

- cad. USA., **94**:4188-4192.
 [17] Paria, B. C. et al., 1996, *Mol. Reprod. Dev.*, **45**:183-192.
 [18] Paria, B. C. et al., 1999, *Biol. Reprod.*, **60**:1151-

1157.
 [19] Das, S. K. et al., 1995, *Proc. Natl. Acad. Sci. Acad. USA.*, **92**:4332-4336.

高等植物的性别与性别决定机制

王晓梅* 陈瑞阳
 (南开大学生物系 天津 300071)

自然界中,有性繁殖是生物繁殖的主要形式,是生物遗传物质交换、变异以及多样性的主要来源,它导致了大多数真核生物性器官及两性异型的进化。围绕性别进化和性别决定机制问题,已进行了许多研究,主要集中在两个方面:一、生物为什么出现性别、有性繁殖在自然界的分布为什么如此广泛;二、非常复杂的性别系统是如何进化的^[1]。

一个多世纪前,生物学家就提出了这样的问题:生物的性别是如何开始的?为什么分布如此广泛?但对该问题至今没有一个满意的答案。因为自然界首先出现的是无性繁殖的生物,而且仅就繁殖而言,有性繁殖需要遗传物质的交换与重组、配子的产生,受精、合子的形成以及来自父母双方遗传物质的重组等,此过程比无性繁殖复杂得多,但自然界中高等的真核生物却是有性繁殖占主导地位。在低等的脊椎动物中虽有孤雌生殖和近亲繁育,但它们只占物种的很小一部分,并且孤雌生殖常常导致该物种的快速灭绝^[2]。事实上,也没有一个大的分类群体几乎完全由孤雌生殖的物种组成。对于有性繁殖广布于自然界的现象大多数生物学家认为:有性繁殖由于遗传物质的重组,促进了遗传变异和为生物个体提供了表型变异,使生物的进化速率更快,这就保证该物种能在一个复杂、变化的生物环境中存活下来,而且更能适应环境变化,使物种得以延续,因此生物在进化过程中出现了性别,并且有性生殖成为绝大多数生物繁殖的主要方式,而在某些低等的脊椎动物、无脊椎动物和有花植物中存在的孤雌生

殖现象可能是独立进化的^[3]。

人类在农业生产实践中,早在三千多年前就知道植物有性别差异,但对植物性别的科学认识却远远落后于此,并落后于动物。真正认识植物的性别问题,是在17世纪末。Camerarius发现桑树在附近无雄株时,雌株只能形成败育的种子。他由此获得启发,进而用一年生出蕨(*Mercurialis annua*)及其他的植物进行雌株隔离试验,得到同样的结论,写就“植物的性”的著名论文。并于1694年出版了《关于植物的性别通信》一书,总结了有关植物的性问题,确认了植物性别的存在^[4]。

一、植物的性多态现象及性染色体

1. 植物的性多态现象

与动物相同,植物在漫长的进化过程中出现了性别,两性间存在着性差异,具有专门的雌性和雄性性器官,但植物性别间的差异不象动物那样明显,植物的性别差异主要表现在花器官,并无明显的第二性征^[5];并且,与动物界普遍为雌雄异体的现象相反,植物界以两性花(hermaphrodite)物种最为普遍。在调查的120 000种被子植物中,72%的物种为两性花植物^[6],而雌雄单性现象在显花植物中并不普遍,仅分别有4%和7%的被子植物为严格的雌雄单性异株(dioecious)或雌雄单性同株(mo-

* 天津农学院定向培养博士研究生。

noecious)物种。除上述性别类型外,植物的性别表型还有多种中间型,如雌花两性花同株、雄花两性花同株及三性花同株现象^[7]。由此可见植物的性类型要比动物复杂得多,表现出性的多态现象。该现象反映了不同植物在快速繁育与遗传选择之间的平衡,从而以不同的方式适应自然界。

