

植物性別決定的染色體機制

黃祥益¹

摘要

生物有性生殖依賴雌、雄性個體或器官產生之配子結合。大部分動物已演化出雌性及雄性個體進行有性生殖，而植物性別則因物種不同而有很大差異。大多數的被子植物屬於雌雄同花(hermaphroditic)或雌雄同株異花(monoecious)，僅有 5% 的被子植物為雌雄異株(dioecious)型態。植物花性通常由單一基因座、不連鎖的多基因座或由性染色體(sex chromosome)等三種遺傳機制決定。由性染色體決定者屬於雌雄異株的物種，其雄性基因型多為異質接合型(heterogametic, XY)，雌性基因型則以同質接合型(homogametic, XX)為主，但偶有雌性為異質接合型。性染色體對性別的調控又可分為 Active Y-system 和 X-to-autosome ratio system 兩種系統。雌雄異花植物的花器發育過程在不同物種間差異很大，有些是雌雄花器同時分化，最後僅形成單一性別的花，有些植物則跳過兩性花階段，直接發育成單一性別的花。由雌雄異株雙子葉植物的研究發現，花性發育由性染色體同源基因(homeotic gene)上的 MADS-box gene 所控制，此段基因又包含 3 組功能性基因，分別控制不同花器的發育，進而形成不同性別的花。目前為止，植物性別遺傳控制除已知基因對性別器官分化調控外，其與植物生理代謝、環境間交互的作用尚未清楚，仍待進一步探討。

關鍵字：雌雄同花、雌雄異株、雌雄同株異花、性染色體

前言

生物的有性生殖是透過雌、雄性個體或生殖器官產生之配子(精子與卵)結合，發育成為新的個體。目前大部分的動物具有雌性及雄性個體的分別。植物的性別分化較為複雜，最常見的是雌、雄花在同一植株上的雌雄同花(hermaphroditic)或雌雄同株異花(monoecious)，推測僅有 5% 的被子植物如同動物分別有雌性及雄性個體的雌雄異株(dioecious)型態⁽²⁾。雌雄異株的物種包含一般所熟知的經濟作物如木瓜、蘆筍、菠菜等^(7,10,13)。

¹ 行政院農業委員會高雄區農業改良場助理研究員

目前對於性別遺傳被研究得最詳盡的物種是人類，其次是一些近緣的靈長類動物。而植物方面，雌雄同株異花(monoecious)物種以玉米的性別是最早被研究，雌雄異株植物則以white campion (*Silene latifolia*)為雌雄異株模式植物被研究最多^(4,5,7,8)。

植物花性遺傳機制通常由單一基因座、不連鎖的多基因座或由性染色體(sex chromosome)等三種決定。雌雄同株異花由單一基因座或不連鎖基因座控制；由性染色體決定者屬於雌雄異株的物種，其雄性基因型多為異質接合型(heterogametic)，由一條X染色體及一條Y染色體組成；雌性基因型則以同質接合型(homogametic)為主，由一對X染色體組成，但偶有雌性為異質接合型。性染色體對性別的調控又可分為Active Y-system和 X-to-autosome ratio system兩種系統^(7,13)。

植物性別分類

植物性別較動物複雜，一般分為雌雄同花(hermaphrodite)，及雌雄同株異花(monoecous)及雌雄異株(dioecious)等三類(圖 1)。雌雄同花為同時具雌、雄花器兩性花，種類佔開花植物的 90%。雌雄同株異花(monoecious)為同一植株上同時具有單一性別的雌花及雄花，約佔開花植物的 5%，一般常見的植物如瓜類。雌雄同株異花除一般單性花之外，有些同時具兩性花及

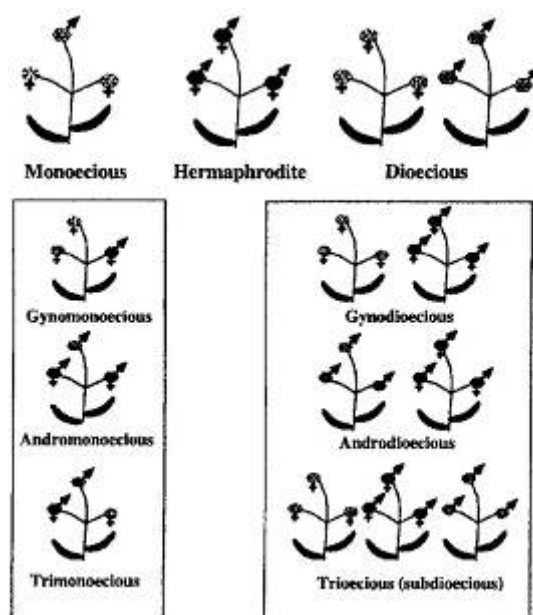


圖 1. 植物的性別策略。框格中代表混合的情況。

Fig. 1. Sex strategies in plants. Those in boxes represent the mixed states.
(Ainsworth, 2000)

