植物学通报 2002，19（6）：684～691
Chinese Bulletin of Botany

植物性别分化的遗传基础与标记物研究①

[1]娄群峰 [2]余纪柱 [1]陈劲枫② [1]庄飞云

[1]（作物遗传与种质创新国家重点实验室，南京农业大学蔬菜研究所 南京 210095）

[2]（上海农科院园艺研究所 上海 201106）

摘要 性别分化是植物个体发育的重要阶段，其分化机理的阐明不仅在发育生物学中具有重要的理论意义，而且具有极为重要的实践价值。遗传标记，尤其是近年来快速发展起来的蛋白质、分子标记等技术，在揭示植物性别分化机理的研究中起着越来越重要的作用。本文在比较不同开花系统植物性别分化的遗传基础上，综述了各类遗传标记在植物性别分化中的研究和应用，包括形态标记、蛋白质标记、同工酶标记和分子标记等，并对各种遗传标记在性别分化研究应用中的优缺点进行了分析。

关键词 植物性别分化，遗传基础，遗传标记

Studies on Genetic Bases and Markers of Sex Differentiation in Plants

[1]LOU Qun-Feng [2]YU Ji-Zhu [1]CHEN Jin-Feng② [1]ZHUANG Fei-Yun

[1]（*National Key Laboratory of Plant Genetics and Germplasm Enhancement*, *Vegetable Research Institute*, *Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210095）

[2]（*Horticulture Institute*, *Shanghai Academy of Agricultural Sciences*, Shanghai 201106）

Abstract Sex differentiation is an important stage in plant ontogeny. The clarification of its mechanism is of importance to the developmental biology both in theory and in practice. Genetic markers, especially the protein and molecular markers developed in recent years, are playing more and more important role in elucidating the mechanism of sex determination. With comparison of genetic bases of various flowering systems, this paper reviews the studies of various genetic markers including morphology, protein, isoenzyme and molecular marker and their application in plant sex determination. The advantage and disadvantage of different marker systems are briefly discussed.

Key words Plant sex differentiation, Genetic base, Genetic marker

植物的性别分化主要是指花器官中雌雄蕊的分化发育，包括雌雄配子体的发育过程。植物的性别分化与作物的产量和品质都有密切的关系，比如麻类作物，其雄株纤维品质优于雌株，而以果实为收获对象的瓜果类作物，较多的雌花是获得高产的基础。因此，研究植物的性别分化机理及其遗传标记，进行性别调控，尤其是在幼苗期时鉴定植株的性别，具有重要的理论意义和实践价值。

性别分化作为植物个体发育的一个重要阶段，具有复杂性、多样性等特点，其研究已

① 上海市科技兴农重点攻关项目（2001-3-3）资助。

② 通讯作者。Author for correspondence. E-mail：jfchen@njau.edu.cn

作者简介：娄群峰，女，1972 年 11 月出生，工作于江苏省农科院农业资源与环境中心，现在南京农业大学攻读博士学位。参加研究课题 5 项。已发表论文 8 篇。陈劲枫，男，博士，1959 年出生，南京农业大学博士生导师，教授。发表论文 30 余篇（8 篇被 SCI 收录）。农业部“有突出贡献的中青年专家”，“中国青年科技奖”获得者，教育部“跨世纪优秀人材培养计划”入选者。

收稿日期：2002-01-12 接受日期：2002-05-22 责任编辑：孙冬花

成为植物发育生物学领域中的一个热点。用于植物性别分化机理研究的实验系统主要有单性花和两性花两种。单性花实验系统主要以玉米(*Zea mays* L.)、山靛(*Mercurialis annua* L)为模式植物，两性花实验系统的模式植物主要有拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)和西红柿(*Lycopersicum esculentum* Mill.)等。虽然已有多个性别特异基因及其cDNA被克隆，但由于性别分化的复杂性，目前对分化机理仍未有明确的报道。