在产生单性花的植物中,单性花是以不同的方式形成的,如在豆类(*Legume*)^[8]、芦笋(*Asparagus officinalis*)^[9]、白麦瓶草(*Melandrium album*)^[10]、玉米(*Zea mays*)^[11]等物种中,由于两性花原基的雄蕊或雌蕊在不同的发育阶段选择性的败育而形成了单性花,而大麻属(*Cannabis sativa*)^[12]、山靛属(*Mercurialis annua*)^[13]、酸模(*Rumex acetosella*)^[14],在花的发育过程中只出现雄蕊或雌蕊原基,因而发育成雄花或雌花。在一定条件下,如通过激素处理山靛属植物的相应器官可诱发产生两性花,这一现象说明,其花原基具有形成两性花的潜力。植物的性别决定是单性花形成的基础,上述植物单性花发育的实例表明:在不同的植物中,性别决定基因的作用可能发生在性器官发育的不同时期,性器官受到特定的性别决定基因的控制而选择性的败育,从而形成单性花^[15]。在植物性别类型的进化中,一般认为两性花是性别的原始类型,所有的显花植物均起源于同一雌雄两性花植物祖先,单性花的形成是进化的结果,它促进了异花受粉和遗传物质的交换^[16],而雌雄单性异株植物的进化在不同科属中又是相互独立的^[17]。

2. 植物的性染色体

自从在雌雄异株植物中发现性染色体以来,已对多种植物的性染色体进行了研究。与高等动物不同的是性染色体的异形性在高等植物中为个别现象,在显花植物中,仅有少数的雌雄异株植物具有异形性染色体^[18],然而与动物界相似,植物的异形性染色体也有多种类型^[19]。

遗传学和细胞学研究也揭示了动植物间性

染色体在结构上的异同点。如哺乳动物和白麦瓶草的Y染色体都有一个在减数分裂时与X染色体配对的拟常染色体区(pseudo-autosomal region, PAR),以及包含有性别决定基因的非重组区(nonrecombining region, NRY)^[17]。Lahn等^[20]将人类位于Y染色体NRY区的基因分为三类:第一类如SRY,与性别决定有关;第二类为管家基因,该基因在X染色体上有同源序列,因而其作用是避免X染色体失活;第三类为在睾丸特异表达的基因家族。白麦瓶草中也发现Y染色体上至少有两个与性别决定相关的基因座位,它可能与哺乳动物Y染色体上的第一类基因相当^[17,21],雄性育性相关的基因可能与哺乳动物的第三类基因相当^[17,22],而SLY1基因有可能与哺乳动物Y染色体上的管家基因相当^[23]。尽管麦瓶草和哺乳动物的Y染色体有相似性,但又有差异。人类性染色体具有性染色体特异的卫星DNA序列,Y染色体长臂的大部分为异染色质,在体细胞中一条X染色体形成的巴氏小体的结构即是高度异染色质;而麦瓶草的性染色体缺少特异的重复序列,X及Y染色体都没有大量的异染色质存在^[24]。

二、雌雄异株植物的性别决定系统

性别决定是所有的有性繁殖生物生命周期中重要的发育事件,自20世纪初,人们一直在探索植物性别决定的遗传基础,特别是单性花同株或异株植物仅具有一种功能的性器官(雄蕊或雌蕊),其性别分化更彻底,从而成为植物性别决定研究的理想材料,但本部分仅介绍典型的雌雄异株植物的性别决定系统。

与动物界相似,植物的性别决定也具有多样性,如活性的Y染色体系统、X/常染色体比例系统、常染色体显性系统也存在于植物界^[25],但在植物中尚未发现在动物(如某些爬行动物)中存在的由环境控制的性别决定系统;此外,在某些植物中(如山靛属植物)还表现出

激素控制的性转化系统^[4]。雌雄异株植物的性别决定系统已报道有三种基本类型:活性的Y染色体系统、X染色体/常染色体的比例系统、激素调控的性转化系统^[26]。

1. 活性的Y染色体性别决定系统

白麦瓶草的性别决定受到严格的遗传调控,性别表型与异形性染色体的存在具有明显的相关性。施加外源植物激素对其个体的单性花发育具有很小的影响,因此长期以来被认为是植物性别决定研究的模式系统。

