

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.50648

辛杰, 王振, 张波, 王蕾, 张永清. 栝楼不同性别花芽分化形态解剖特征观察[J]. 植物科学学报, 2018, 36(5): 648-657

Xin J, Wang Z, Zhang B, Wang L, Zhang YQ. Observation of the morphological and anatomical characteristics of different sex flower buds in *Trichosanthes kirilowii* Maxim. [J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(5): 648-657

栝楼不同性别花芽分化形态解剖特征观察

辛杰¹, 王振¹, 张波¹, 王蕾², 张永清^{2*}

(1. 临沂大学药学院, 山东临沂 276000; 2. 山东中医药大学药学院, 济南 250355)

摘要: 采用体视显微镜、石蜡切片和树脂切片技术对栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.) 不同性别花芽分化发育时期的外部形态和内部解剖结构进行了观察。结果显示, 栝楼花为雌雄异株, 仅有雌花、雄花两种性别分化, 且雄花的发育速度明显快于雌花的发育速度。栝楼雌雄花芽长 0.2 mm 左右已完成性别分化; 栝楼雄花为单性花, 分化过程可分为 6 个时期, 整个发育过程仅见雄蕊原基的分化及生长。栝楼雌花为“两性花”, 分化过程可分为 7 个时期, 存在雌蕊和雄蕊共同发育阶段, 后期雄蕊发育败退。本研究明确了不同性别栝楼花芽发育发生的各个阶段、形态变化特点、外部形态变化特征以及雌雄花芽的分化差异, 建立了雌雄花芽内部结构分化与外部形态之间相关性, 为栝楼早期幼苗鉴定及性别分化研究提供了一定的参考。

关键词: 栝楼; 性别; 花芽分化; 退化雄蕊; 葫芦科

中图分类号: Q949.782

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)05-0648-10

Observation of the morphological and anatomical characteristics of different sex flower buds in *Trichosanthes kirilowii* Maxim.

Xin Jie¹, Wang Zhen¹, Zhang Bo¹, Wang Lei², Zhang Yong-Qing^{2*}

(1. School of Pharmacy, Linyi University, Linyi, Shandong 276000, China; 2. School of Pharmacy, Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250355, China)

Abstract: To clarify flower bud development in *Trichosanthes kirilowii* Maxim., we investigated the morphological and anatomical differentiation and development of male and female flower buds using stereomicroscopy, paraffin sectioning, and resin slicing. Results showed the *Trichosanthes* flower to be dioecious, with sexual differentiation observed between the female and male flowers and the development speed of male flowers found to be significantly faster than that of female flowers. The differentiation between male and female flower buds was completed by ~0.2 mm length. The male flower was monosexual and the differentiation stages could be divided into six periods, with only the differentiation and growth of the stamen primordia observed during the whole development process. The female flower was hermaphroditic and the differentiation stages could be divided into seven periods, including joint development of the pistil and stamen, though stamen development regressed at a later stage. Thus, this study clarified the bud development stages, as well as the internal anatomical and external morphological changes and differentiation of male and female flower buds and established a correlation between internal structure differentiation and external

收稿日期: 2018-04-20, 退修日期: 2018-05-08。

基金项目: 国家自然科学基金(81803651); 山东省自然科学基金(ZR2017BH010)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (81803651) and Shandong Natural Science Foundation (ZR2017BH010)。

作者简介: 辛杰(1987-), 女, 讲师, 主要从事药用植物发育生物学研究(E-mail: xinjiezhongyao@126.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zyg62203@126.com)。

morphology of male and female flower buds. Furthermore, this study provides a reference for the identification of early seedlings and research on sexual differentiation in *Trichosanthes*.

Key words: *Trichosanthes kirilowii*; Sex; Flower bud differentiation; Staminode; Cucurbitaceae

栝楼 (*Trichosanthes kirilowii* Maxim.) 为葫芦科 (Cucurbitaceae) 多年生宿根攀援草本植物。其果实 (瓜蒌)、种子 (瓜蒌子)、果皮 (瓜蒌皮)、根 (天花粉) 均属常用中药。为满足市场需求, 全国许多地区都有大面积种植, 其中山东省济南市长清区及其周边地区的种植历史悠久、种质资源丰富且品种优良、药材质量上乘, 是著名的道地产区。

葫芦科内许多物种一直被认为是研究植物性别的经典模式植物。栝楼为雌雄异株、异花授粉植物, 性别不同其药用价值也不同。以种子、果实等生殖器官作为收获对象时需要大量雌株 (配植少量雄株); 以根等营养器官作为收获对象时需要种植雄株。目前, 生产中繁殖栝楼的方式主要有根茎营养繁殖和种子有性繁殖两种。利用根茎繁殖虽然可以控制植株性别, 但繁殖系数低且需耗费大量根茎 (天花粉原材料), 因此, 为提高种植面积和效益, 采用种子繁殖是一种经济实用的方法。但采用种子繁殖时雌雄株的比例大约为 3 : 7^[1], 存在雌雄株比例严重失调且无法控制的问题。因此, 对栝楼幼苗早期性别进行鉴定, 探索其性别决定机制具有重要意义。栝楼性别分化的差异归根结底表现在花器官上, 对花器官的发育形态研究将可为栝楼性别分化及遗传规律研究提供科学依据。

近年来, 对栝楼的研究较多, 主要集中在化学成分分离^[2, 3]、遗传多样性分析^[4]、生态资源^[5]及性别差异^[6]等方面。花发育是栝楼发育中的关键阶段, 也是其形成两性的关键过程。目前, 尚未见对栝楼花芽发育形成进行系统研究的报道。我们利用体视显微镜、石蜡切片和树脂切片技术, 通过对栝楼雌雄株花芽分化发育过程进行观察, 研究雌雄花芽发育和形态解剖进程的变化特点, 探讨花芽形态建成的内在规律及外部形态和内部解剖结构的相关性, 以期确定栝楼花芽性别分化期, 为栝楼花芽性别分化的生理生化研究及性别分化机制研究提供一定的科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选择山东中医药大学药圃种植的山东道地瓜蒌

