

DOI:10.11937/bfyy.201518008

乙烯利与乙烯抑制剂对印度南瓜(*Cucurbita maxima*)性别表现的影响

杨晓霞, 屈淑平, 杨贵先, 王洋洋, 徐文龙, 崔崇士

(东北农业大学 园艺学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:以印度南瓜强雌品系 088-3、2013-12 和强雄品系 9-6 为试材,通过喷施乙烯利和乙烯抑制剂(AVG 和 STS),探讨乙烯对印度南瓜性别表现和花发育的影响。结果表明:通过乙烯利处理,3 个印度南瓜品系的单株雌花数增加,第 1 雌花节位提前。通过乙烯抑制剂处理,3 个品系的第 1 雌花节位延后,单株雌花数减少。3 个品种对外源乙烯的处理反应不同。强雌性材料(2013-12 和 088-3)对乙烯利和乙烯抑制剂处理表现为敏感,而强雄材料 9-6 表现为不敏感,这可能与不同品种的基因型及对乙烯和乙烯抑制剂的敏感性不同有关。另外,在乙烯利处理后,3 个印度南瓜品系均出现了不同程度的败育情况和不完全雌蕊的雄花。

关键词:南瓜(*Cucurbita maxima*);性别表达;乙烯利;硫代硫酸银(STS);氨基乙氧基乙烯甘氨酸(Aminoethoxyvinylglycine, AVG)

中图分类号:S 642.106⁺.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)18-0030-05

南瓜($2n=2x=40$)(*Cucurbita maxima*)属葫芦科(Cucurbitaceae)南瓜属(*Cucurbita*)一年生蔓生植物,是

第一作者简介:杨晓霞(1988-),女,硕士研究生,研究方向为南瓜遗传育种。E-mail:xiaofeiayang1109@163.com

责任作者:屈淑平(1973-),女,博士,教授,硕士生导师,研究方向为蔬菜遗传育种。E-mail:qushuping1973@gmail.com

基金项目:2012 年高等学校博士学科点专项新教师基金资助项目(20122325120014);农业部公益性行业科技专项资助项目(201303112);哈尔滨市科技局青年科技创新人才资助项目(2013RFQXJ029)。

收稿日期:2015-05-25

重要的世界性蔬菜。南瓜的种质资源极为丰富,其栽培种主要有中国南瓜(*C. moschata*),又名倭瓜、饭瓜;印度南瓜(*C. maxima*),又名笋瓜;美洲南瓜(*C. pepo*),又名西葫芦^[1]。南瓜是雌雄同株异花植物,花属于单性花,生于主茎和侧枝的叶腋处,个别品种有少量的两性花存在^[2]。南瓜属植物的性别表现分为 3 个阶段,第 1 阶段是雄花阶段,这一阶段只产生雄花;雄花产生后,进入第 2 阶段,雌花和雄花交替阶段;第 3 阶段是进入雌花阶段,这一阶段只产生雌花。第 3 个阶段部分品种在特定条件下能够观察到^[3]。

葫芦科植物的性别表达受遗传、环境和激素等多种

Abstract: Two PGPR strains A21-4 and HG28-5 were used as materials, the effect of two PGPR on emergence, growth and rhizosphere soil microbial ecology of pepper, and its root colonization activity were studied adopting plug experiment. The results showed that seed inoculation with A21-4 and HG28-5 were all significantly enhanced the emergence potential, increasing rates 40.54% and 37.84%; At the same time, A21-4 and HG28-5 were all significantly promoted seedling growth, chlorophyll content and root activities. Increasing chlorophyll content rates were 65.49% and 43.66%, improving root activities 77.91% and 55.81%; Moreover, A21-4 and HG28-5 were all significantly enhanced the soil enzyme activities, and increased the organic matters and available P contents on the rhizosphere soils. Especially, inoculation with A21-4 could improve the urease activity 66.01%, and increase the organic matter content 66.62%; Inoculation with HG28-5 could improve the phosphatase activity 88.16%, increase the available P content 67.53%. In addition, A21-4 and HG28-5 were all successfully colonized on the rhizosphere soil and roots of pepper. The colonization ability were 2.15×10^5 cfu/cm and 4.75×10^5 cfu/cm in the DLF test, in the plug experiment, A21-4 and HG28-5 were persisted on root of pepper with a relative high population density which were more than 10^5 cfu/cm and 10^6 cfu/cm, persisted on the rhizosphere soils were more than 10^4 cfu/cm and 10^5 cfu/cm, respectively.