白麦瓶草的性别决定系统与哺乳动物非常相似,受Y染色体严格的遗传控制,XX个体发育成雌花,XY个体发育成雄花,即使是X_nY个体,单一的Y染色体也足以诱导雄花的发育,显示了活性的Y染色体性别决定系统。



图1 Y染色体功能区

A. Westergaard的分区 B. Farbos的分区
(引自文献27)

早在1958年 Westergaard M^[17]将白麦瓶草的Y染色体分为四个功能不同的区域, Farbos I在总结了他人和自己的研究工作后,将这四个区域进行了重新的划分(图1)^[27]。缺失雌性抑制区,植株的营养体表型正常,但不再形成单性雄花,而是产生功能正常的两性花,即雌蕊的发育不再受到抑制,说明雌性抑制基因位

于该区,在野生型的雄性植物中,雌性抑制基因的作用是导致雌蕊的败育;雄性促进区具有雄性活化基因,有促进雄蕊发育的功能;花粉正常发育和可育性基因位于♂育性区内;拟常染色体区(PAR)位于Y染色体一臂的末端,在减数分裂时期,与X染色体的长臂末端特异性配对。白麦瓶草的雌性抑制基因与雄性活化基因连锁,位于Y染色体上,因此它起着促进雄性性器官发育和抑制雌性性器官发育的双重功能,而X染色体编码的基因产物对植物的发育又是必须的^[10]。

尽管白麦瓶草的雌性抑制基因与雄性活化基因都位于Y染色体上,但当黑粉菌(Smut Fungus, *Ustilago violacea*)侵染雌性植株时,能促进雄蕊的发育,形成外表与正常雄株十分相似的雄蕊,但没有正常的雄配子体发育,在花药中也没有花粉形成。这些现象说明雄性发育的大部分基因可能位于X或常染色体上^[28]。但这些基因的正常作用依赖于Y染色体上的雄性活化基因^[29]。

在Y染色体上除有性别决定和雄性育性基因外,是否还有其他基因?是否有如同人类Y染色体的管家基因? Catherine Delichere等^[23],以显微分离的Y染色体DNA为探针,筛选了成熟分裂前雄花的cDNA文库,在植物中得到了第一个位于Y染色体上的活性基因,即SLY1基因(*S. latifolia* Y-gene 1),其等位基因SLX1位于X染色体上。均编码WD(Trp-Asp)-重复蛋白(也叫WD-40重复蛋白或β类似转导素蛋白),WD-重复蛋白广泛存在于真核生物中,它具有一保守的核心区,SLY1编码的WD-重复蛋白与来自人类、果蝇、酵母以及植物如番茄、芦笋等的十多种WD-重复蛋白具有较高的同源性,其同源性在30% - 40%。在哺乳动物中,WD-重复蛋白可与细胞中的视网膜细胞瘤蛋白(Rb)相结合,参与基因的转录与调控、控制细胞的生长和分化并参与染色体结构的形成。在白麦瓶草中,SLY1和SLX1基因产物定位于核内,特别是在分裂的细胞和

开始分化的细胞内最为丰富,说明这两个基因可能是促进细胞分裂和早期分化的主要调控路径的成分。与动物中的WD-重复蛋白相似,SLY1和SLX1蛋白在白麦瓶草中可以和Rb的同源物质或其他控制细胞周期和早期细胞分化的WD-重复蛋白相互作用。研究表明:WD-重复蛋白与细胞中其他蛋白结合,控制细胞的分裂与分化,这种作用在动植物间具有相当高的保守性^[30]。