品种糖瓜蒌的雌雄株为材料。于 2015 年 7 月至 10 月, 每隔 5~7 d, 采集盛花期雌雄异花异株的雄花、雌花及花序, 按照花芽大小分级取材。

1.2 实验方法

将花芽样品带回实验室, 分成 2 份。一份用于体视显微镜观察, 另一份用于制作石蜡切片和树脂切片。

体视显微镜: 取一份样品, 酒精梯度脱水至 70% 酒精后, 置于体视显微镜下进行解剖观察并拍照。

石蜡切片: 另一份样品, 分别选取 0.1~15 mm 长的雌雄花芽、花序, 抽真空后用 FAA 固定 24~48 h, 用自来水冲洗干净, 酒精梯度脱水、二甲苯透明、石蜡包埋、纵切 (纵切厚度 8~10 μm)、浸蜡, 制成石蜡连续切片。

树脂切片: 分级选取已固定好的不同长度的雄蕊花药, 经 PBS 冲洗, 酒精脱水, 丙酮置换、聚合, 制成树脂切片。

在 Leica DFC550 体式荧光显微镜和 BX63 (Olympus DP80 镜头) 生物显微镜下, 观察不同时期切片并进行拍照。

2 结果与分析

2.1 栝楼雌雄花外部形态

栝楼雌雄异株。雄总状花序单生或与一单花并生, 或在枝条上部单生, 总状花序长 10~20 cm, 顶端有 5~8 朵花, 单花花梗长 15 cm 左右, 小花梗长约 3 cm, 小苞片倒卵形或阔卵形, 长 1.5~2.5 cm、宽 1~2 cm, 花萼筒状, 长 2~4 cm, 顶端扩大, 被短绒毛, 花冠白色, 裂片倒卵形, 长约 2 cm、宽 1.8 cm, 花药靠合, 长约 0.6 cm, 花丝分离、粗壮, 被长绒毛。雌花单生, 花梗长约 7.5 cm, 被柔毛, 花萼筒状, 长 2.5 cm、直径 1.2 cm, 裂片和花冠同雄花, 子房椭圆形、绿色, 长 2 cm, 花柱长 2 cm, 柱头 3 个。

雌花芽解剖结构包括: 花托、花萼、花瓣、子房、柱头、花柱、退化雄蕊, 不同生长阶段及各部位解剖见图版 I。雄花芽解剖结构包括: 花托、花萼、花瓣、雄蕊, 不同发育阶段及各部位解剖

见图版 II。

2.2 栝楼雌花芽分化时期及特征

栝楼雌花芽分化过程大体可分为：花芽未分化期、花芽花序分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期、雌蕊原基分化期及雄蕊原基退化期 7 个时期(图版 III)。各组织原基的分化顺序依次为：萼片原基、花瓣原基、雄蕊原基、雌蕊心皮原基(表 1)。各时期主要形态特征如下：

(1)花芽未分化期 花芽未分化前，植物组织进行营养生长。栝楼雌株营养茎具明显的生长锥，前端呈半球型(图版 III：A、B)。原套 2 层细胞结构，细胞较小，排列紧密规则；原体细胞较大，细胞疏松，排列不规则。原套及原体之间存在明显的组织细胞形态差异(图版 III：C)。

(2)花芽花序分化期 随着生长锥进一步分化，原套 2 层细胞结构不变，原体内部细胞不断增加，导致生长锥变长，由横向生长变成纵向生长。这时，叶原基不断长大，初步具有叶型。在生长锥下方两侧 2~3 节处，开始出现花序原基，在叶原基和生长锥之间出现花芽原基；花序原基最终发育成新的穗状花序，花芽原基最终形成雌花(图版 III：C)。

(3)花萼原基分化期 花芽原基形成最初，顶端呈半球状。随着进一步分化，半球状花芽原基逐渐变成扁球状，花芽原基顶端凹陷，周围细胞分裂较快形成 5 个花萼原基(纵切面仅能见两端的 2 个花萼原基凸起)。花萼原基逐渐伸长，形成镊合状叠加排列萼片，包裹着花内部结构(图版 III：D)。

(4)花瓣原基分化期 随着萼片生长，在萼片原基的内侧进一步分化出 5 枚花瓣原基，花瓣原基与萼片原基交互排列。花瓣原基随后融合生长，最后花瓣深度羽裂，形成细丝状(图版 III：E)。

(5)雄蕊原基分化期 花瓣原基形成后，在凹陷的结构内继续分化出 3 个雄蕊原基(图版 III：F)。

(6)雌蕊原基分化期 在雄蕊原基快速分化阶段，其内侧向下凹陷形成下位子房，分化出 3 个雌蕊原基(图版 III：G、H)。因此，雌蕊原基比雄蕊原基分化晚。雌蕊原基中 2 个结合、1 个独立，随着后期发育，柱头顶端开裂，最终形成一大一小 2

个镊合状浅裂柱头。雌花原基基部增粗、伸长，产生 4 心皮子房室(图版 III：I)；随后胎座处产生一团细胞，形成胚珠原基(图版 III：K、L)；随着细胞进一步分化，最终产生大孢子母细胞。

(7)雄蕊原基退化期 随着雌蕊原基迅速生长，雄蕊原基生长停滞，逐渐缩小，从而被雌蕊原基挤压到两侧，最后退化成雄蕊残基(图版 III：K)。

表 1 栝楼花芽分化时期
Table 1 Developmental stages of the *Trichosanthes kirilowii* flower