Keywords: plant growth promoting rhizobacteria; effect of growth promotion; soil enzyme activity; root colonization ability

因子调控^[3-5]。乙烯在葫芦科作物性别决定和花发育中起到决定作用^[6-7]。乙烯或乙烯利,在瓜类作物上表现出明显的促雌效应^[8-11]。乙烯生物合成和作用抑制剂,氨基乙氧基乙烯甘氨酸(aminoethoxyvinyl glycine, AVG)和硫代硫酸银(STS)能诱导雌花转换成雄花或两性花,降低雌花节位,减少每个植株上雌花的数^[12]。为了明确乙烯在印度南瓜性别表达中的作用,该研究以 3 份性别表达差异的印度南瓜为材料,研究乙烯利、AVG 和 STS 对南瓜性别分化的影响,以及不同性别表达对乙烯的敏感性,讨论乙烯在南瓜性别表达中的作用,为生产中提高坐果率和控制花期提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为印度南瓜(*Cucurbita maxima*)类型,供试品系为 3 个:2013-12(强雌系)、088-3(雌性较强)和 9-6(强雄系),由东北农业大学园艺学院南瓜课题组提供。这些品系的开花结果习性都是在主蔓上每节位着生一朵花,品系间的差异在于雌雄花的比例不同。

乙烯利水剂(上海华谊集团华原化工有限公司彭浦化工厂);AVG,分析纯(Sigma);STS 用硝酸银(上海科丰实业有限公司)和硫代硫酸钠(天津市永大化学试剂有限公司)配制,以银离子浓度为准则。

1.2 试验方法

1.2.1 田间管理 该试验在东北农业大学香坊农场实验基地进行。2014 年 4 月底开始育苗,待幼苗长出 4 片真叶时即可定植到田间进行正常田间管理。该研究采用随机区组设计,设置 3 次重复,每小区种 15 株,垄长 10 m,株距 0.5 m,垄距 0.7 m,田间管理同常规南瓜栽培管理。

1.2.2 乙烯利、AVG 和 STS 最佳使用浓度的确定 分别用 50、100、300、500 mg/L 的乙烯利和 0.1% Tween-20; 0.5、1.0 mmol/L 的 STS 和 0.1% Tween-20; 100、200、300 mg/L 的 AVG 和 0.1% Tween-20 对 2013-12 进行生长点喷施,记录单株雌花数量和第 1 雌花节位的变化,以确定乙烯利、AVG 和 STS 的最佳使用浓度。

1.2.3 喷施处理 当植株 2 片子叶展平时,按照 1.2.2 中确定的 3 种药剂最佳使用浓度对其进行喷施处理。对照只喷施 0.1% Tween-20。隔 3 d 处理 1 次,共喷施 3 次。

1.3 项目测定

调查主茎 20 节以内的雌花、雄花和两性花的数量和比例;调查每个植株雌花出现之前雄花的节位数。同时调查处理后花器官结构是否有变化,以确定乙烯利对花发育的影响。

1.4 数据分析

试验数据采用 SAS 9.0 系统进行分析。

2 结果与分析

2.1 乙烯利、AVG 和 STS 最佳使用浓度的确定

由表 1 可以看出,用不同浓度的乙烯利喷施 2013-12 的生长点,浓度超过 100 mg/L 后单株雌花数明显增多,第 1 雌花节位明显提前,雄花有不同程度的败育情况。用 AVG 处理,浓度为 100 mg/L 时第 1 雌花节位明显延后。而用 STS 处理,第 1 雌花节位在 0.5 mmol/L 时第 1 雌花节位就明显延后。所以分别确定 100 mg/L 的乙烯利,100 mg/L 的 AVG 和 0.5 mmol/L 的 STS 为最佳使用浓度。