真核生物的进化中,由于异形性染色体的形成,大多数情况下导致位于性染色体上的基因表达的不均衡性。生物个体通常采用剂量补偿机制,使性连锁基因的活性在两性间均等。对于XY型的生物,剂量补偿是使X染色体连锁的基因转录水平在两性间达到平衡的过程,在分子水平上体现为一系列的基因表达调控。在动物界,不同的物种以不同的方式来实现基因剂量补偿,如果蝇通过正调控使雄性的一条X染色体上的基因转录水平提高一倍,达到雌性两条X染色体的转录水平,从进化角度而言,该机制可能是最好的一种补偿方式。线虫则通过负调控来减少雌性个体中X染色体上的基因活性。而哺乳动物的剂量补偿机制是通过雌性一条X染色体失活,使绝大多数X染色体连锁的基因只有一个等位基因转录,达到与雄性个体相应基因的转录水平相同。在植物中通过对白麦瓶草的研究发现^[31],雌株的一条X染色体复制迟,发生了DNA的超甲基化,使基因转录失活,表现出了类似哺乳动物的剂量补偿机制,即通过X染色体失活,对性连锁基因的表达进行调控。

2. X染色体/常染色体比例的性别决定系统

在植物中除活性的Y染色体性别决定系统外,某些植物表现出X染色体/常染色体比例的性别决定系统。酸模属约有十多个物种为雌雄单性异株植物,并具有明显的性染色体。雌性个体为 $2n=14,XX$,雄性个体为 $2n=15,XY_1Y_2$ ^[32]。在配子形成过程中,雌性个体形成

七个双价体,而雄性个体则形成六个常染色体双价体和性三价体,从而导致 $X:Y_1+Y_2$ 的分离。具有性染色体三体(XXY)和多体(XXY_1Y_2)的二倍体植株为雌性并可育。而在多倍体植株中,当X/常染色体的比例 ≥ 1.0 时,植株表现为雌性可育, ≤ 0.5 时,个体为雄性,而此比值在 $0.5-1.0$,可见具有两性花或间性花的个体。在Y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/常染色体的比例。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,但对雄蕊的发育没有影响。该性别决定系统与果蝇及线虫的性别决定系统甚为相似。

3. 激素调控的性转变系统

动物的性别在胚胎时期就已决定,而高等植物的性别表型要在生长、发育过程中的某个阶段才能确定,植物的性别表现不单纯的取决于本身的性别决定系统,它还与性的分化有着密切的关系,而这种分化过程取决于遗传物质与生物自身及外部条件的相互作用,最终发育为雌性或雄性个体。影响性分化具有诸多因素,如激素、光照、养分、温度、病虫害等^[4]。

山靛为雌雄异株植物,它的性别由三个独立分离的基因所决定,施加生长激素,可使雌性植株发生性逆转,产生单性雄花^[13]。吲哚乙酸可使大麻的雄株变成间性或雌性,研究表明,它可能是由于引起了构成心皮特征的正常途径的逆转所致。此外,细胞分裂素可使遗传性雄葡萄形成部分雌花,也可使山葡萄的雄株变为雌株。外源激素对植物性别的影响已毋庸置疑,植物性别的表达与植物体内本身的激素水平也有明显的关系。无论外源激素试验,还是内源激素测定,都表明吲哚乙酸有明显的雌性化作用。在雌雄异株植物中,可促使雄株转变为雌株^[4]。植物激素参与调控性别决定的过程尚不清楚,在不同植物中,在分子水平上的作用机理具有很大差异,同样的激素在不同的植物中

可能具有完全相反的效果。此外,在一些雌雄异株植物(如白麦瓶草)中,外源植物激素对性别决定的影响极小或完全没有,这也反映了植物性别决定机制的多样性^[15]。

除激素外,温度和光周期也会影响植物的性分化,如短日照处理可使大麻的雄株雌性化,低温特别是夜间低温促进大麻雌花的分化,而高温促进雄花的分化。此外,病虫害也对性别分化有一定的影响。如黑粉菌侵白麦瓶草^[28]和白剪夏罗(*Lychnis alba*)^[4]雌性植株时,子房发育受到抑制,而促进雄蕊的发育,形成外表与正常雄株十分相似的雄蕊,但花粉被霉菌孢子所取代。

雌雄异株植物为植物性别决定的研究提供了一个理想的研究系统,通过对一些典型植物的遗传及分子生物学的研究,有助于我们对植物性别决定基因及性别决定机制的认识,并对认识植物的整体发育也具有重要意义。

