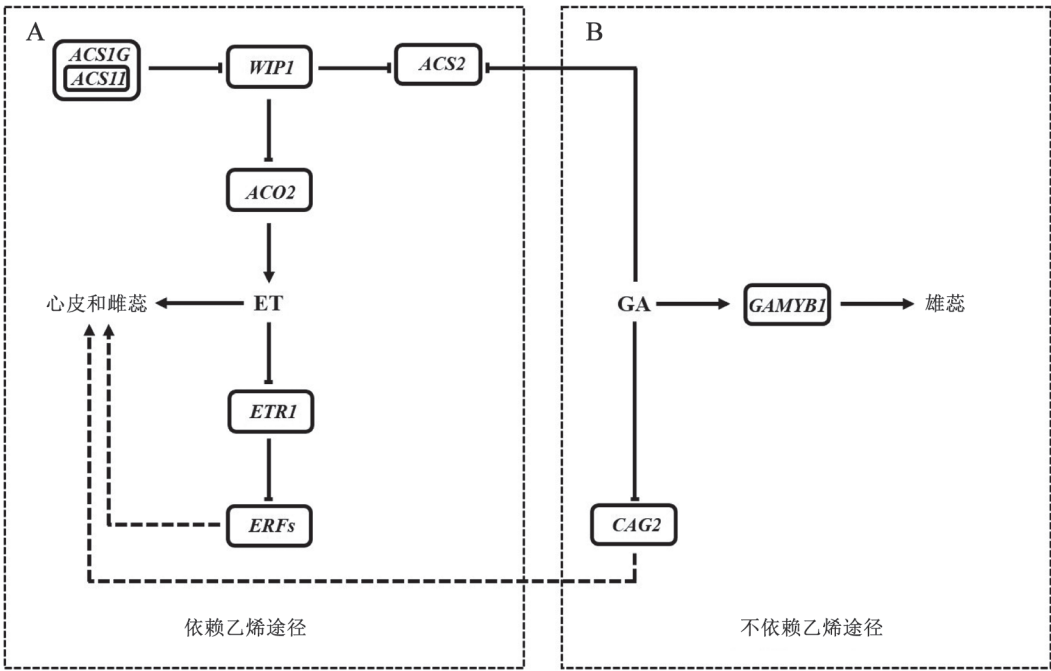


图5 乙烯和GA调节黄瓜性别表达的一种预测模型

Fig.5 A proposed model showing ethylene- and GA-regulated sex expression in cucumber
参考Zhang等(2017)并略有改动。

转导途径中,受体 $ETRs$ 起负调节作用,而受体下游成分 $ERFs$ 起正转录因子的作用(Wang等2002; Guo和Ecker 2004; Light等2016; Prescott等2016; Zhang等2016)。总之, $CsETR1$ 的表达可能通过直接抑制雄蕊发育或下调 GA_3 处理后黄瓜中的 $ERFs$ 转录来促进雄性倾向。

(2) GA 可通过非乙烯依赖途径抑制黄瓜雌性或诱导雄性(图5-B)。一方面黄瓜中的 AG 同源物 $CAG2$ 在 GA_3 处理下被下调。过去的研究表明, $CAG2$ 转录物不是由乙烯介导的(Perl-Treves等1998),因此推测 GA 可能通过抑制 $CAG2$ 表达抑制雌蕊发育,从而允许雄花发育,而乙烯不参与这一过程。另一方面, $CsGAMYB1$ 的转录物通过 GA_3 处理在雄性花蕾中上调,并且 $CsGAMYB1$ 的沉默可以抑制黄瓜的雄性化,但是 $CsGAMYB1$ -RNAi中乙烯的产生和 F 和 M 基因的表达没有改变(Zhang等2014b, 2017)。

(3) DELLA蛋白可能参与黄瓜性别表达。DELLA蛋白是 GA 反应的中心抑制因子,并且积累的证据表明DELLA蛋白通过与乙烯信号转导途径中的一些调节因子的相互作用在乙烯介导的植物