遗传标记的研究是植物性别分化及调控研究的重要手段之一，其中应用较多的主要有形态标记、遗传分子标记和特异基因表达产物标记等。由于分子生物学技术的发展，同工酶、蛋白质等生物大分子分析技术的完善，以及分子标记技术的日趋成熟，使得遗传标记的研究在揭示植物性别分化机理中起着越来越重要的作用。本文比较了不同开花系统植物性别分化的遗传基础，在此基础上综述了各类遗传标记在植物性别分化研究中的应用，同时对各种遗传标记在性别分化研究应用中的优缺点进行了简要分析。

1　植物性别分化的遗传基础

植物花器官的性别特征表现出多种类型，主要归结为雌雄异株和雌雄同株两种。其中雌雄同株中又包括同株异花、两性花、雌全同株和雄全同株等几种类型。植物性别分化本质上由植物的基因所决定。因此，不同的性别体现了植物体中遗传物质的差异。

1.1　雌雄异株植物

在一些雌雄异株植物中，性别决定的遗传基础与动物有着非常相似的特征，可以从细胞学上鉴别出性别染色体，即雌株为同型性染色体，雄株为异型性染色体。目前已知有25 科 70 余种植物含有性染色体(任吉君等，1993)。

石竹科的女娄菜(*Melandrium album* Garcke)即属于 XY 型性决定，Y 染色体大于 X 染色体，Y 染色体携带决定雄性的基因，X 染色体上大部分为决定雌性的基因。与女娄菜相似具有性染色体的植物还有大麻(*Cannibis sativas* L.)、菠菜(*Spinacia oleracea* L.)、银杏(*Ginkgo biloba* L.)等。白麦瓶草(*Silene latifolia* L.)在 Y 染色体存在时，植株表现为雄性，没有 Y 染色体时为雌性，而与 X 染色体数目和常染色体套数无关。蘚类植物 *Sphaerocarpus clonellili* 也属于 XY 型性染色体决定性别，但据研究其 X 染色体大于 Y 染色体(张霞和王绍明，2001)。

一些植物的性别由性染色体与常染色体之间的平衡决定。如酸模(*Bumex acetosa* L.)及一些近缘种中，虽然也具有 XY 染色体，但植株性别主要由 X 染色体与常染色体之间的平衡决定，Y 染色体对性别决定没有影响。其正常雌性株染色体为 XX + 12，雄株为 XY_1Y_2 + 12，即当 X/2A = 1 时，受精卵发育成正常雌株，当 X/2A = 0.5 时，发育成雄株，而当 2X/3A = 0.67 时，则为雌雄同花。

另外一些染色体决定性别的植物属于 XO 型的雄异配子型。如苔草(*Zanthoxylum piperitum* L.)和薯蓣属中的某些种均属于 XO 型性别决定方式，即雌株含两个 X 染色体，雄株有一个 X 染色体。

其它一些雌雄异株植物的性别是由一对或几对等位基因决定。如石刁柏(*Asparagus officinalis* L.)性别即由一对等位基因控制，而且决定雄性的基因相对于决定雌性的基因为显性(孟金陵，1997)。

1.2 雌雄同株植物

雌雄同株植物不同于某些雌雄异株植物,其性别决定中没有专门决定性别的性染色体存在。由于雌雄两性在同一植株上发生,其性别决定的遗传机制较雌雄异株植物更为复杂,性别特征一般由两个或两个以上的基因或复等位基因决定。例如玉米的性别即由两个基因决定。在正常情况下,玉米为雌雄同株植物,雄花为圆锥花序,生于植株顶端,雌花为穗状花序,生长在植株中下部叶腋处。雌花序由显性基因 *Ba* 控制,雄花序由显性基因 *Ts* 控制。当隐性的雌花序不结籽基因 *ba* 纯合时,尽管植株表面仍具有雌穗的外形,但不能长出胚珠,没有花丝,成为雄株。当 *ts* 纯合时,可使雄花序变成雌花序,不能产生花粉,而能受精结实,成为雌株。当基因型为 *babatsts* 时,植株在顶端长出雌穗,叶腋处雌花序仅有外形(孟金陵,1997)。