	发育时期 Developmental stage	花芽长度(mm) Flower bud length
花芽原基	Flower bud primordium	< 0.1
花萼原基	Calyx primordium	< 0.2
花瓣原基	Petal primordium	< 0.2
雌花 Female flower		
雄蕊原基	Stamen primordium	< 0.5
雄蕊生长期	Stamen growth period	< 0.8
雌蕊原基	Pistil primordium	< 1.0
雌蕊生长期	Pistil growth period	< 1.0
雄蕊退化期	Stamen degenerative period	< 1.2
胎座形成期	Placenta formation period	< 2.5
胚珠原基形成期	Ovule primordia	< 6
雄花 Male flower		
雄蕊原基	Stamen primordium	< 0.3
雄蕊生长期	Stamen growth period	< 0.5
花药原始体形成期	Anther original form	< 0.8
花粉母细胞时期	Pollen mother cell period	< 1
二分体时期	Two division period	< 1.2
四分体时期	Four division period	< 1.5
单核花粉期	Mononuclear pollen phase	< 2.0

2.3 栝楼雄花芽分化时期及特征

栝楼在雌蕊原基分化前期，雄花芽与雌花芽分化过程一致，各时期形态变化相同(图版 IV：A ~ F)。不同的是，栝楼雄花花芽为完全单性花，即花芽分化过程中只形成雄蕊不形成雌蕊。因此，栝楼雄花的分化阶段可分为：雄花花芽未分化期、花芽分化初期、花序分化期、花萼原基分化期、花瓣原基分化期及雄蕊原基分化期 6 个时期(图版 IV、表 1)。

栝楼雄花芽各时期主要形态特征为：花芽未分化前期，营养茎顶端呈半球形，具有生长锥和明显的原套原基等组织细胞结构(图版 IV：A)，随后花芽原基顶端凹陷，在凹陷结构内形成花萼原基(图版 IV：B)，在花萼原基的内侧形成花瓣原基(图版

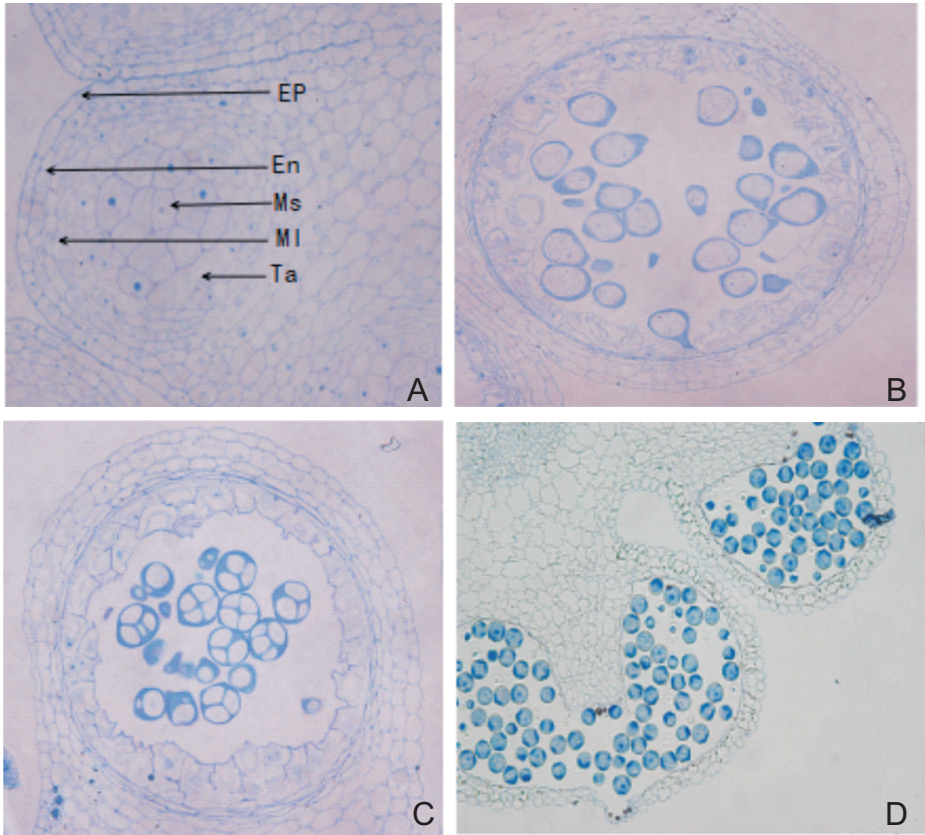
Ⅳ：C)，继而在凹陷结构里形成 3 个雄蕊原基(图版Ⅳ：D、E)。雄蕊原基基部分生组织经居间生长，形成花丝(图版Ⅳ：F)，顶端形成膨大的“S”形花药(图版Ⅳ：G ~ I)。3 个雄蕊原基最终形成 3 个相互靠合的雄蕊。

2.4 栝楼花药树脂切片

在雄花原基形成后，花丝上部发育产生花药原始体(图版Ⅳ：G)；花药原始体的孢原细胞经过多次有丝分裂后发育形成小孢子母细胞，即花粉母细胞(图 1：A)；小孢子母细胞经过一次减数分裂，形成二分体时期(图 1：B)；紧接着再进行一次连续的减数分裂，形成 4 个集合在一起的单倍体小孢子，即四分体(图 1：C)；随后四分体的胼胝质壁溶解，小孢子彼此分离。小孢子是尚未成熟的花粉粒，体积较小，无明显液泡，细胞核位于中央，随后逐渐形成液泡，且细胞核偏向小孢子一边。小孢子继续发育，进行一次不等的有丝分裂，形成 2 核花粉(图 1：D)。

3 讨论

本研究通过对栝楼雌雄株花芽解剖和石蜡切片观察发现，栝楼花为雌雄异株，仅有雌花、雄花两种花性别分化，且雄花发育速度明显快于雌花发育速度。栝楼雄花为单性花，整个发育过程仅见雄蕊原基的分化及生长。栝楼雌花为“两性花”，存在雌蕊和雄蕊的共同发育阶段，但随后雄蕊发育败退。虽然有报道称栝楼有两性花，但我们在实验中并未发现真正的两性花。其原因可能有两种：第一，所谓的两性花为栝楼雌花发育前期，即雄蕊未退化之前，雌花中包括雄蕊和雌蕊同时发育的现象；第二，根据植物性染色发育的趋势^[7]，由两性花向单性花进化是植物进化的最佳选择，但是不排除雌雄异株植物出现两性花的“返古”现象。因为雌雄异株异花虽然能稳定进行后代遗传及基因选择，但其交配几率远没有两性花几率高。只是这种返古的突变几率较低，很难在大田生产中遇见。



A：小孢子母细胞时期；B：二分体时期；C：四分体时期；D：成熟花粉时期。Ta：绒毡层；MI：中层；En：药室内壁；Ep：表皮；Ms：小孢子母细胞。
A: Megaspore mother cell period; B: Two division period; C: Four division period; D: Mature pollen period. Ta: Tapetum; MI: Middle layer; En: Endothecium; Ep: Epidermis; Ms: Microspore mother cell.