生长和发育过程中起重要作用,例如 $CTR1$ 、 $EIN3$ / $EIL1$ 、 $RAP2.3$ 和 $ERF11$ 等。黄瓜中4种 $DELLA$ 同源物—— $CsGAIP$ 、 $CsGAIL$ 、 $CsGAI2$ 和 $CsGAI3$ 的表达在 GA_3 处理后没有变化,因此推测DELLA蛋白可能参与黄瓜与 GA 和乙烯在蛋白质水平上协同调节的性别分化。DELLA蛋白和基因 $CAG2$ 之间也可能存在调节关系,然而该机制可能与拟南芥的机制不同(Zhang等2017)。

5 展望

黄瓜的性别分化包含了遗传决定、环境影响和激素调控等多个方面,是一个非常复杂而漫长的演化过程。性别决定的研究对于指导黄瓜育种和实际生产具有重要的意义。几十年来,在众多学者不断努力探索过程中,利用基因组学、分子遗传学和基因挖掘等工具对黄瓜性别分化的机理进行解剖研究,已取得很大进展。虽然性别分化调控网络的框架逐渐清晰,但依然存在以下问题未能得到解决: (1)黄瓜性别决定基因的时空表达如何调控黄瓜植株性别? 黄瓜性别分化调控网络

需要进一步在同一个品种中验证。(2)黄瓜两性花是如何进化为单性花的调控机制尚不明确。(3)乙烯和GA之间的串扰网络如何参与调节黄瓜性别决定的问题还有待进一步研究。这些问题可能是解决长期存在的黄瓜性别差异问题的突破口。

参考文献(References)

- Achard P, Herr A, Baulcombe DC, et al (2004). Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development*, 131 (14): 3357–3365
- Aya K, Ueguchi-Tanaka M, Kondo M, et al (2009). Gibberellin modulates anther development in rice via the transcriptional regulation of GAMYB. *Plant Cell*, 21 (5): 1453–1472
- Bai SL (2015). The concept of the sexual reproduction cycle and its evolutionary significance. *Front Plant Sci*, 6: 11
- Bai SL, Peng YB, Cui JX, et al (2004). Developmental analyses reveal early arrests of the spore-bearing parts of reproductive organs in unisexual flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 220 (2): 230–240
- Bai SN, Xu ZH (2010). 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. *Sci Sin Vitae*, 40 (6): 469–475 (in Chinese with English abstract) [白书农, 许智宏(2010). 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. *中国科学: 生命科学*, 40 (6): 469–475]
- Boualem A, Troadec C, Camps C, et al (2015). A cucurbit androecy gene reveals how unisexual flowers develop and dioecy emerges. *Science*, 350 (6261): 688–691
- Boualem A, Troadec C, Kovalski I, et al (2009). A conserved ethylene biosynthesis enzyme leads to andromonoecy in two *Cucumis* species. *PLoS ONE*, 4 (7): e6144
- Che G, Zhang X (2019). Molecular basis of cucumber fruit domestication. *Curr Opin Plant Biol*, 47: 38–46
- Chen H, Sun J, Li S, et al (2016). An ACC oxidase gene essential for cucumber carpel development. *Mol Plant*, 9: 1315–1327
- Chen H, Tian Y, Lu X, et al (2011). The inheritance of two novel subgynoecious genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Sci Hortic*, 127 (3): 464–467
- Chen HM, Lu XY, Xu L, et al (2005). Sex determination genes and sex expression mechanism in cucumber. *Plant Physiol Commun*, 41 (1): 7–13 (in Chinese with English abstract) [陈惠明, 卢向阳, 许亮等(2005). 黄瓜性别决定相关基因和性别表达机制. *植物生理学通讯*, 41 (1): 7–13]
- Cheng H, Qin L, Lee S, et al (2004). Gibberellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function. *Development*, 131 (5): 1055–1064
- Diggle PK, Di Stilio VS, Gschwend AR, et al (2011). Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms. *Trends Genet*, 27 (9): 368–376
- Fleet CM, Sun TP (2005). A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (1): 77–85
- Galun E (1962). Study of the inheritance of sex expression in the cucumber. The interaction of major genes with modifying genetic and non-genetic factors. *Genetica*, 32 (1): 134–163
- Gu HT, Wang DH, Li X, et al (2011). Characterization of an ethylene-inducible, calcium-dependent nuclease that is differentially expressed in cucumber flower development. *New Phytol*, 192 (3): 590–600
- Gu R, Liu X, Zhao W, et al (2018). Functional characterization of the promoter and second intron of CUM1 during flower development in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Hort Plant J*, 4 (3): 103–110
- Guo H, Ecker JR (2004). The ethylene signaling pathway: new insights. *Curr Opin Plant Biol*, 7: 40–49
- Harberd NP, Belfield E, Yasumura Y (2009). The angiosperm gibberellin-GID1-DELLA growth regulatory mechanism: how an “inhibitor of an inhibitor” enables flexible response to fluctuating environments. *Plant Cell*, 21 (5): 1328–1339
- Hemphill Jr DD, Baker LR, Sell HM (1972). Dierent sex phenotypes of *Cucumis sativus* L. and *C. melo* L. and their endogenous gibberellin activity. *Euphytica*, 21: 285–291
- Hikosaka S, Boonkorkaew P, Sugiyama N (2008). Effects of air temperature at the seedling stage and pollination on the development of pistillate flowers and fruit set in cucumbers. *Environ Control Biol*, 46 (4): 249–256
- Hu B, Li D, Liu X, et al (2017). Engineering non-transgenic gynoeccious cucumber using an improved transformation protocol and optimized CRISPR/Cas9 system. *Mol Plant*, 10 (12): 1575–1578
- Kahana A, Silberstein L, Kessler N, et al (1999). Expression of ACC oxidase genes differs among sex genotypes and sex phases in cucumber. *Plant Mol Biol*, 41 (4): 517–528
- Kamachi SI, Mizusawa H, Matsuura S, et al (2000). Expression of two 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase genes, *CS-ACS1* and *CS-ACS2*, correlated with sex phenotypes in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.). *Plant Biotechnol*, 17 (1): 69–74
- Kamachi SI, Sekimoto H, Kondo N, et al (1997). Cloning of a cDNA for a 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase that is expressed during development of female flowers