研究认为黄瓜(*Cucumis sativus* L.)的性别形成由两对独立基因控制(MmFf),M 基因控制黄瓜植株性别是单性花(M-)或两性花(mm),*F* 基因能加速植株的性转变过程,决定雌性化的程度(FF > > Ff > > ff)。纯雌株基因型为 M-F-,雌雄同株为 M-ff,两性花株为 mmFf,雄全株基因为 mmff(陈惠明和刘晓红,1999)。

葫芦科的喷瓜(*Ecballium elaterium* A. Rich.)其性别由一个基因座上的三个复等位基因 a^D、a^+、a^d 决定,其显隐性关系是 $a^D > a^+ > a^d$。a^D 决定雄性,a^+ 决定雌雄同株,a^d 决定雌性。三个等位基因的不同组合决定植株性别,a^Da^+、a^Da^d 为雄株,a^+a^+、a^+a^d 为雌雄同株,a^da^d 为雌株。

多基因控制性别的现象可以草莓(*Fragaria ananassa* Duchesne)为例,其性别的遗传相当复杂。草莓雌株的基因型为 AAGGzzγα,雄株基因型为 AAGGzzαα,其中 *A* 为雄蕊发育因子,*G* 为雌蕊发育因子;*Z* 为复合因子,控制 *A* 和 *G* 发生的时间和部位;α 和 γ 是性别实现因子,其中 α 为雄性因子,γ 为雌性因子(孟金陵,1997)。

2 植物性别分化中标记物的研究

2.1 形态及解剖标记

有些植物在苗期即表现出雌雄株间形态上的差异,如菠菜雌株较雄株丛生叶发达。石刁柏雌株地上茎的数量比雄株少,但较粗大,雄株的产量约比雌株多 20% ~ 30%。然而,大多数植物在幼苗期外形上并无明显的第二性征可用来鉴别其性别,仅当其生殖器官(即花器官)原基开始发育后才逐渐表现出性别差异,且这种差异也仅体现在生殖器官上,而在其它营养体部分仍较难区分。

早期对于植物性别分化的研究主要集中于花器官的形态解剖上。这种花原基初始发育时形态解剖上的标记对于精确取样,并进行花器官上特异基因产物的研究,以及进一步研究特异基因的表达机理有着非常重要的作用。Sherry 等(1993)研究发现,菠菜花发育时花被片启动之前,花原基大小一致,随后雄蕊原基发育速度较快,雄花产生螺旋式排列的 4 个萼片和 4 个雄蕊;雌花则在雌蕊群可见之前,就产生两个膨大互生的花被部分。雄花中未见雌花发生过的痕迹。

http://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-174

瓜类花芽分化初期的形态学特征分为两种情况。一种是遗传上决定的雄花芽在花瓣原基连接缝隙周围上部形成三个雄蕊原基,并连续发育形成花药、花丝;而在出现雄蕊原

基的同时，于花瓣原基缝隙的底部形成雌蕊原基突起，但是发育极为缓慢，不久便停止发育，形成花托底部具有退化雌蕊的正常雄花。另一种是遗传上潜在的雌花芽，在花瓣原基凸起中间，有向下凹陷的空隙。在空隙周围的上部形成雄蕊原基，但发育很缓慢，不久便停止发育，而与此同时，在这空隙底部附近开始隆起三个雌蕊原基，进而迅速发育，分化成柱头、花柱和子房，并在花被和花柱基部之间产生蜜腺，最后发育成为具有雄蕊痕迹的正常雌花（应振士和李曙轩，1989）。

任吉君和王艳（1994）认为，黄瓜一般在子叶展平后，花原基即已经形成，随后在花原基侧顶端首先发生五个萼片原基，接着在其内侧相间位置分化出花瓣原基，随后进一步在内侧形成五个雄蕊原基，继而发生雌蕊原基，并很快进行性别决定，进入单性期。当第一片真叶全展后，13 节花芽已开始分化，而 6 节以下的花芽性别已决定。因此，可以认为性别已经决定部分是在花芽分化节位下数 8 节左右，也即生长点下数第 11 节左右。所以，生产上用硝酸银诱导全雌性植株产生雄花必须在幼苗期时进行处理。

