

小桐子花的性别与开花时间的相互关系

李 靖^{1,2}, 李庆军^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳 666303; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:通过对小桐子 (*Jatropha curcas* L.) 花序上小花的开花顺序和小花性别的观察,发现其聚伞花序中心花的性别与其开花时间相关联,同时还和周围其它小花的性别有很大的相关性。中心花若在整个花序开花的第一天开放,仅有 23.2% 的可能是雌花;若在第二天及以后开放,有 85% 以上的可能为雌花。而中心花的性别又与其它花的性别相关,中心花如为雌花,那么聚伞花序上的其它小花有 80% 的可能性为雌花;但中心花若为雄花,那么整个聚伞花序上将不会再有雌花。研究小桐子的开花行为及性别控制规律,对于进一步人工调控小桐子花的性别表达,提高小桐子的产量、培育高产稳产品种,具有重要的应用价值。

关键词: 中心花; 开花时间; 性别; 周围花; 小桐子

中图分类号: Q945.61

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)01-0001-04

The Correlation ship between Flowering Sequence and Floral Gender in the Inflorescence of *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae)

L I J ing^{1,2}, L I Q ing-jun^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Science, Mengla 666303, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: Through the observation of the flowering sequences and gender of the inflorescence of *Jatropha curcas* L., the result shows that gender of apical flower has close correlation to flowering time, and also with the gender of other flowers on the same inflorescence. If the apical flower opened on the first day, the possibility of being female flowers is only 23.2%. But if the apical flower opened after the second day, the possibility would be over 85%. Meanwhile, if the apical flower was female, the possibility of inflorescences having other female flowers is 80%. But if the apical flower was male, the inflorescence will have no more female flower. Understanding of flowering behavior and sex determination mechanism of *Jatropha curcas* is vital for manipulating gender expression, productivity improving, and breeding of new high productivity variety.

Key words: Apical flower; Flowering time; Gender; Lateral flower; *Jatropha curcas* L.

近年来,随着世界能源危机的日益加剧,世界各国都开展了能源植物的筛选、富油植物的引种栽培和遗传改良等研究,以期开发出能够高效替代化石能源的生物质能源(biomass energy)。其中,小桐子是一种十分具有开发前景的替代柴油的生物质能源植物,1998年联合国《生物多样性公约》第二十条款中专门提出了“小桐子油可作为极好的柴油替代品”,应当大力推广。野生小桐子种仁含油量最高可达 60% 以上,超过油菜和大豆等常见油

料作物的含油量^[1]。作为能源,小桐子油可用于农村的燃料、工业锅炉燃料、照明等,经催化裂解后可成为人工汽油、柴油等。近年来,我国科学工作者已从小桐子的种子中成功提取并加工出与柴油相似但更加环保的新型燃油——“生物柴油”^[2]。从小桐子种子中提取加工的这种新型燃油适用于各种柴油机,如农用发电机、拖拉机和汽车等,并且在闪点、凝固点、硫含量、一氧化碳排放量、颗粒值等指标都优于国内零号柴油^[1],并且这种“生物柴

收稿日期: 2008-04-22 接受日期: 2008-09-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(30225007);中国科学院百人计划项目资助

*通讯作者 Corresponding author

油 可生物降解,无毒性,对环境无害,比传统的柴油更加清洁和高效。因此,作为可再生的生物燃料资源,小桐子具有广阔的开发利用前景。

然而,小桐子的高产稳产受到很多条件的限制,其中重要的是小桐子为雌雄同株异花植物,与其它雌雄同株异花植物一样,小桐子花序上雌花的比例很低,有的甚至全是雄花。了解小桐子的开花式样以及不同部位小花的性别表达规律(开花时间与性别的关系),对于人工控制小桐子花的性别比例,提高果实产量,具有重要的意义。

有花植物为了避免自交导致的适合度下降带来的自交衰退,进化出许多不同的性别表达形式,其中一个对策就是产生单性花,雌配子体和雄配子体被隔离在同一植物的不同花内(雌雄同株异花)或分开的个体上(雌雄异株)^[3]。对大多数植物的研究表明,在花原基分化初期一般的花部结构(花萼,花瓣,雄蕊,雌蕊)都是存在的,但是有的花在进一步发育中雄蕊或雌蕊停止了发育,从而形成单性花^[4]。大多数植物单性花的性别决定是由花原基的选择性诱导或败育引起的。在花器官的发育早期,无论是雄花、雌花还是两性花,都会形成雄蕊和雌蕊原基。但在成熟的雄花中,雌蕊群为不分化的棒状,不育。在成熟的雌花中,雄蕊的原始体细胞群被乳腺覆盖^[5]。