摘 要

生物在进化过程中出现了性别,有性繁殖是真核生物繁殖的主要形式,并导致了大多数真核生物两性异型的进化。本文简要介绍了植物的性多态现象及雌雄异株植物的性染色体,主要介绍了雌雄异株植物的性别决定系统的三种基本类型,并与动物的性别决定系统作了比较。

参 考 文 献

- [1] Hines P. et al. , 1998, *Science*, **281**: 1979.
 [2] Hodgkin J. 1992, *BioEssays*, **14**(4): 253 - 261.
 [3] Barton N H. et al. , 1998, *Science*, **281**: 1986 - 1990.

- [4] 孟金陵等, 1995, 植物生殖遗传学, 科学出版社, 1 - 32.
 [5] 邵宏波, 1994, 武汉植物研究, **12**(1): 85 - 94.
 [6] Yampolsky C. et al. , 1992, *Bibl. Genet*, **3**: 1 - 62.
 [7] Dellaporta, S L. et al. , 1993, *Plant Cell*, **5**: 1241 - 1251.
 [8] Tucker S C. , 1992, *Amer. J. of Bot.*, **79**: 318 - 327.
 [9] Bracale M. et al. , 1991, *Plant Sci.*, **80**: 67 - 77.
 [10] Ye D. et al. , 1991, *Plant Sci.*, **80**: 93 - 106.
 [11] De Long A. et al. , 1993, *Cell*, **74**: 757 - 768.
 [12] Mohan Ram H. et al. , 1964, *Phytomorphology*, **14**: 414 - 429.
 [13] Durance B. et al. , 1991, *Plant Sci.*, **80**: 49 - 65.
 [14] Ainsworth C. et al. , 1995, *Plant Cell*, **7**: 1583 - 1598.
 [15] 许智宏等, 1998, 植物发育的分子机理, 科学出版社, 39 - 53.
 [16] Lucia G. Le Roux. et al. , 1999, *Amer. J. of Bot.*, **86**(3): 354 - 366.
 [17] Westergaard M. , 1958, *Adv. Genet*, **9**: 217 - 281.
 [18] Parker J S. , 1990, *Chromosomes Today*, **10**: 187 - 198.
 [19] 夏仁学, 1996, 植物生理学通讯, **32**(5): 396 - 400.
 [20] Lahn B T. , et al. , 1997, *Science*, **278**: 675 - 680.
 [21] Van Nigtevecht G. 1966, *Genetica*, **37**: 307 - 344.
 [22] Donnison I S. 1996, *Genetics*, **144**: 1893 - 1901.
 [23] Delichere C. et al. , 1999, *The EMBO J.*, **18**(15): 4169 - 4179.
 [24] Matsunaga S. et al. , 1999, *Plant Cell Physiol.* **40**(1): 60 - 68.
 [25] Dellaporta S L. et al. , 1994, *Science*, **266**: 1501 - 1505.
 [26] Negrutiu I. et al. , 1991, *Plant Sci.*, **80**: 1 - 6.
 [27] Farbos I. et al. , 1999, *Genetics*, **151**: 1187 - 1196.
 [28] Scutt C P. et al. , 1997, *Plant Physiol.*, **114**: 969 - 979.
 [29] Rudatt M. et al. , 1991, *Plant Sci.*, **80**: 157 - 165.
 [30] Ach R A. et al. , 1997 *Plant Cell*, **9**: 1595 - 1606.
 [31] Vyskot B. et al. , 1993, *Mol. Gen. Genet.*, **239**: 219 - 224.
 [32] Parker J S. et al. , 1991, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **42**: 185 - 189.

《细胞生物学杂志》已委托上海科学技术出版社高精广告有限公司为广告代理,自 2001 年第二期起承接与本学科领域相关的广告。同时欢迎在我刊发布信息、消息、介绍新书等。欢迎洽谈。

广告经营许可证 沪工商广字 3101031000061 号