2.2　遗传分子标记

自从 80 年代末期出现 RFLP（限制性内切酶片断长度多态性，restriction fragment length polymorphism）标记以来，至今已发展了多种分子标记，如 RAPD（随机扩增产物多态性 DNA，random amplified polymorphic DNA）、AFLP（扩增的限制性片断长度多态性，amplified fragment length polymorphism）、SSR（简单重复序列，又称微卫星序列，simple sequence repeat）、SCAR（Sequence-characterized amplified regions）等标记。由于分子标记具有能直接反映植物基因 DNA 水平上的差异、其测定过程不受植物发育阶段的影响和多态性水平极高等优点，近十年来已被越来越多地用于植物性别分化研究中。至今为止，已报道有多种遗传分子标记在植物的性别辅助选择育种中起着重要的作用。然而，这些与雌性或雄性基因紧密连锁的分子标记大多见于雌雄异株植物中，在雌雄同株植物上具有应用价值的性别连锁分子标记却较少报道。这主要与不同开花系统植物的遗传机制的复杂程度有关。

2.2.1　RAPD 标记和 SCAR 标记　RAPD 标记是 20 世纪 90 年代初在 PCR 的基础上发展起来的随机扩增的 DNA 多态性分析（Williams *et al*，1990）。由于其操作简便，所需 DNA 量较少等优点，在植物性别分化研究中应用较多，但是其稳定性不够，且大多为共显性标记，所以在获得 RAPD 标记后，一般将其转化为 SCAR 标记，才能在实践中得到较好的应用。SCAR 标记是在获得 RAPD 标记的基础上，根据 RAPD 片段的序列设计 20 个碱基左右长度的引物，对基因组进行特异性扩增。

RAPD 标记在植物的辅助选择育种中一般与 BSA 法（bulked segregation analysis）或 NILs（near isogenic lines）结合使用。Alstrom 等（1998）利用 BSA-RAPD 结合的方法对雌雄异株植物 *Salis viminalis* 进行性别连锁分析，在筛选的 380 个随机引物中发现一个 354bp 的雌株特异片段，并分析认为此片段与决定雌性有关的常染色体上的一位点紧密连锁。Parasnis 等（2000）在番木瓜（*Carica papaya* L.）中获得了一个 831bp 的雄性特异 RAPD 片段，并将其转化为 SCAR 标记，同时优化了一整套包括 DNA 提取和 PCR 的方法，可对大批量的番木瓜幼苗进行雌性性别选择。Mandolino 等（1999）在大麻（*Cannabis sativa* L.）中发现了雄性特异的 $OPA8_{400}$ 标记，并转化成了 SCAR 标记。Gill 等（1998）在中华猕猴桃中获得 2 个性连锁 RAPD 标记，并将其中一个成功地转化为 SCAR 标记，目前已在中华猕猴桃幼苗的性别

http://www.plantphysiology.com.cn

鉴定中广泛应用。

Trebitsh 等(1997)采用简并引物扩增出了黄瓜中编码 ACC 合成酶基因序列(CS-ACS1),通过 Southern 杂交发现在重组近交全雌性系(MMFF)中存在一个额外的编码 ACC 合成酶基因序列(CS-ACS1G),并且与 F_2 分离群体性表型(即全雌 F 位点)分离结果的相关性达到 100%。Serquen 等(1997)利用重组近交系构建了 77 个 RAPD 标记和 3 个基因(*F*, *de*, *ll*)组成的 80 个位点连锁图谱,分为 9 个连群,覆盖基因组的总长度约 600 cm,连锁分析表明,*F* 位点可定位于连锁群 B 上的 44 和 31 cm 的两个标记之间。