2.2 乙烯利和乙烯抑制剂对印度南瓜性别表达的影响

3 种不同基因型的印度南瓜具有不同的性别表达。正常情况下,品系 2013-12 是强雌系,只在根部节位出现雄花和少量两性花,第 1 雌花节位出现在主蔓第 6~10 节,雌花出现后,雄花就不再出现,20 节内平均雌花数达到 50%~75%,品系 2013-12 在雌花出现之前的节位里有一定的不完全雌蕊的雄花出现,平均每个植株的不完全雌蕊的雄花占 2.9%。品系 9-6 是强雄系,第 1 雌花节位出现在第 13~25 节,20 节以内雌花数少于 12%。品系 088-3 第 1 雌花节位出现在第 5~8 节,20 节以内平均雌花为 20%~52%(图 1)。

表 1 不同浓度乙烯利, AVG 和 STS 对性别表达的影响

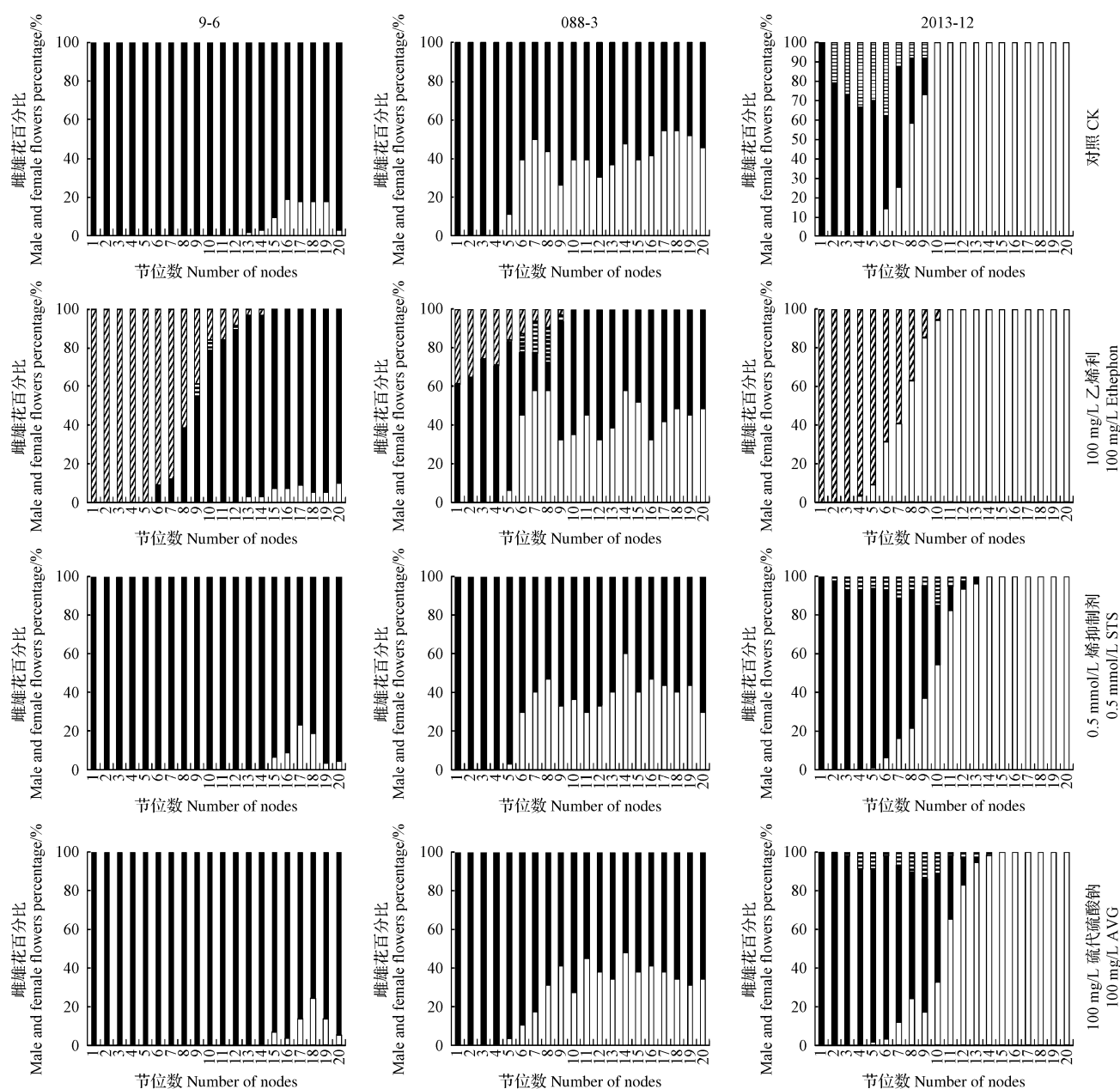
Table 1 The effect of different concentration of ethephon, AVG and STS on the sexual expression