雌花稱為雌性雌雄同株異花(gynomonoecious)；若同時具有兩性花和雄花的植物則稱為雄性雌雄同株異花(andromonoecious)。雌雄異株植物則和動物相同，雌、雄花分別單獨存在個別的雌、雄植株上，若植株僅出現雌株或兩性株則稱為雌性雌雄異花(gynodioecious)；若出現雄株或兩性株則為雄性雌雄異株(androdioecious)；而分別會出現雌株、雄株或兩性株者特別稱為 trioecious 或 subdioecious^(1,2,7)，trioecious 最典型的植物即是大家所熟悉的木瓜⁽¹⁰⁾。

植物性別發育

雌雄異花的植物其花器發育過程在不同物種間差異很大，有些是雌雄花器同時分化，但是發育過程中其中一個花器停止生長，最後僅形成一種性別的花器，雌雄異株植物 white campion (*Silene latifolia*) 不論雌花或雄花發育初期均先經歷兩性花階段，雄花的心皮原始體(carpel primordia)在生長初期即快速停止生長，僅有雄花器持續發育形成雄花；雌花的雄蕊原始體(stamen primordia)直到絨氈層(tapetum)發育時才停止生長，心皮仍繼續發育形成雌花^(6,7,12)。其雌、雄花發育受到 SLM2 及 SLM3 基因的調控，此兩段基因表現高者發展為雄花，未表現者則發育成雌花，特別是在雄蕊原始體的位置表現最明顯(圖 2(a))。

另一種典型的雌雄異株植物酸模(sorrel, *Rumex acetosa*)，花器發育的情形也類似，但是其遺傳的控制機制卻不相同。酸模的花性發展是由 RAP1 基因在花芽不同發育時期的表現所控制。在花芽發育第 3 期不論雌花或雄花原始體頂端，均可偵測到 RAP1 的表現。但是到花芽發育第 5 期時，由於 RAP1 的影響，使雄花中的心皮原始體及雌花中的雄蕊原始體發育受阻，進而分別形成雄花及雌花(圖 2(b))。有些植物則不同時分化出雌雄花器而直接只發育雌性花器或雄性花器，例如菠菜及大麻。

植物性別的遺傳

植物性別決定通常由單一基因座、不連鎖多基因座及性染色體等 3 種機制調控⁽⁷⁾。由單一基因控制性別表現的植物種類非常少，最具代表性的植物是一種野生瓜類植物 *Ecballium elaterium*，其性別僅由單一基因座決定形成雌花、雄花或兩性花。不連鎖多基因座的性別決定是由多個基因座共同控制性別表現，例如胡瓜由 7 段不同基因座調控，其中有 2 段是主效基因(major gene)及 5 個微效基因(microgene)共同決定花性的發展。由性染色體所控制者，其基因中許多與性別決定有關的基因座已結合成為“性染色體”(sex