图 1 花药树脂切片观察
Fig. 1 Observation of anther resin slice

葫芦科是经济价值较高的科,其科内众多植物均具有性别差异,包括西瓜(*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai)、甜瓜(*Cucumis melo* L.)、葫芦(*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.)、苦瓜(*Momordica charantia* L.)、黄瓜(*Cucumis sativus* Linn)等。因此,对科内众多植物进行性别分化纵向比较具有重要意义。栝楼雄花发育的最早期,形成5个原基,5个原基最终形成簇拥的3强雄蕊^[8]。这与西瓜^[9]、黄瓜^[10]、西葫芦(*Cucurbita pepo* L.)^[11, 12]、苦瓜^[13, 14]等的发育方式相同,均是两大一小的3个雄蕊。丝瓜成熟雄花中具有5个雄蕊,由最初的5个原基各自发育形成5个分离的雄蕊^[15]。从花部进化趋势看来,葫芦科中的3个雄蕊由5个雄蕊演化而来,这说明栝楼中的3强雄蕊处于较进化的阶段。栝楼雌花花芽的发育过程与黄瓜^[10]、西瓜^[9]、丝瓜^[15]、西葫芦^[11]、南瓜^[16]、苦瓜^[13]、罗汉果(*Siraitia grosvenorii* (Swingle) C. Jeffrey ex Lu et Z. Y. Zhang)^[17]的雌花花芽发育过程相同,都有“两性期”,在成熟的雌花中还能见到退化的雄蕊残迹。

花的性别分化是一个发育调控过程,最终会产生单性花^[18]。关于单性花的形成,一般认为是性决定基因的调控作用:一种性别原基在发育的某一时期发育停滞或是丧失功能,而另一种器官继续发育为成熟的性器官。但对于性决定基因的这种调控机能目前还不清楚。而且,仅在葫芦科中,这种性别基因调控的时间及方式也各不相同。在苦瓜雄花中,雌蕊原基逐渐细胞解体导致雌蕊原基退化消失,然而雄花中的心皮却能继续生长并具有生理活性^[19];黄瓜雄花中的心皮同样具有生理活性,只是相比雌花中的心皮其发育过程明显缓慢、但未停滞^[20]。瓜类植物这种复杂多变的性别调控方式,其机理目前还未知。

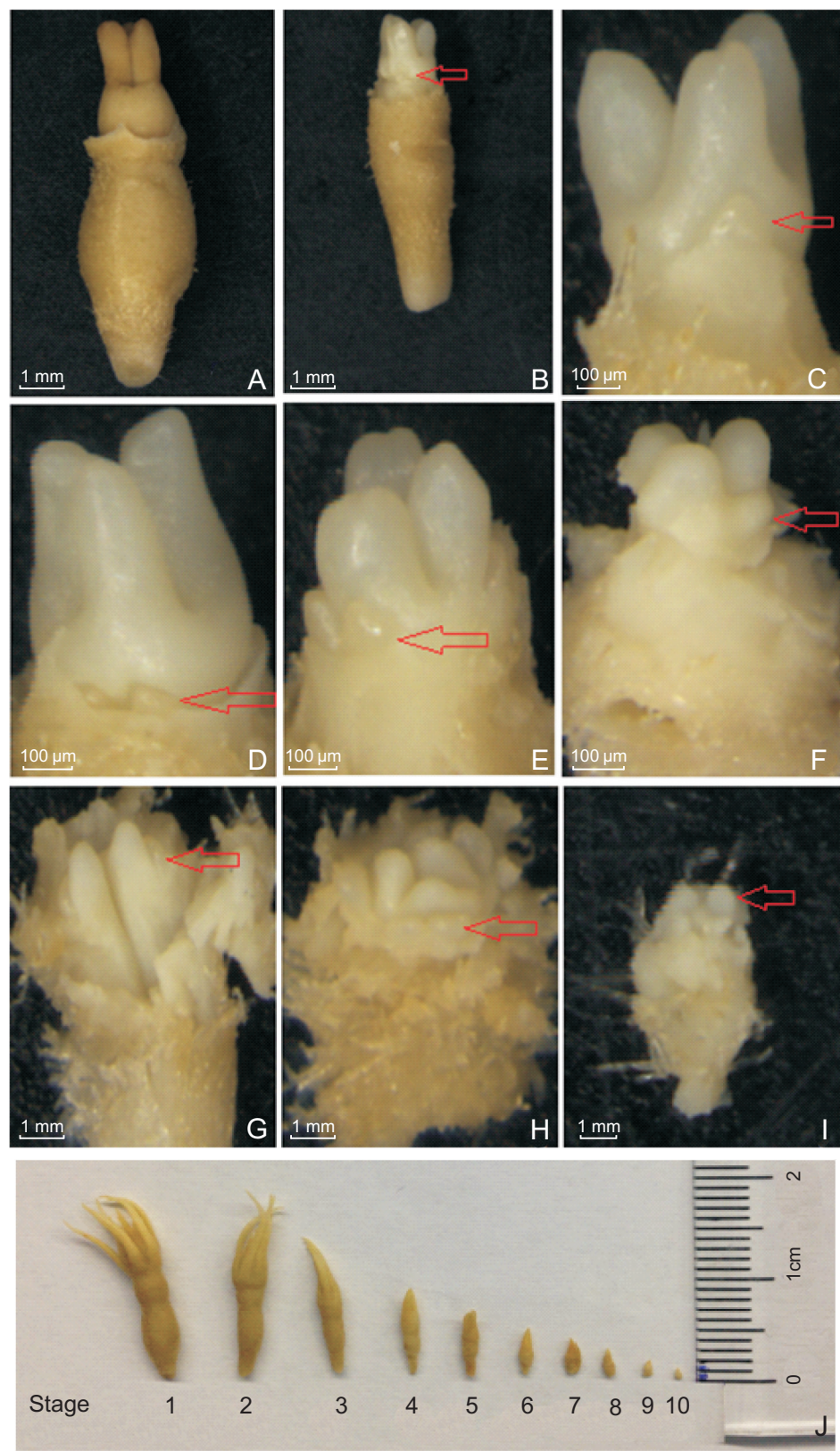
花的发育调控在葫芦科植物黄瓜中得到了较深入的研究^[21, 22]。黄瓜在发育早期花是双性花,同时含有花药和雌蕊,在随后的发育过程中逐渐选择发育成雌花或雄花^[23]。现代研究表明,黄瓜性别主要受3个基因调控:F基因调控雌花形成,M基因调控双性花形成,A基因调控雄花形成^[24]。同时,性别的形成还受外界激素和环境的影响^[25],一般来说,短日照、低温、生长素和乙烯利促进雌花表达,长日照、高温和赤霉素促进雄花表达。在