2.2.2 SSR 标记 微卫星 DNA 的组成基元是 1 ~ 6 核苷酸,例如 $(CA)_n$、$(GAG)_n$、$(GACA)_n$ 等,这些序列广泛存在于真核细胞的基因组,由于串联重复的数目是可变的而呈现出高度多态性。检测 SSR 标记的原理是利用简单重复的寡核苷酸探针与已经过限制性内切酶消化过的基因组 DNA 进行 Southern 杂交,获得多态性标记。后来,又发展出 SSR-PCR 标记,即是根据重复序列两侧碱基序列设计特定引物进行 PCR 扩增获得多态性标记。Parasnis 等(1999)研究发现微卫星标记 $(GAGA)_4$ 在番木瓜雌雄性别中表现出差异。Danin 等(2000)报道微卫星标记 CSTA050 与控制黄瓜全雌性别的 *F* 位点连锁距离为 7.4 cm。

2.2.3 AFLP 标记 AFLP 标记是荷兰 Keygene 公司发展的一种 DNA 指纹技术。其原理是基因组 DNA 经限制性内切酶完全消化后,在限制性片段两端连接上人工接头作为扩增的模板。设计的引物与接头和酶切位点互补,并在 3′-端加上 2 ~ 3 个碱基,在基因组被酶切后,只有那些与引物 3′-端互补的片段才能得到扩增。Terauchi 和 Kahl(1999)使用 271 个 AFLP 标记构建 *Dioscrea tokoro* L. 的遗传图谱,发现 10 个 AFLP 位于性染色体上。Spada 等(1998)利用 RFLP、RAPD、AFLP 和同工酶标记构建了石刁柏遗传图谱,发现共 33 个标记定位于性染色体上,其中包含 18 个 AFLP 标记,与性别决定因子距离最近的是 AFLP SV 标记,为 3.2 cm。Reamon 等(2000)获得 9 个与石刁柏性位点连锁的 AFLP 标记,其中三个与性位点连锁紧密,遗传距离分别仅为 0.5、0.7 和 1 cm,这些标记能够区分具有 XX、XY、YY 染色体的植株。

2.3 特异基因表达产物标记

由于大多数植物单性花器官中均残留有相反性型性器官痕迹,说明多数花发育早期阶段两种性器官原基均被启动,而随后由于基因及环境、激素等因素复杂的相互作用导致一种性器官原基发育停滞或败育,另一种性型占优势而发育成该种单性花。因此,研究花器官发育过程,分析基因表达的特异大分子,并测定其结构,制作成探针(cDNA 探针),利用原位杂交技术定位性别分化特异基因或分离相关基因,是进行性别决定基因的研究并进行调控的重要途径。

性别分化过程中大分子标记物主要有蛋白质如同工酶、特异 tRNA 和可转录 mRNA,其中蛋白质是性别分化中最重要的大分子标记物(寿森炎和汪俏梅,2000)。

2.3.1 特异蛋白质分子标记 特异蛋白质分子标记的研究方法主要有聚丙烯酰胺凝胶双向电泳和聚丙烯酰胺凝胶印迹转移电泳,前者包括等电聚焦/十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶双向电泳(IEF/SDS-PAGE)和等电聚焦/孔径梯度-聚丙烯酰胺凝胶微型双向电泳(IEF/PG-PAGE)。聚丙烯酰胺凝胶双向电泳对蛋白质的分离效率相当高。以目前的技

术，采用 IEF/SDS-PAGE 结合同位素标记技术可分离 5 000 个不同的蛋白质组分（何忠效和张树政，1999）。

林鸣和曹宗巽（1996）在黄瓜器官特异蛋白的研究中，利用 SDS 单向电泳和 IEF/SDS 双向电泳对黄瓜的花器官可溶性蛋白进行了比较分析，发现雄蕊的 18.8 kD、28.5 kD、31.0 kD、37.0 kD 和 39.0 kD，以及花柱中的 45.0 kD 和子房中的 32.5 kD 蛋白，分别为各自器官中的器官特异蛋白质。Vergne 等（1993）以 IEF-PAGE 和 SDS-PAGE 电泳分析技术发现了一个与玉米雄性相关的分子量为 32 kD 的特异蛋白质分子 MAR32。汪俏梅和曾广文（1998）在苦瓜（*Momordica charantia* L.）研究中发现了一些与苦瓜性别分化相关的特异蛋白，并提出其中一个 11 kD 的“关键蛋白”与雌性分化有关，另一个 30 kD 的“关键蛋白”与雄性分化有关。Furuyama 和 Dzelzkalns（1999）在 *Brassica* 花中分离到一个分子量为 19.1 kD 的特异蛋白 PCP，利用 PCP 特异抗体检测植株各部分表明，该蛋白仅在花器官中出现，且雌蕊中的量远高于雄蕊，根叶等营养体中未能检测到，分析认为 PCP 蛋白可能与雌蕊的发育有关。