- at the apices of *Cucumis sativus* L. Plant Cell Physiol, 38 (11): 1197–1206
- Knopf RR, Trebitsh T (2006). The female-specific *Cs-ACSIG* gene of cucumber. A case of gene duplication and recombination between the non-sex-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene and a branched-chain amino acid transaminase gene. Plant Cell Physiol, 47 (9): 1217–1228
- Kubicki B (1969). Investigations of sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). VI. Androecism. Genet Pol, 10: 87–99
- Lai YS, Shen D, Zhang W, et al (2018). Temperature and photoperiod changes affect cucumber sex expression by different epigenetic regulations. BMC Plant Biol, 18: 268
- Lai YS, Zhang X, Zhang W, et al (2017). The association of changes in DNA methylation with temperature-dependent sex determination in cucumber. J Exp Bot, 68 (11): 2899–2912
- Lee JH, Kim YC, Jung Y, et al (2019). The overexpression of cucumber (*Cucumis sativus* L.) genes that encode the branched-chain amino acid transferase modulate flowering time in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Rep, 38: 25–35
- Li Z, Huang S, Liu S, et al (2009). Molecular isolation of the *M* gene suggests that a conserved-residue conversion induces the formation of bisexual flowers in cucumber plants. Genetics, 182 (4): 1381–1385
- Li Z, Pan J, Guan Y, et al (2008). Development and fine mapping of three co-dominant SCAR markers linked to the *M/m* gene in the cucumber plant (*Cucumis sativus* L.). Theor Appl Genet, 117 (8): 1253–1260
- Li Z, Wang S, Tao Q, et al (2012). A putative positive feedback regulation mechanism in *CsACS2* expression suggests a modified model for sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). J Exp Bot, 63 (12): 4475–4484
- Light KM, Wisniewski JA, Vinyard WA, et al (2016). Perception of the plant hormone ethylene: known-knowns and known-unknowns. J Biol Inorg Chem, 21 (5–6): 715–728
- Liu X, Ning K, Che G, et al (2018). CsSPL functions as an adaptor between HD-ZIP III and CsWUS transcription factors regulating anther and ovule development in *Cucumis sativus* (cucumber). Plant J, 94 (3): 535–547
- Martin A, Troadec C, Boualem A, et al (2009). A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. Nature, 461 (7267): 1135–1138
- Miao M, Yang X, Han X, et al (2011). Sugar signalling is involved in the sex expression response of monoecious cucumber to low temperature. J Exp Bot, 62 (2): 797–804
- Mibus H, Tatlioglu T (2004). Molecular characterization and isolation of the *F/f* gene for femaleness in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Theor Appl Genet, 109 (8): 1669–1676
- Ming R, Bendahmane A, Renner SS (2011). Sex chromosomes in land plants. Annu Rev Plant Biol, 62: 485–514
- Murase K, Hirano Y, Sun TP, et al (2008). Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. Nature, 456 (7221): 459–463
- Nitsch JP, Kurtz Jr EB, Liverman JL, et al (1952). The development of sex expression in cucurbit flowers. Am J Bot, 39: 32–43
- Niu H, Liu X, Tong C, et al (2018). The *WUSCHEL-related homeobox1* gene of cucumber (*CsWOX1*) regulates reproductive organ development. J Exp Bot, 69 (22): 5373–5387
- Pan J, Wang G, Wen H, et al (2018). Differential gene expression caused by the *F* and *M* loci provides insight into ethylene-mediated female flower differentiation in cucumber. Front Plant Sci, 9: 1091
- Perl-Treves R, Kahana A, Rosenmann N, et al (1998). Expression of multiple *AGAMOUS*-like genes in male and female flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.). Plant Cell Physiol, 39 (7): 701–710
- Pike LM, Peterson CE (1969). Gibberellin A₄/A₇, for induction of staminate flowers on the gynoeceous cucumber (*Cucumis sativus* L.). Euphytica, 18: 106–109