性别分化受基因的控制,也受环境的影响。Irish 和 Nelson^[6-8]认为雌雄同株异花种群中雌配子和雄配子的比例不是基于基因的控制,而是对外部环境因素的改变更敏感,如好的生长条件(高 CO₂,适宜的温度,潮湿的土壤,强光照和良好的营养)可以增强雌性表达;反之,较差的环境条件会增强雄性表达。另外,光周期也会影响性别特征:长光照促进雄性特征表达,短光照促进雌性特征表达^[9]。还有研究报道外源植物激素也会影响植物的性别决定,如施用乙烯利可以增加黄瓜的雌花数量,而赤霉素对其有雄化作用^[10]。

本文对小桐子的开花过程和不同部位花的性别进行观察,对进一步认识雌雄同株异花植物的开花行为和性别表达具有一定的科学意义,为小桐子的高产稳产和品种选育研究提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点

于 2006 年 12 月 ~2007 年 10 月在西双版纳热

带植物园(21°93' N, 101°25' E)完成,海拔 570 m,年平均气温 21.5 °C,年降雨量 1557.0 mm,相对湿度 86%,为热带季风气候。5~10 月是雨季,平均气温 24.6 °C,降水频繁而均匀,占全年降雨量的 79%~82%;11 月至次年 4 月为干季,平均气温 18.9 °C,仅占全年降雨量的 18%~21%。

1.2 研究材料

小桐子 (*Jatropha curcas* L.),又叫麻疯树,黄肿树,假白榄。灌木或小乔木,高 2~5 m。花单性同株,组成腋生聚伞花序。雄花:萼片 5 枚,基部合生;花瓣长圆形,黄绿色,合生至中部,内面被毛;雄蕊 10 枚,外轮 5 枚离生,内轮花丝下部合生;雌花:花梗花后伸长;萼片离生;花瓣与雄花同;子房三室,花柱顶端 2 裂。蒴果。花期 4~5 月,果期 10 月。

1.3 方法

分别从小桐子有性繁殖的后代个体和无性繁殖的后代个体上各随机选取 30 个花序,记录每个花序的中心花(花序顶端的顶生花),从第一天开花到开花结束每朵小花的开花时间和性别。

2 结果

2.1 中心花开花时间

在有性繁殖后代个体上采取的花序中,有 21 个花序的最顶端中心花是第一天开花的,3 个是第二天开花的,6 个是在第二天以后开花的。在无性繁殖后代个体上采取的花序中,有 16 个花序的最顶端中心花是第一天开花的,还有 7 个是第二天开花的,还有 7 个是在第二天以后开花的(图 1)。

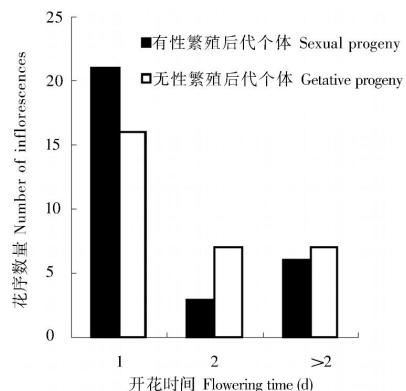


图 1 中心花开花时间

Fig. 1 The floweringtime of apical flower

2.2 中心花的性别

在有性繁殖后代个体上采取的花序中,有15个花序的中心花为雌花,15个为雄花。无性繁殖后代个体上采取的花序中,有16个花序的中心花为雌花,14个为雄花(图2)。

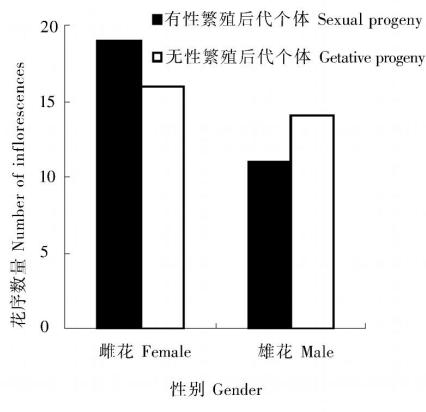


图2 中心花的性别

Fig. 2 The gender of apical flower

2.3 中心花开花时间与性别

有性繁殖后代个体的花序中,第一天开放的最顶端的中心花中,有28.6%是雌花,71.4%是雄花;在第二天开放的花朵中,100.0%是雌花,没有雄花;在第二天以后开放的花朵中,100.0%是雌花,没有雄花。无性繁殖后代个体的花序中,在第一天开放的中心花中,有19.3%是雌花,80.7%是雄花。在第二天开放的花朵中,85.7%是雌花,14.3%是雄花;在第二天以后开放的花朵中,有85.7%是雌花,14.3%是雄花(图3)。用Fisher精确检验(Fisher's exact test),中心花的开花时间和性别呈显著相关($P=4.905 \times 10^{-4}$, df = 1)。