2.3.2　同工酶标记　酶是基因表达的直接产物，同工酶谱的器官组织特异性也反映了基因表达的特异性。目前与性别分化有关的同工酶研究大多集中在过氧化物酶同工酶和酯酶同工酶在雌雄器官中的差异研究，其方法与特异蛋白质分子研究相似。Boissay 等（1996）根据山靛中存在与雄性相关的特异的过氧化物酶，用编码过氧化物酶特异位点的简并寡聚核苷酸探针从山靛的雄花 cDNA 文库中筛选出过氧化物酶的 cDNA 克隆——M11，再以 M11 经 EcoR Ⅰ 酶切的片段为探针进行 Northern 印迹分析，发现了一个在雄花中优势表达的过氧化物酶基因。

艾辛等（2000）研究黄瓜二叶期时子叶和真叶中的过氧化物酶、多酚氧化酶和超氧化物歧化酶同工酶与黄瓜性别表现的关系发现，纯雌株比雌雄株酶活性强、酶带数量多，可作为黄瓜纯雌株早期鉴定的标记，尤其是真叶中多酚氧化酶同工酶 Rf = 0.287 表现稳定，鉴定成功率高。李曙轩和傅炳通（1979）也曾报道瓠瓜与黄瓜在雌性化或雌性越强的品种中过氧化物同工酶的活性就越强，且在黄瓜中过氧化物同工酶的活性与雌雄的比值呈正相关。赵云云等（1996）对构树（*Broussonetia papyrigera*（L.）Vent）性别与过氧化物同工酶的关系研究表明，雌株酶活性高于雄株。沈德绪（1988）认为葡萄（*Vitis vinifera* L.）和中华猕猴桃（*Actinidia chinensis* Planch.）中雌株酶带数也比雄株多。另外在银杏、菠菜中也有过类似的报道（钟诲文等，1982；曹宗巽等，1980；Penel and Greppin，1972）。分析认为，过氧化物同工酶与雌性相关性的原因可能与其促进乙烯的释放有关（应振士和李曙轩，1990）。

2.3.3　mRNA 或 cDNA 分子标记　植物的发育过程是不同基因时空表达的结果。因此，比较不同器官或不同基因型在基因表达上的差异，即 mRNA 分子种类的差别，是进一步研究植物发育过程中特定基因的表达机理和基因克隆的重要途径。目前，获得这种 mRNA 或 cDNA 分子标记并进行基因克隆的主要方法是应用差别筛选法或 mRNA 差别显示法。

mRNA 差别显示法的主要原理是首先从不同器官中分离总 mRNA，根据真核基因 mRNA分子的 3′-末端的 poly(A)尾巴设计互补引物，并结合 5′-端随机引物，以此 mRNA 为模板扩增出经放射性同位素标记的 cDNA 产物。然后将扩增样品在电泳中进行分离，将

有差别表达的 DNA 条带回收,再重新扩增并克隆。再以克隆的目的 DNA 片段作探针,从 cDNA 文库或基因组文库中筛选全长的 cDNA 克隆或基因组克隆,然后再对筛选出的克隆进行序列结构分析及功能鉴定,获得特定的目的基因。Matsunaga 等(1996)以差别筛选法分离了白麦瓶草的雄性器官特异基因。Barbacar 等(1997)分离到白麦瓶草繁殖器官中早期表达的 22 个 cDNA 克隆,其中 14 个 cDNA 克隆是在花药发育最早时期表达的基因,可以作为花早期分化的发育性标记物。