处理 Treatment	单株雌花数 Female flower per plant	第 1 雌花节位 The first female flower node
CK	11.5±0.3b	8.9±0.2a
50 mg/L 乙烯利	11.9±0.2b	8.2±0.3a
100 mg/L 乙烯利	13.3±0.2a	7.2±0.5b
300 mg/L 乙烯利	13.6±0.1a	6.5±0.5b
500 mg/L 乙烯利	14.0±0.2a	5.32±0.5c
CK	11.5±0.2a	8.9±0.2c
100 mg/L AVG	10.3±0.1ab	9.9±0.3b
200 mg/L AVG	9.6±0.1b	10.8±0.3ab
300 mg/L AVG	9.3±0.1c	10.9±0.2a
CK	11.5±0.2a	8.9±0.2b
0.5 mmol/L STS	11.2±0.1ab	9.7±0.2a
1.0 mmol/L STS	10.4±0.4b	10.2±0.2a

注:表中数值为 45 株植物的平均值(±标准误),不同小写字母表示新复极差法检测在 5%的水平差异显著。下表同。

Note: Values are the mean (± standard error) of 45 plants. Means followed by a different letter in each column are statistically different by SSR's test at $P \leq 0.05$. The same below.

由表 2 可以看出,乙烯利可以促进南瓜雌花增多,降低雌花节位,但不同品种对乙烯利的反应不同,效果也不同。乙烯利显著增加了品系 088-3 每株的雌花数,第 1 雌花节位显著提前,2013-12 和 9-6 在乙烯利的处理下雌花数有所增加,但与对照差异不显著,这 2 个品系的第 1 雌花节位与对照相比都显著提



注: 黑色、白色、斜条纹和横条纹分别表示雄花、雌花、败育花和不完全雌蕊的雄花。

Note: White, black, diagonal stripes and horizontal stripes represent the female, male, abortion flowers and incomplete pistil of male flowers.