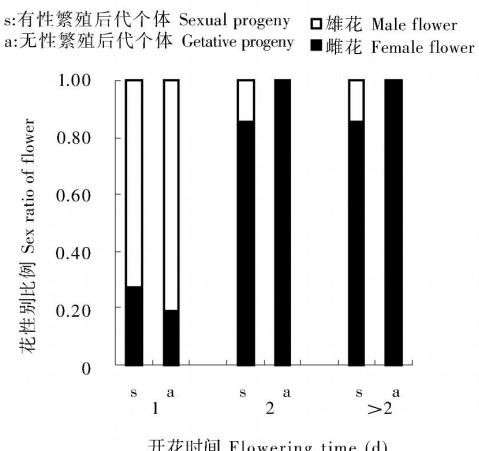


图3 中心花开花时间与性别

Fig. 3 The anthesis time of apical flowers and their gender

2.4 中心花的性别及该花序有其它雌花的可能性

有性繁殖后代个体的花序中,最顶端的中心花如果是雌花,该花序除去中心花以外还有雌花的可能性为77.6%;但中心花如果是雄花,则整个花序就不会再有雌花。无性繁殖后代个体的花序中,最顶端的中心花如果是雌花,该花序还有雌花的可能性为83.7%;但中心花如果是雄花,整个花序同样不会再有雌花。用Fisher精确检验,周围花的性别与中心花性别呈显著相关($P=7.623 \times 10^{-9}$, df = 1)。

3 结论与讨论

3.1 中心花的开花时间

小桐子是典型的聚伞花序,即典型的有限花序,有限花序的植物在开花期间,花序中最顶点或最中心的花先形成,从而限制了花序轴顶端的继续生长,所以开花的顺序往往是从上往下或从中心向周围开放。小桐子是由中心向外开放。根据观察发现,无论是在有性繁殖后代还是无性繁殖后代,53.3%以上的花序的中心花是第一天开放的,不到50%的花序的中心花不是该花序最早开放的,似乎不符合有限花序应有的开花顺序。但小桐子的中心花也应该和其它聚伞花序一样是最早形成的,其开花时间可能受外在因素和内在因素共同调控,外在因素包括光周期(日照长度)、光质(光的光谱组成)、光照强度(光子流密度)、温度(低温,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和小麦(*Triticum aestivum*)的春化作用)、群体密度和营养等,而内在因素包括激素(赤霉素等)和控制植物发育阶段的各种基因^[11],从而导致花序的中心花虽然最早分化出来,但不一定是最早开放,可能是取决于不同的环境条件以及植物的个体差异等因素。

3.2 中心花的开花时间与性别关系

小桐子是雌雄同株植物,并且雌花和雄花可以在同一花序上。观察发现,中心花既可能是雄花也可能是雌花,并且中心花的性别与其开花时间显著相关,中心花如果开花越早则越容易开雄花。植物花芽与性别分化是一个相当复杂且受到许多内外因素影响的基因表达的过程,有研究表明荔枝(*Litchi chinensis*)的花芽分化后如果遇上高温,无叶花序的比例会降低,而有叶花序的比例会升高,并使一些生殖芽恢复营养生长,这种现象称为“开花逆转”(即“冲梢”),即在高温条件下,其营养特性的恢复同时伴随着雌花比例的减少^[12]。因此推测

小桐子中心花早花为雄花可能是花芽分化为雄花后所表现出的早花,也有可能因为是抽样随机选取的花序,开花时间不同,在花芽分化后,可能受到温度或其他环境条件的影响,从而使花芽的性别分化逆转,更早的开出了雄花。