3 结束语

综上所述,植物遗传标记的研究在揭示植物性别分化机理中有着相当重要的作用。其中花发育早期形态解剖的标记确定是随后进行蛋白质标记、同工酶标记、分子标记等研究的基础。对于在幼苗期进行植株的性别鉴定以分子标记较为可靠。然而,由于植物性别分化的复杂性和多样性,寻找性别特异的分子标记是非常不容易的工作,尤其对于雌雄同株、以及存在多基因互作现象的植物就更不容易。植物性别分化本质上由遗传物质所决定,性别特异基因的分离,以及其表达机理的阐明,是最终揭开植物性别分化机理的关键,特异蛋白质标记、mRNA 标记等是目前进行性别特异基因分离的重要途径。因此,随着分子生物学技术的发展、生物大分子分析技术的进步,各种特定遗传标记的研究将为植物性别分化机理的最终阐明提供更为重要的途径。

参 考 文 献

艾辛, 祝莉莉, 舒理慧, 陶晓明, 何光存, 2000. 黄瓜植株性别表现与 3 种氧化酶同工酶的关系. 武汉植物学研究, **18**(3): 184 ~ 188

任吉君, 王艳, 刘洪家, 单春华, 1993. 高等植物性别分化研究概述. 生物学杂志, **53**(3): 4 ~ 7

任吉君, 王艳, 1994. 黄瓜性别决定解剖学研究. 北方园艺, **4**: 46

何忠效, 张树政, 1999. 电泳(第二版), 第四章. 北京: 科学出版社, 139

寿森炎, 汪俏梅, 2000. 高等植物性别分化研究进展. 植物学通报, **17**(6): 528 ~ 535

应振士, 李曙轩, 1989. 瓜类性别表现的研究进展. 生物科学动态, **5**(2): 6 ~ 9

应振士, 李曙轩, 1990. 瓠瓜与黄瓜的性别表达和内源乙烯与氧化酶活性的关系. 园艺学报, **17**: 51 ~ 57

张霞, 王绍明, 2001. 植物的性别决定. 生物学通报, **36**(1): 24 ~ 25

李曙轩, 傅炳通, 1979. 黄瓜及瓠瓜的性别表现与激素控制. 植物生理学报, **510**: 83 ~ 92

汪俏梅, 曾广文, 1998. 苦瓜性别分化特异蛋白质的研究. 植物学报, **40**(3): 241 ~ 246

沈德绪, 1988. «果树育种学», 第二章. 上海: 上海科学技术出版社, 47

陈惠明, 刘晓虹, 1999. 黄瓜性型遗传规律的研究. 湖南农业大学学报, **25**(1): 40 ~ 43

孟金陵, 1997. 植物生殖遗传学, 第一章. 北京: 科学出版社, 7 ~ 11

林鸣, 曹宗巽, 1996. 黄瓜器官特异蛋白的研究. 植物学报, **38**(7): 525 ~ 529

赵云云, 田汝岭, 刘捷平, 闫毓秀, 1996. 雌雄构树过氧化物酶同工酶的比较研究. 首都师范大学学报(自然版), **17**(2): 84 ~ 87

钟诲文, 杨中汉, 朱广廉, 曹宗巽, 1982. 根据过氧化物酶同工酶图谱鉴定银杏植株的性别. 林业科学, **28**(1): 1 ~ 5

曹宗巽, 梅慧生, 杨中汉, 朱广廉, 钟诲文, 1980. 赤霉素和乙烯利对菠菜性别表现的控制与同工酶的关系. 植物生理学报, **6**(2): 150 ~ 156

Alstrom R C, Lascoux M, Wand Y C, Roberts G, Tuskan G A, 1998. Identification of a RAPD marker linked to sex determination in the basket willow (*Salix viminalis* L.). *Journal of Heredity*, **89**: 44 ~ 49