图 1 乙烯利、AVG 和 STS 对 3 个品种前 20 节性别表达的影响

Fig. 1 Effect of ethephon, AVG and STS on the sexual expression of 3 genotypes

表 2

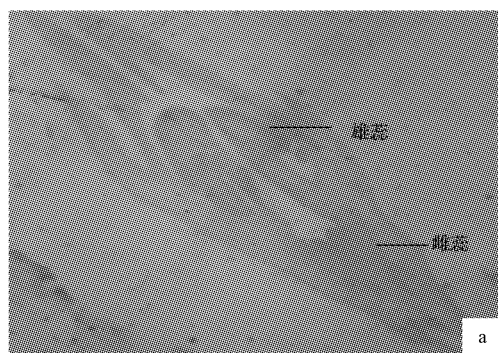
乙烯利、AVG 和 STS 对性别表达的影响

Table 2

Effect of ethephon, AVG and STS on the sexual expression

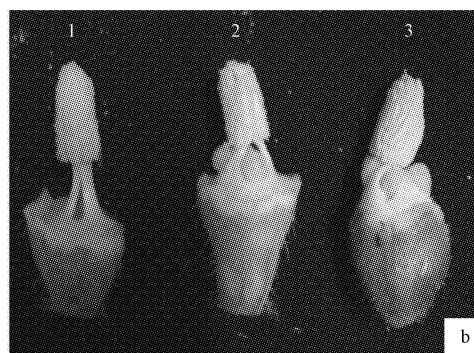
	单株雌花数 Female flower per plant			第 1 雌花节位 The first female flower node		
	2013-12	9-6	088-3	2013-12	9-6	088-3
CK	12.00±0.5b	1.7±0.1ab	8.5±0.02b	8.3±0.5b	18.2±0.2ab	6.5±0.2c
乙烯利	13.2±0.2a	1.9±0.04a	9.6±0.3a	7.7±0.3c	16.5±0.5b	5.5±0.02d
AVG	10.3±0.07c	1.4±0.06b	7.3±0.3c	10.0±0.1a	18.5±0.6a	7.5±0.2a
STS	11.2±0.2bc	1.5±0.1b	8.3±0.3b	9.7±0.2a	19.5±0.7a	7.0±0.06b

前。AVG 是乙烯生物合成抑制剂,能够有效的抑制生物体内乙烯的合成;STS 是乙烯作用抑制剂,通过和乙烯受体结合,阻碍乙烯的正常结合,进而抑制其所诱导的生理生化过程。AVG 和 STS 处理具有诱雄的效果,088-3 和 2013-12 这 2 个品系单株雌花数显著减少,第 1 雌花出现的节位显著延后,明显延迟雌花花期。9-6 在 AVG 和 STS 处理下,也表现单株雌花数减少,第 1 雌花节位延后,但与对照差异不显著。



2.3 乙烯利、AVG 和 STS 对印度南瓜花发育的影响

这 3 个品系在乙烯利处理后,早期开放的雄花大部分败育,其特征是花朵小,有的没有花丝和花药,有的只有花丝无花药,有的有花药而无花粉;后期出现不完全雌蕊的雄花,其特征是上部表现为雄花,有连合的 3 个雄花,有正常的花药,而下部则表现为雌花的特征,无膨大的子房,在横切面上能观察到雌蕊和雄蕊的出现,无子房和侧膜胎座的分化。AVG 和 STS 处理没有这种现象的出现(图 2)。



注:a,2013-12 不完全雌蕊雄花石蜡切片;b,1 为 9-6 正常的雄花;2,3 为 9-6 和 088-3 乙烯利处理后的不完全雌蕊的雄花。

Note:a,incomplete pistil of male flowers paraffin structure from 2013-12 plant;b,1. normal male from 9-6 plant;2,3 represent incomplete pistil of male flowers from 9-6 and 088-3 plants treated with ethephon.

图 2 乙烯处理后产生不完全雌蕊的雄花

Fig. 2 Incomplete pistil of male flowers produced after ethylene treatment

3 讨论

乙烯在葫芦科作物性别决定和表现中起到关键作用,在黄瓜、冬瓜、西瓜和西葫芦中作用明显,少量的外源乙烯就能改变作物单株的雌花和雄花比例^[12-14]。在西葫芦中外施乙烯能够改变不同品种的单株雌花和雄花数,促进雌花早熟,增加雌花数量^[15-16]。而乙烯抑制剂 AVG 和 STS 则延迟西葫芦雌花开放,减少雌花数量^[17]。该研究表明,乙烯利、AVG 和 STS 对印度南瓜性别表现的影响与西葫芦的研究结论一致。乙烯利处理使 3 个印度南瓜品系的单株雌花数增加,第 1 雌花节位提前。AVG 和 STS 处理后 3 个品系的第 1 雌花节位延后,单株雌花数减少。但不同品种对外源乙烯的处理反应不同,强雌性材料(2013-12 和 088-3)对乙烯利、AVG 和 STS 处理表现为敏感,与对照差异显著;而强雄材料 9-6 对其处理表现为不敏感,与对照差异不显著(表 2),这可能与不同品种的基因型和对乙烯的敏感性不同有关。MANZANO 等^[17-19]研究发现,西葫芦强雌品系 *Bog* 和强雄品系 *Veg* 性别表现的差别是与其内源乙烯的含量和对乙烯的敏感性相关,强雄品系 *Veg* 表现对乙烯不敏感,在幼苗期(一片真叶期)茎尖内源乙烯含量比强雌品系 *Bog* 低 2 倍多,结果表明对乙烯的敏感性不仅在雌花和雄花发育中起到关键作用,同时在由雄花向雌花发育