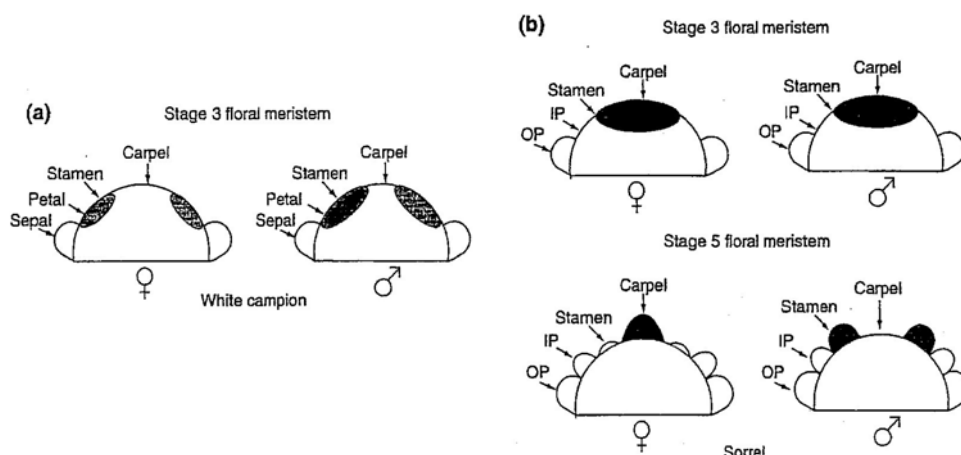


圖 2. MADS-box 基因表現對性別分化影響簡圖：(a)雌雄異株物種 white campion (*Silene latifolia*)；(b)酸模(*Rumex acetosa*)。White campion 中 *SLM2*(花瓣)及 *SLM3*(雄蕊)基因(淺色陰影部分)在雄花中表現較強。酸模中表現花藥及心皮的 *RAP1* 基因造成雄花中的心皮基原及雌花中的雄蕊基原停止發育。IP：內花被，OP：外花被。

Fig.2. Schematic representation of sex-specific differences in MADS-box gene expression: (a) the dioecious species white campion (*Silene latifolia*); (b) sorrel (*Rumex acetosa*). In white campion, *SLM2* and *SLM3* (light shading), two petal- and stamen-specific genes, are expressed more centrally in male than in female floral meristems. In sorrel, expression of the stamen- and carpel-specific *RAP1* gene (dark shading) ceases as the development of the carpel primordial in male and the stamen primordial in females is arrested. Abbreviation: IP, inner perianth segment; OP, outer perianth segment.

(Lebel-Hardenack and Grant, 1997)

chromosome)，均為雌雄異株植物，但特別的是在已知的雌雄異株物種中僅有少部分發展出性染色體⁽¹¹⁾。

性染色體對植物性別調控有兩種系統，一種是active Y-system，此一系統具有獨立的Y染色體與雄性特徵有關，雄蕊需要Y染色體基因(Y-chromosome carried genes)才能發育，典型的植物包含木瓜、蘆筍及white campion等。另一個性別決定系統是X-to-autosome ratio system (X:A system)，此系統中Y染色體已退化未帶性別分化的主要基因，對性別的調控藉由性染色體與體染色體的比率而定，其比值大於或等於1.0時，屬於同質結合型(AA, XX)，形成雌性；比值小於或等於0.5時為異質結合型(AA, XYY)，表現為雄性；若比值介於0.5到1.0之間則形成兩性株(AAA, XXYY)，染色體常形成三倍體^(7,13)。

X-to-autosome ratio system在動物中最著名的範例就是果蠅，而植物中*Rumex*屬部分物種及蛇麻草(hops, *Humulus*)之性別表現屬於此一系統。

植物性染色體的基因型與動物的組合相似，大部分雄性基因型屬於異質結合(heterogametic)，結合形式分為XY、XY₁Y₂或ZW三型，white campion屬於XY結合型，酸模(sorrel, *Rumex acetosa*)則為XY₁Y₂，木本植物白楊(poplar, *Populus*)則為ZW型。而雌性基因型大部分是同質結合型(homogametic)結合形式為XX或ZZ，但有一種野生草莓雌株卻為異質結合型(3,7,10,13,16)。

目前已知的雌雄異株植物，大部分性染色體與體染色體需藉由基因分析(genetic analysis)辨別，有24個物種(分別屬於13科)無法由染色體型態上區別X-Y及Z-W染色體。只有13種植物由染色體外型及大小即可區分，其性染色體明顯大於其他染色體，可藉由光學顯微鏡鏡檢辨識(圖3)^(11,13,14)。

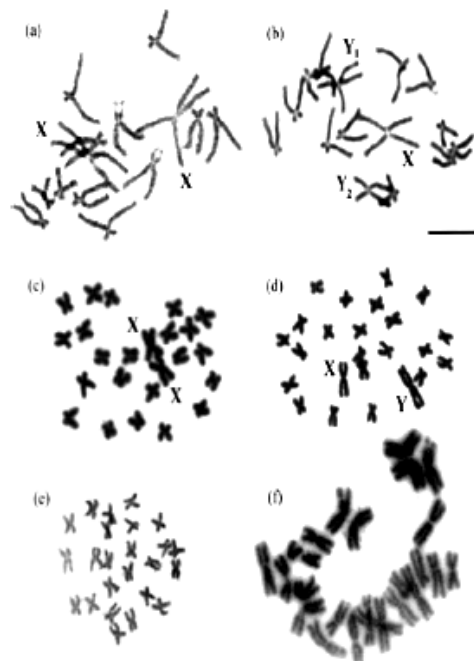


圖 3. 雌雄異株之酸模根尖有絲分裂中期雌株(a)及雄株(b)。雌雄異株之 white campion 永久根有絲分裂中期雌株(c)及雄株(d)，及近緣的雌性雌雄異花 *Silene vulgaris* (e)及雌雄同花的 *Silene chalcedonica* (f)。有標示者為性染色體。比例尺線段= 10 μm