- Plackett ARG, Ferguson AC, Powers SJ, et al (2014). DELLA activity is required for successful pollen development in the Columbia ecotype of *Arabidopsis*. New Phytol, 201 (3): 825–836
- Plackett ARG, Thomas SG, Wilson ZA, et al (2011). Gibberellin control of stamen development: a fertile field. Trends Plant Sci, 16: 568–578
- Prescott AM, McCollough FW, Eldreth BL, et al (2016). Analysis of network topologies underlying ethylene growth response kinetics. Front Plant Sci, 7: 1308
- Rosa JT (1928). The inheritance of flower types in *Cucumins* and *Citrullus*. Hilgardia, 3: 233–250
- Saito S, Fujii N, Miyazawa Y, et al (2007). Correlation between development of female flower buds and expression of the *CS-ACS2* gene in cucumber plants. J Exp Bot, 58 (11): 2897–2907
- Song S, Qi T, Huang H, et al (2013). Regulation of stamen development by coordinated actions of jasmonate, auxin, and gibberellin in *Arabidopsis*. Mol Plant, 6 (4): 1065–1073
- Sun TP (2010). Gibberellin-GID1-DELLA: a pivotal regulatory module for plant growth and development. Plant Physiol, 154 (2): 567–570
- Tanurdzic M, Banks JA (2004). Sex-determining mechanisms in land plants. Plant Cell, 16: S61–S71
- Trebitsh T, Staub JE, O'Neill SD (1997). 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*, 113 (3): 987–995
- Wang DH, Li F, Duan QH, et al (2010). Ethylene perception is involved in female cucumber flower development. *Plant J*, 61 (5): 862–872
- Wang KLC, Li H, Ecker JR (2002). Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 14: S131–S151
- Wang R, Lin YE, Jin Q, et al (2018). RNA-Seq analysis of gynoecious and weak female cucumber revealing the cell cycle pathway may regulate sex determination in cucumber. *Gene*, 687: 289–297
- Wang X, Gao D, Sun J, et al (2016). An exon skipping in a *SEPALLATA-Like* gene is associated with perturbed floral and fruits development in cucumber. *J Integr Plant Biol*, 58 (9): 766–771
- Yamasaki S, Fujii N, Matsuura S, et al (2001). The *M* locus and ethylene-controlled sex determination in andromonoecious cucumber plants. *Plant Cell Physiol*, 42 (6): 608–619
- Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H (2003). 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*, 26 (4): 537–546
- Zhang H, Li A, Zhang Z, et al (2016). Ethylene response factor TERF1, regulated by ETHYLENE-INSENSITIVE3-like factors, functions in reactive oxygen species (ROS) scavenging in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Sci Rep*, 6: 29948
- Zhang Y, Liu B, Yang S, et al (2014a). A cucumber *DELLA* homolog *CsGAIP* may inhibit staminate development through transcriptional repression of B class floral homeotic genes. *PLoS ONE*, 9 (3): e91804
- Zhang Y, Zhang X, Liu B, et al (2014b). A *GAMYB* homologue *CsGAMYB1* regulates sex expression of cucumber via an ethylene-independent pathway. *J Exp Bot*, 65 (12): 3201–3213
- Zhang Y, Zhao G, Li Y, et al (2017). Transcriptomic analysis implies that GA regulates sex expression via ethylene-dependent and ethylene-independent pathways in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Front Plant Sci*, 8: 10
- Zhang Z, Mao L, Chen H, et al (2015). Genome-wide mapping of structural variations reveals a copy number variant that determines reproductive morphology in cucumber. *Plant Cell*, 27 (6): 1595–1604
- Zhao J, Liu M, Jiang L, et al (2014). Cucumber *SUPERMAN* has conserved function in stamen and fruit development and a distinct role in floral patterning. *PLoS ONE*, 9 (1): e86192
- Zhao W, Chen Z, Liu X, et al (2018). *CsLFY* is required for shoot meristem maintenance via interaction with WUSCHEL in cucumber (*Cucumis sativus*). *New Phytol*, 218: 344–356
- Zhou Y, Ahammed GJ, Wang Q, et al (2018). Transcriptomic insights into the blue light-induced female floral sex expression in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Sci Rep*, 8: 14261