Barbacar N, Hinnisdaels S, Farbos I, Moneger F, 1997. Isolation of early genes expressed in reproductive organs of the dioecious white campion (*Silene latifolia* L.) by subtraction cloning using an asexual mutant. *Plant Journal*, **12**(4): 805 ~ 817

Boissay E, Delaigue M, Sallaud C, Esnault R, Kahlm G, 1996. Predominent expression of a peroxidase gene in staminate flowers of *Mercurialis annua*. *Plysiol Plant*, **96**(2): 251 ~ 257

http://www.chinbullbotany.com

Danin P Y, Reis N, Baudracco A S, Pitrat M, Staub J E, Oliver M, Arus P, de Vicente C M, Katzir N, 2000. Simple sequence repeats in *Cucumis* mapping and map merging. *Genome*, **43**: 963 ~ 974

Furuyama T, Dzelzkalns V A, 1999. A novel calcium-binding protein is expressed in *Brassica* pistils and anthers late in flower development. *Plant Molecular Biology*, **39**(4): 729 ~ 737

Gill G P, Harvey C F, Gardner R C, Fraser L G, 1998. Development of sex-linked PCR markers for gender identification in *Actinidia*. *Theor Appl Genet*, **97**(3): 439 ~ 445

Mandolino G, Carboni A, Forapani S, Faeti V, Ranalli P, 1999. Identification of DNA markers linked to the male sex in dioecious hemp (*Cannabis sativa* L.). *Theor Appl Genet*, **98**(1): 86 ~ 92

Matsunaga S, Kawano S, Takano H, Uchida H, Sakai A, 1996. Isolation and developmental expression of male reproductive organ-specific genes in a dioecious campion *Melandrium album*. *Plant Journal*, **10**(4): 679 ~ 689

Parasnis A S, Ramakrishna W, Chowdari K V, Gupta V S, Ranjekar P K, 1999. Microsatellite (GATA)n reveals sex-specific differences in papaya. *Theor Appl Genet*, **99**(6): 1047 ~ 1052

Patasnis A S, Gupta V S, Tamhankar S A, Ranjekar P K, 2000. A highly reliable sex diagnostic PCR assay for mass screening of papaya seedlings. *Molecular Breeding*, **6**(3): 337 ~ 344

Penel C L, Greppin H, 1972. Evolution of the auxin-oxidase and peroxidase activity during the spinach's photoperiodic induction and sexualistion. *Plant Cell Physiol*, **13**(1): 151 ~ 156

Reamon B S M, Jung C, 2000. AFLP-derived STS markers for the identification of sex in *Asparagus officinalis* L. *Theor Appl Genet*, **100**(3 ~ 4): 432 ~ 438

Serquen F C, Bacher C J, Staub J E, 1997. Mapping and QTL analysis of a narrow cross in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using random amplified polymorphic DNA markers. *Molecular Breeding*, **3**: 257 ~ 268

Sherry R A, Eckard K J, Lord E M, 1993. Flower development in dioecious *Spinacia oleracea* (*Chenopodiaceae*). *Amer J Bot*, **80**: 283 ~ 291

Spada A, Caporali E, Marziani G, Portaluppi P, Restivo F M, Tassi F, Falavigna A, 1998. A genetic map of Asparagus officinalis based on integrated RFLP, RAPD and AFLP molecular markers. *Theor Appl Genet*, **97**(7): 1083 ~ 1089

Terauchi R, Kahl G, 1999. Mapping of the *Dioscorea tokoro* genome: AFLP markers linked to sex. *Genome*, **42**(4): 752 ~ 762

Trebitsh T, Staub J E, O'Neil S D, 1997. Identification of a 1-carboxylic acid synthase gene linked to the female (F) locus that enhances female sex expression in cucumber. *Plant Physiology*, **113**: 987 ~ 995

Vergne P, Riccardi F, Beckert M, Dumas C, 1993. Identification of a 32-kDa anther marker protein for androgenic reponse in maize. *Theor Appl Genet*, **86**: 843 ~ 850

Williams J G K, Kubelik A R, Livak K J, 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucl Acids Res*, **18**: 6231 ~ 6235

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-174