转型过程中也起到关键作用。该研究表明印度南瓜强雄材料 9-6 对乙烯处理表现不敏感,它的性别表现是否与对乙烯的敏感性和内源乙烯含量有关,还需要进一步从分子水平进行验证。

该研究发现,在乙烯利处理后,3 个品系都存在早期开放的雄花大部分败育,后期出现不完全雌蕊的雄花,其特征是上部表现为雄花,有连合的 3 个花丝,有正常的花药,而下部则表现为雌花的特征,有完整的心皮出现,无膨大的子房。乙烯利处理产生的雄花败育表明乙烯对雄花形态建成有重要影响。乙烯处理后产生的畸形两性花是由雄花发育而来,还是有雌花发育而来,尚需要进一步思考。葫芦科作物的黄瓜、甜瓜和苦瓜等在性别分化过程中都有“两性期”的存在^[20],在两性期,雌蕊原基和雄蕊原基同时存在,随着发育过程的进行,2 种器官原基只有一种可以继续发育,从而形成雌花或者雄花。李曙轩^[21]研究了乙烯利及赤霉素对瓠瓜性别的影响,结果表明,乙烯利处理所诱导的瓠瓜多开雌花,是由雄花转化而来的;乙烯的作用是抑制雄蕊的发育,从而促进雌花的发展。现有的研究表明美洲南瓜(*Cucurbita pepo*)在雄花的发育过程中没有观察到雌蕊原基的出现即无“两性期”,雌花发育的顺序为花萼、花冠、雄蕊原基(以后退化)和雌蕊原基,即雌花发育过程中有两

性期^[22-23]。从该研究观察到的印度南瓜的不完全雌蕊的雄花的形态来看,雄性特征非常明显,有正常的花药,有花粉,但雌性特征不明显,只有心皮,无子房出现,可能是印度南瓜与美洲南瓜不同,雄花的发育初期存在“两性期”,后期雌蕊发育受到抑制而表现为雄花的特征。