所有调控性别的植物激素中,乙烯利被认为是最主要的性别调控激素^[26]。最新研究表明,葫芦科植物甜瓜和黄瓜的性别均由ACS11、ACS7(2)、WIP1这3个基因相互协调控制^[27]。乙烯合成相关基因以及乙烯诱导产生的基因,均参与了性别调控。今后可借鉴葫芦科黄瓜等模式植物性别分化机理的研究成果,探索调控栝楼性别分化的机制。

参考文献:

- [1] 高培培,章艺,刘鹏,徐根娣. 药用植物栝楼的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2011, 39(6): 77-79.
Gao PP, Zhang Y, Liu P, Xu GD. Research progress of medicinal plant *Trichosanthes kirilowii* [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2011, 39(6): 77-79.
- [2] 刘金娜,温春秀,刘铭,贾东升,杨太新,谢晓亮. 瓜蒌的化学成分和药理活性研究进展[J]. 中药材, 2013, 36(5): 843-848.
Liu JN, Wen CX, Liu M, Jia DS, Yang TX, Xie XL. Advances in studies on chemical constituents and pharmacological activities of *Trichosanthes* [J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2013, 36(5): 843-848.
- [3] 李爱峰,张永清. 栝楼的化学成分研究进展[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(30): 14713-14716.
Li AF, Zhang YQ. Research advance on chemical constituents in *Trichosanthes kirilowii* Maxim. [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2012, 40(30): 14713-14716.
- [4] 周涛,黄璐琦,江维克. 栝楼属(葫芦科)植物的系统演化与地理分布[J]. 植物科学学报, 2015, 33(3): 414-423.
Zhou T, Huang LQ, Jiang WK. On the evolution and distribution of the *Trichosanthes* [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(3): 414-423.
- [5] 张荣超,辛杰,郭庆梅. 基于主成分分析的栝楼优良品系筛选研究[J]. 四川农业大学学报, 2016, 34(1): 91-96.
Zhang RC, Xin J, Guo QM. Study on screening of fine varieties of *Trichosanthes* based on principal component analysis [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2016, 34(1): 91-96.
- [6] 宁志怨,董玲,李卫文,廖华俊,江芹. 栝楼性别的分化与鉴定研究进展[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(8): 4-6.
Ning ZY, Dong L, Li WW, Liao HJ, Jiang Q. Research progress on sex differentiation and identification of *Trichosanthes* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2014, 42(8): 4-6.
- [7] Ming R, Bendahmane A, Renner S, Merchant S, Briggs W, et al. Sex chromosomes in land plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2011, 62: 485-514.
- [8] 童恩预,李焜章. 栝楼雌花发育的研究[J]. 河南师范大学学