3 中心花的性别及该花序有其它雌花的可能性

本研究发现,小桐子中心花的性别与花序上其它小花的性别有着极大的相关性,如果中心花为雌花,该花序的其它小花还有可能开雌花;如果中心花为雄花,该花序的其它小花也都为雄花。单性花的发生是因为在花原基的分化过程中,雌蕊或雄蕊的选择性败育造成的。已有的研究表明,绝大多数单性花植物最初的原始雌、雄蕊群都是存在的,但如果其中某一类在成熟前发育停滞,则最终就会形成单性花。在不同的植物系统中,性别决定基因的作用发生在性器官发育的不同时期^[13],而关于雌雄同株异花植物中心花性别与其它小花的性别紧密相关的现象还未见报道。这种相关性可能是由于中心花的性别决定基因发生作用产生雄花或者雌花后,对花序上其它小花花原基发育有信号传导作用,从而使得其它小花花原基的性别决定基因在发生作用时选择雌蕊群或者雄蕊群的败育。也有可能是因为在小桐子中性别决定基因在整个花序分化前或者分化时产生作用,只是强度的不同导致同一花序全部为雄(雌花)或者大部分为雄(雌花)。

有证据表明植物激素参与了植物个体的性别决定过程,如用赤霉素处理玉米(*Zea mays*)的*dwarf*突变型,可以通过抑制雄性性状的表达而提高植物个体雌性性状的表达程度,甚至消除突变型。性器官的败育若发生在形态发生晚期,单性花的性别决定就将取决于植物个体的基因型和环境条件^[14]。我们认为可以通过施用植物激素调控小桐子中心花的性别,达到花序内雌花数量增加的目的。但是,同种激素在不同植物中可能有不同的效果。如赤霉素对玉米起雌化作用,但在黄瓜中却起雄化作用。所以对于小桐子施用何种激素才能起到雌化作用,并且应该施用何种浓度的激素,还需要做进一步研究。

致谢 感谢高江云在实验过程中的悉心指导;杨清、唐寿

贤提供实验样地和材料;罗燕江、陈心胜、罗银铃、张志强在实验过程和数据分析中给予的帮助。

参考文献

- [1] Qin H (秦虹), Song S Q (宋松泉), Long C L (龙春林), et al Tissue culture and plant regeneration of *Jatropha curcas* (Euphorbiaceae) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 2006, 28(6): 649- 652 (in Chinese)
- [2] Zhang M S (张明生), Fan W G (樊卫国), Yin J (尹杰), et al Biological characteristic, resource distribution, exploitation and utilization of *Jatropha curcas* [J]. *Guizhou Agri Sci* (贵州农业科学), 2005, 33(6): 97- 99. (in Chinese)
- [3] Martin M K, John F, Kim J C, et al Sex determination in the monoecious species cucumber is confined to specific floral whorls [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 481- 493.
- [4] Irish E E, Nelson T Sex determination in monoecious and dioecious plants [J]. *Plant Cell*, 1989, 1: 737- 744.
- [5] Liu C M (刘春明), Xu Z H (许智宏). Molecular Mechanism of Plant Development [M]. Beijing: Science Press, 1989: 39- 53. (in Chinese)
- [6] Davey A J, Gibson C M. Note on the distribution of sexes in *Myrica gale* [J]. *New Phytol*, 1917, 16: 147- 151.
- [7] Freeman D C, Vitale J J. The influence of environment on the sex ratio and fitness of spinach [J]. *Bot Gaz*, 1985, 146: 137- 142.
- [8] Lovett D J, O'Brien G, Lovett D L. Effect of density on secondary sex characteristics and sex ratio in *Silene alba* (Caryophyllaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1987, 74: 40- 46.
- [9] Freeman D C, Harper K T, Chamov E L. Sex changes in plants: Old and new observation and new hypotheses [J]. *Oecologia*, 1980, 47: 222- 232.
- [10] Cao Y (曹毅), Ren J J (任吉君), Li C M (李春梅), et al Effect of ethrel and gibberellin on sex expression in cucumber [J]. *J SW Agri Univ* (西南农业大学学报), 2002, 24: 42- 44. (in Chinese)
- [11] Peng L T (彭凌涛). Molecular mechanism of flowering time controlling photoperiod pathway in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 2006, 42: 1021- 1031. (in Chinese)
- [12] Xiao H S (肖华山), Lü X (吕柳新). Advance in floral bud and sex differentiation in litchi [J]. *J Fujian Agri For Univ (Nat Sci)* (福建农林大学学报: 自然科学版), 2002, 31(3): 334- 338. (in Chinese)
- [13] Zhu H C (朱华晨). The sex determination in the higher plant 'unisexual flowers' [J]. *J Grad Sun Yat-Sen Univ (Nat Sci)* (中山大学研究生学刊: 自然科学版), 2000, 21: 42- 46. (in Chinese)
- [14] Parker J S, Clark M S Dosage sex-chromosome systems in plants [J]. *Plant Sci*, 1991, 80: 79- 92.