参考文献

- [1] 林德佩. 南瓜植物的起源和分类[J]. 中国西瓜甜瓜, 2000(1): 36-38.
- [2] 黄玉源, 缪汝槐, 张宏达. 南瓜两性花的形态与结构研究[J]. 广西植物, 1999, 19(2): 136-142.
- [3] PENÑARANDA A, PAYÁN M C, GARRIDO D, et al. Production of fruits with attached flowers in zucchini squash is correlated with the arrest of maturation of female flowers[J]. J Hort Sci Biotechnol, 2007, 82: 579-584.
- [4] WIEN H C. The cucurbits: Cucumber, melon, squash and pumpkin [M]//In: Wien H C (ed) The Physiology of Vegetable Crops. CAB International, New York, 1997: 345-386.
- [5] WIEN H C, STAPLETON S C, MAYNARD D N, et al. Flowering, sex expression and fruiting of pumpkin (*Cucurbita* sp.) cultivars under various temperatures in greenhouse and distant field trials[J]. Hort Science, 2004, 39: 239-242.
- [6] WOESTE K E, YE C, KIEBER J J. Two *Arabidopsis* mutants that overproduce ethylene are affected in the posttranscriptional regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase[J]. Plant Physiol, 1999, 119: 521-529.
- [7] VARDHINI B V, RAO S S R. Acceleration of ripening of tomato pericarp discs by brassinosteroids[J]. Phytochemistry, 2002, 61: 843-847.
- [8] 曹毅, 任吉君, 李春梅, 等. 乙烯利对黄瓜生长发育的影响[J]. 北方园艺, 2002(2): 46-47.
- [9] 陈清华, 彭庆务, 何晓明, 等. 瓜类雌性系(强雌系)高产育种原理的形成及发展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(11): 273-278.
- [10] 全江, 吴震, 蒋芳玲, 等. 乙烯利诱导网纹甜瓜主蔓两性花芽分化的形态和解剖学研究[J]. 植物研究, 2008, 28(6): 746-749.
- [11] 龚浩, 罗剑宁, 罗少波, 等. 黄瓜与甜瓜的性别决定分子机制研究进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(2): 382-388.
- [12] PAYÁN M C, PEÑARANDA A, ROSALES R, et al. Ethylene mediates the induction of fruits with attached flower in zucchini squash [M]//In: Holmes GJ (ed) Proceedings Cucurbitaceae, Universal Press, Raleigh, 2006: 171-179.
- [13] RUDICH J. Biochemical aspects of hormonal regulation of sex expression in Cucurbits [M]//In: Bates DM, Robinson RW, Jeffry C (eds) Biology and Utilization of the *Cucurbitaceae*. Cornell University Press, New York, 1990: 288-304.
- [14] 曾福礼, 康文隽, 孙彬, 等. 乙烯利和赤霉素影响西葫芦性别表现的生理生化研究[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 1988, 24(2): 102-107.
- [15] 程永安, 张恩慧, 欧敏功, 等. 西葫芦的性别表现与化学控制[J]. 西北农业学报, 2002, 11(1): 75-77.
- [16] YAMASAKI S, FUJII N, TAKAHASHI H. Hormonal regulation of sex expression in plants[J]. Vitamins Hormones, 2005, 72: 79-110.
- [17] MANZANO S, MARTÍNEZ C, DOMÍNGUEZ V, et al. A major gene conferring reduced ethylene sensitivity and maleness in *Cucurbita pepo* [J]. J Plant Growth Regul, 2010, 29: 73-80.
- [18] MANZANO S, MARTÍNEZ C, MEGÍAS Z, et al. The role of ethylene and brassinosteroids in the control of sex expression and flower development in *Cucurbita pepo* [J]. Plant Growth Regul, 2011, 65: 213-221.
- [19] MANZANO S, MARTÍNEZ C, MEGÍAS Z, et al. Involvement of ethylene biosynthesis and signalling in the transition from male to female flowering in the monoecious *Cucurbita pepo* [J]. J Plant Growth Regul, 2013, 32: 789-798.
- [20] 王强, 张建农, 李计红. 甜瓜性别分化的显微结构观察[J]. 甘肃农业大学学报, 2009, 44(6): 79-84.
- [21] 李曙轩. 乙烯利及赤霉素对瓠瓜性别的影响[J]. 植物生理学报, 1981, 7(3): 265-273.
- [22] 康文隽. 西葫芦(*Cucurbita pepo* L.)花芽发育的研究[J]. 兰州农业大学学报, 1987, 23(1): 93-100.
- [23] 秦俊芬, 葛宇, 屈淑平, 等. 南瓜花芽分化解剖结构的研究[J]. 东北农业大学学报, 2011, 42(10): 66-69.

Effect of Ethephon, Ethylene Inhibitor on *Cucurbita maxima* Sex Expression

YANG Xiaoxia, QU Shuping, YANG Guixian, WANG Yangyang, XU Wenlong, CUI Chongshi
(College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030)

Abstract: The sexual expression and flower development of 3 accessions of *Cucurbita maxima* including 2 strong female accessions (088-3 and 2013-12) and 1 strong male accession 9-6 were investigated by spraying ethephon and ethylene inhibitor (AVG and STS). The results showed that the female flower number of 3 accessions of *C. maxima* increased and the first female flower node advanced through ethephon treatment. On the contrary, the female flower number of 3 accessions of *C. maxima* decreased and the first female flower node delayed through ethylene inhibitor treatment. 3 accessions of *C. maxima* had different response to exogenous ethylene treatment. Strong female accessions (088-3 and 2013-12) was sensitive to ethephon and ethylene inhibitor treatment, while strong male accession 9-6 was insensitive to ethephon and ethylene inhibitor treatment, which could be related with the sensibility to ethephon and ethylene inhibitor of different genotypes. Moreover, 3 accessions of *C. maxima* all appeared different degrees of abortion and incomplete pistil of male flowers.

Keywords: *Cucurbita maxima*; sex expression; ethephon; STS; aminoethoxyvinylglycine