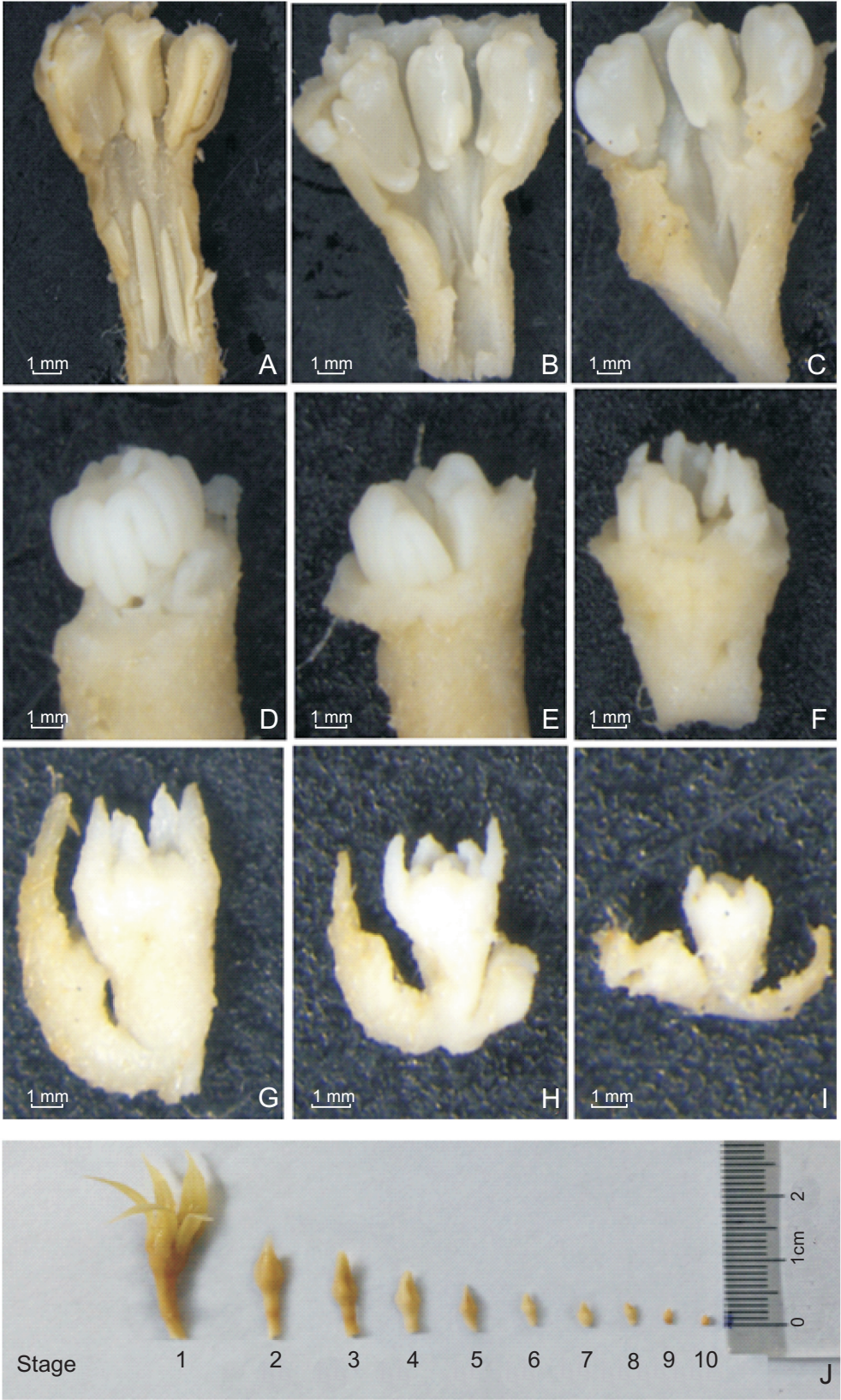
- 报: 自然科学版, 1985(1): 87–95.
- Tong EY, Li KZ. Studies on the development of female flowers in *Trichosanthes* [J]. *Journal of Henan Normal University: Natural Science Edition*, 1985(1): 87–95.
- [9] 单文英. 西瓜花发育的细胞形态学观察及其性别决定候选基因 CIACS-7 的表达分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2013.
- [10] 袁高峰, 赵普庆, 孙海燕, 汪俏梅. 黄瓜性器官发育过程中显微形态研究及雄花发育晚期 SDS-PAGE 分析[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2005, 31(2): 145–150.
- Yuan GF, Zhao PQ, Sun HY, Wang QM. Micromorphological analysis of sex organ development and SDS-PAGE profile of male flowers at their later developmental stages in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Science*, 2005, 31(2): 145–150.
- [11] 刘云. 西葫芦花芽分化及开花习性[J]. *现代农业*, 2011(7): 13.
- Liu Y. Flower bud differentiation and flowering habits of zucchini[J]. *Modern Agriculture*, 2011(7): 13.
- [12] 康文隽. 西葫芦 (*Cucurbita pepo* L.) 花芽发育的研究[J]. *兰州大学学报*, 1987(1): 93–100.
- Kang WJ. Study on flower bud development of *Cucurbita pepo* L. [J]. *Journal of Lanzhou University*, 1987(1): 93–100.
- [13] 孙彬, 李雪峰. 苦瓜花芽发育中雄蕊和雌蕊分化特征[J]. *兰州大学学报*, 1992, 28(2): 192–193.
- Sun B, Li XF. Differentiation characteristics of stamen and pistil in flower bud development of *Momordica charantia* [J]. *Journal of Lanzhou University*, 1992, 28(2): 192–193.
- [14] 王国莉, 吴惠冰. 苦瓜花芽分化的形态学结构观察及花粉活力测定[J]. *南方农业学报*, 2016, 47(2): 241–245.
- Wang GL, Wu HB. Morphological structure observation of flower bud differentiation and pollen viability determination for *Momordica charantia* L. [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2016, 47(2): 241–245.
- [15] 康文隽, 孙彬. 丝瓜雄花和雌花发育特点的研究[J]. *西北植物学报*, 1987, 7(1): 45–50.
- Kang WJ, Sun B. The development characteristics of male flower and female flower of towel gourd[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1987, 7(1): 45–50.
- [16] 秦俊芬. 南瓜生殖器官解剖结构的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2011.
- [17] 莫长明, 涂冬萍, 黄杰, 马小军, 潘丽梅, 姚绍嫦, 等. 罗汉果花芽分化过程中形态及其激素水平变化特征[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(1): 98–106.
- Mo CM, Tu DP, Huang J, Ma XJ, Pan LM, Yao SC, *et al.* Morphological and endogenous hormones characteristics of flower bud of *Siraitia grosvenorii* during its differentiation [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(1): 98–106.
- [18] Knopf RR, Trebitsh T. The female-specific *Cs-ACS1G* 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[J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1217–1228.
- [19] 陈瑶瑶, 严良文, 刘智成, 张双照, 朱天文, 黄发茂. 苦瓜性别分化研究进展[J]. *福建农业科技*, 2014(9): 69–72.
- Chen YY, Yan LW, Liu ZC, Zhang SZ, Zhu TW, Huang FM. Research progress in sex differentiation of bitter melon (*Monordica charantia* L.) [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2014(9): 69–72.
- [20] 袁高峰. 黄瓜性别分化的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2004.
- [21] Dellaporta SL, Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants[J]. *Plant Cell*, 1993, 5(10): 1241–1251.
- [22] Malepszy S, Niemirowicz-Szczytt K. Sex determination in cucumber (*Cucumis sativus*) as a model system for molecular biology[J]. *Plant Sci*, 1991, 80(S1–2): 39–47.
- [23] Bai S, Peng Y, Cui J, Gu H, Xu L, Li Y, *et al.* Developmental analyses reveal early arrests of the spore-bearing parts of reproductive organs in unisexual flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Planta*, 2004, 220(2): 230–240.
- [24] Pierce LK, Wehner TC. Review of genes and linkage groups in cucumber [J]. *HortScience*, 1990, 25(6): 605–615.
- [25] Galun E. Study of the inheritance of sex expression in the cucumber, the interactions of major genes with modifying genetic and non-genetic factors[J]. *Genetica*, 1961, 32: 134–163.
- [26] Yin TJ, Quinn JA. Tests of a mechanistic model of one hormone regulating both sexes in *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae) [J]. *Am J Bot*, 1995, 82: 1537–1546.
- [27] Boualem A, Troadec C, Camps C, Lemhemdi A, Morin H, *et al.* A cucurbit androecy gene reveals how unisexual flowers develop and dioecy emerges[J]. *Science*, 2015, 350(6261): 688–691.