Research progress of sex determination in cucumber

ZHOU Geng^{1,3}, CHEN Chen², LIU Xiao-Hong³, LU Xiang-Yang², TIAN Yun^{2,*}, CHEN Hui-Ming^{1,3,*}

¹Long Ping Branch, Graduate School of Hunan University, Changsha 410125, China

²College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410125, China

³Hunan Vegetable Research Institute, Hunan Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410125, China

Abstract: Cucumber (*Cucumis sativus*) is one of the model plants for sexual studies. Sex determination of cucumber is of great significance for the increase of bear fruit yield from female flowers. Researches suggest that sex in cucumber plant is modified by sex determination genes, environmental conditions and plant hormones. This paper reviews recent advances relating to sex determination in cucumber, and outlooks the developmental mechanism of unisexual flower and spatiotemporal expression of sex-determining genes in cucumber.

Key words: cucumber; sex determination; sex-determining gene expression; hormone regulation

Received 2019-02-26 Accepted 2019-06-19

This work was supported by the Plan for Fostering Talents and Training Innovative Teams in Agricultural Science Research (Team of Innovation and Utilization of Germplasm for Cucurbits and Vegetables), the National Natural Science Foundation of China (31471871), the National Basic Research Program of China (2016YFD0100300 and 2018YFD0100702), the Central Committee Guides Local Science and Technology Development Project of Hunan Province (2019XF5014), and the Agricultural Science and Technology Innovation Fund Project of Hunan Province (2018ZD03-1).

*Co-corresponding authors: Tian Y (tianyuan@hunau.edu.cn), Chen HM (huiminghm@163.com).