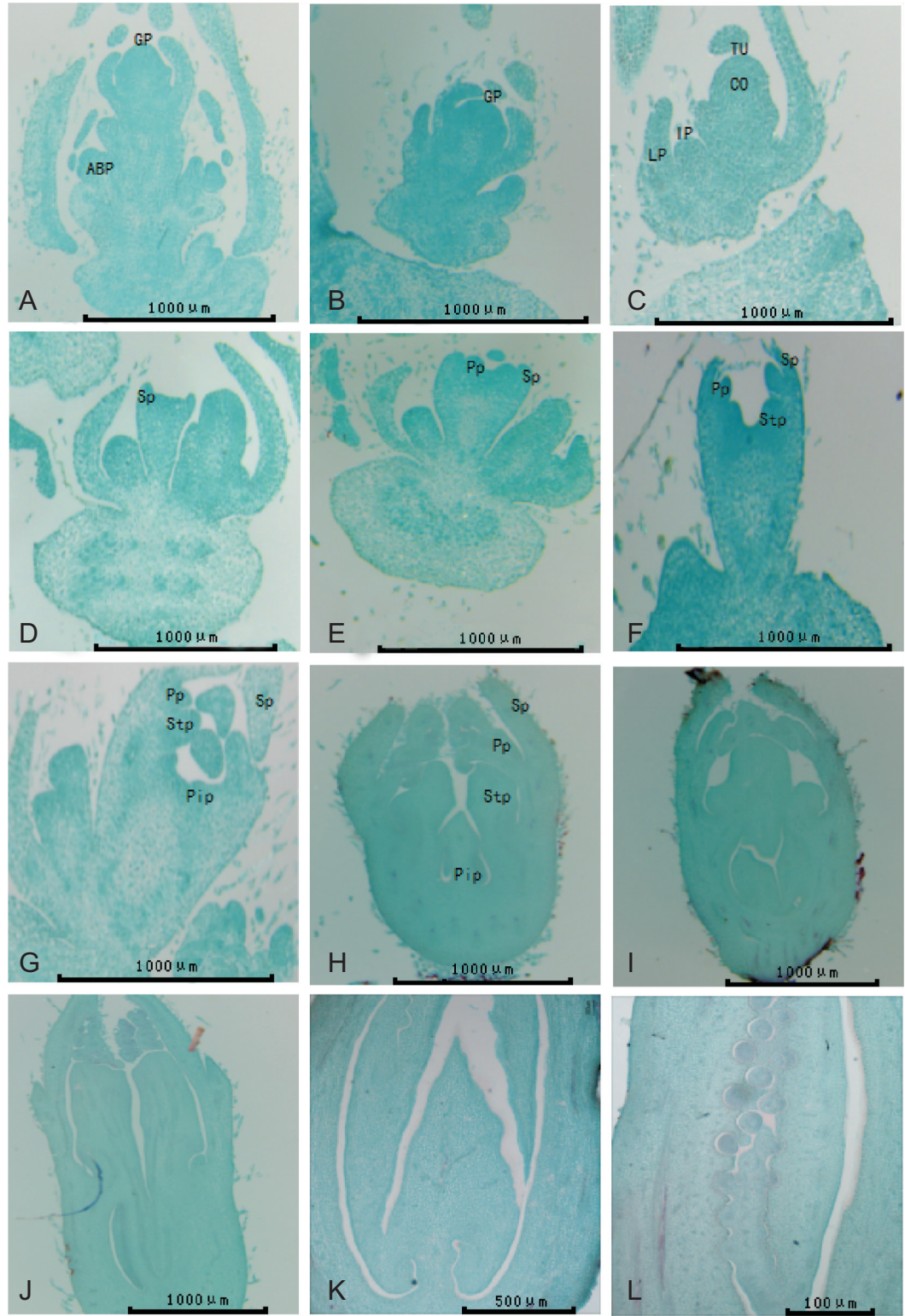
不同发育阶段雌花芽解剖结构。A：阶段 1；B：阶段 3；C：阶段 4；D：阶段 5；E：阶段 6；F：阶段 7；G.：阶段 8；H：阶段 9；I：阶段 10；J：各发育阶段雌花芽长度。箭头示未退化的雄蕊。
Anatomy of female flower buds at different developmental stages. A: Stage 1; B: Stage 3; C: Stage 4; D: Stage 5; E: Stage 6; F: Stage 7; G: Stage 8; H: Stage 9; I: Stage 10; J: Female flower bud length at different growth stages. Red arrowhead indicates no degenerated stamens.

辛杰等：图版 II

Xin Jie *et al.*: Plate II



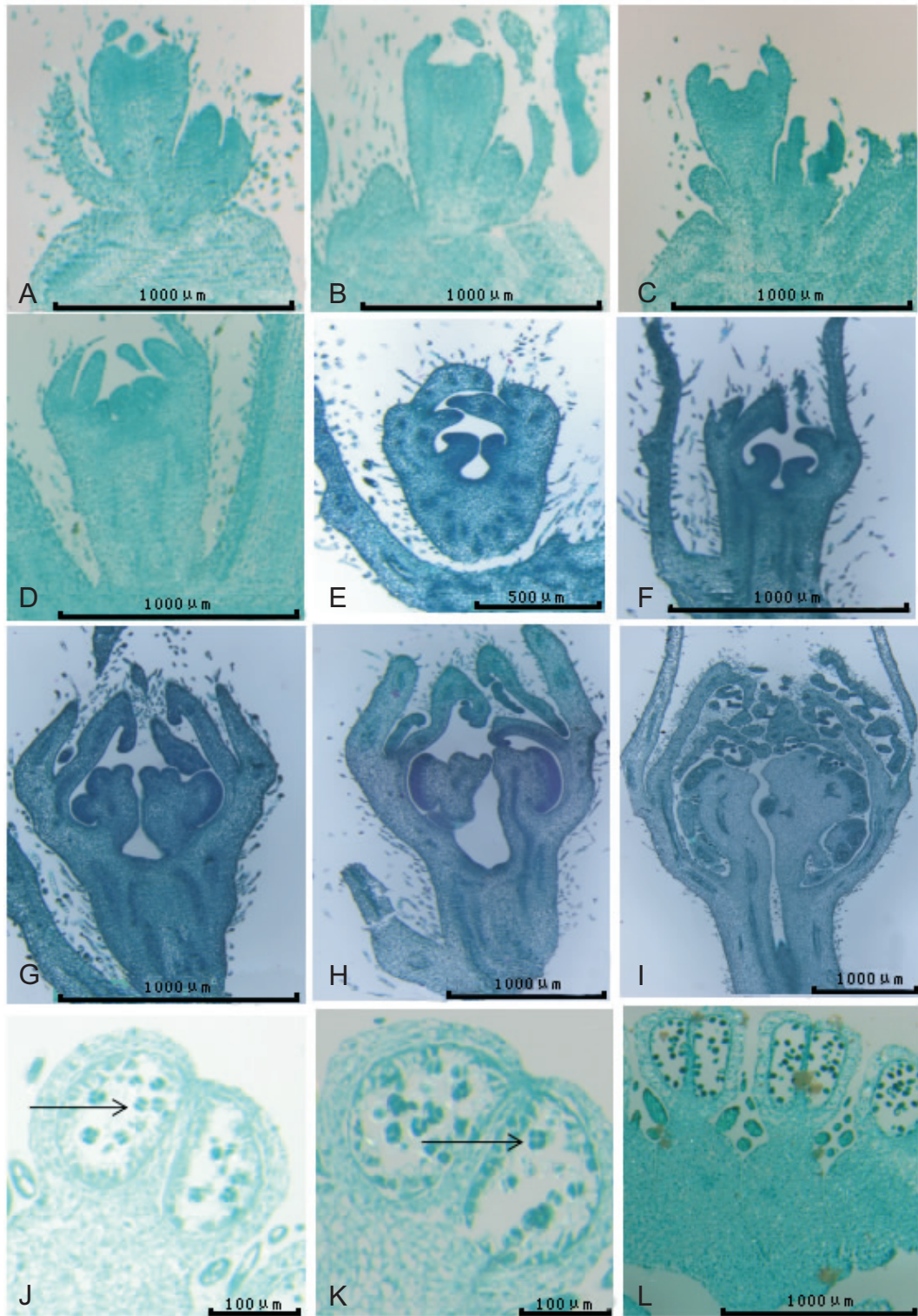
不同发育阶段雄花芽解剖结构。A：阶段 1；B：阶段 3；C：阶段 4；D：阶段 5；E：阶段 6；F：阶段 7；G：阶段 8；H：阶段 9；I：阶段 10；J：各发育阶段雄花芽长度。
Anatomy of male flower buds at different developmental stages. A：Stage 1；B：Stage 3；C：Stage 4；D：Stage 5；E：Stage 6；F：Stage 7；G：Stage 8；H：Stage 9；I：Stage 10；J：Male flower bud length at different growth stages.



栝楼雌花芽分化过程形态变化。A：未分化期；B：花芽分化初期；C：花序分化期；D：萼片原基分化期；E：花瓣原基分化期；F：雄蕊原基分化期；G～J：雌蕊原基分化期；K：胎座形成期；L：胚珠原基形成期。GP：生长锥；ABP：腋芽原基；TU：原套；CO：原体；LP：叶原基；IP：花序原基；Sp：萼片原基；Pp：花瓣原基；Stp：雄蕊原基；Pip：雌蕊原基。
Development process of *Trichosanthes* female flower. A: Undifferentiated stage; B: Early differentiation of flower bud; C: Inflorescence differentiation; D: Sepal primordial differentiation; E: Petal primordial differentiation; F: Stamen primordial differentiation; G～J: Pistil primordia differentiation; K: Placenta formation; L: Ovule primordial formation. GP: Growth cone; ABP: Axillary bud primordium; TU: Original set; CO: Mycoplasma; LP: Leaf primordium; IP: Inflorescence primordium; Sp: Sepal primordium; Pp: Petal primordium; Stp: Stamen primordium; Pip: Pistil primordium.

辛 杰等：图版 IV

Xin Jie *et al.*: Plate IV



栝楼雄花芽分化过程形态变化。A：花芽原基；B：萼片原基分化期；C：花瓣原基分化期；D：雄蕊原基分化期；E，F：花芽生长期；G：花药原始体形成期；H：花粉母细胞时期；I：花粉形成期；J：花粉二分裂时期(箭头所示)；K：花粉四分体时期(箭头所示)；L：成熟花粉期。FP：花芽原基；Sp：萼片原基；Pp：花瓣原基；Stp：雄蕊原基。
Development process of *Trichosanthes* male flower. A: Flower bud primordium; B: Sepal primordial differentiation; C: Petal primordial differentiation; D: Stamen primordial differentiation; E, F: Flower bud growth; G: Original form of anther; H: Pollen mother cell; I: Pollen formation; J: Two division (see arrow); K: Four division (see arrow); L: Mature pollen stage. FP: Flower bud primordium; Sp: Sepal primordial; Pp: Petal primordial; Stp: Stamen primordial.

(责任编辑：张 平)