Fig.3. Root tip metaphases of dioecious sorrel female (a) and male (b). Metaphases from permanent hairy root cultures of dioecious white campion female (c) and male (d), and related gynodioecious *Silene vulgaris* (e) and hermaphrodite *Silene chalcedonica* (f). Sex chromosomes are indicated. Bar = 10 μm

(Negrutiu et al., 2001)

性染色體中的性別決定基因

性染色體對性別發展的調控，是經由位於染色體上的性別決定基因 (sex-determination loci) 的表現產生，在white campion(*Silene latifolia*) 的性染色體上發現許多段性別決定相關基因，對於各基因在性別發展過程中可能的功能性已有報導^(9,15)，但其真正作用機制尚不清楚。性別決定基因的特性，目前被發現其具有分散且高度重複的DNA⁽⁷⁾。

不同性別花器形態上的分化則是由同源基因(homeotic gene) 上的MADS-box gene所控制^(1,7)。MADS-box gene 包含A, B, C三組功能性基因分別控制不同花器發育，不同的基因表現組合造成不同性別花器產生。基因A主要控制萼片(sepal)的發育，基因A及B共同控制花瓣(petal)的發育，雄蕊的發展由基因B與C所調控，心皮的發育則與基因C有關。

MADS-box gene在單子葉植物中的功能尚不清楚，在雌雄同株異花植物玉米的染色體中被發現類似的基因ZAG1 及ZMM2，玉米雌、雄花中均有ZAG1 與ZMM2 表現，但ZMM2 在雄花中表現高於雌花中，雌花中的ZAG1 的表現高於雄花，一般認為ZAG1 控制雌花形成，而ZMM2 則和雄花穗發育有關，但是ZAG1 及ZMM2 調控花性的機制並不清楚。玉米中關於花性決定的基因還有Ts2 (Tasselseed 2)、An1 (Anther ear1)及 D(Dwarf) 三種基因，其中Ts2 與雄花穗發育有關，而An1 及D基因則和雌花發育有關。在雄花穗發育過程中發現Ts2 產生的Ts2 蛋白會造成雄花頂端分生組織的心皮原始體死亡，僅有雄蕊可正常發育。Ts2 蛋白序列非常類似細菌產生steroid-specific dehydrogenase 的序列，Ts2 蛋白的行為也非常近似類固醇化合物(steroid-like compounds)將發育中的心皮原始體細胞殺死。另外，以誘變處理使Ts2 失去功能植株，導致雄花穗上出現雌花。ts2/d1, ts1/d1, ts2/d2, ts2/d2 等雙變異處理的植株雌、雄花穗均形成兩性花⁽⁷⁾。其他如Ts4 基因也有類似Ts2 基因的功能，突變的ts4 基因導致玉米雄花穗出現雌花(圖 4)。

植物性染色體的演化

植物性染色體的出現被認為是由雌雄同花植物產生雌不稔或雄不稔變異，經由細胞核染色體重組，分別產生雄性特異序列及雌性特異序列，再進一步形成雄性及雌性個體^(1,2,10)。而整個雌雄異株植物間的演化關係在white campion被觀察到，其兩性花具顯性的雄性表現基因M/M或M/m的組合，但它會受到一對隱性雌性修飾基因Suf/Suf的影響而改變花性表現，當Su^f產生變異(Su^f)時會使雌性表現受抑制。但是雌雄異株型的植株亦有可能回復變異回原來兩性株的型態。



圖 4. 玉米 *ts4* 變異。正常雄花穗僅產生雄性小花(圖左)，而同質接合的 *ts4* 基因座產生雌蕊有功能的兩性花(圖右)，導致雄花穗形成種子。

Fig.4. The *ts4* mutant of maize. The normal male tassel (left) produces male floret. But the homohzygous *ts4* allele induced hermaphroditic flowers with functional pistils, and form seeds in the male tassel.

人類Y染色體被發現高度退化，X染色體上 1098 個同源基因以每百萬年 3 - 4 個基因的速率退化或遺失⁽¹¹⁾。植物Y染色體在性染色體演化初期及中間階段有退化的跡象，類似的情形也發生在ZW型的白楊^(2,11)。Y染色體上質體序列(plastid sequence)的累積也促進性染色體退化的進行，這個現象也發生在white campion⁽¹¹⁾。由*Silene dioica* 及*S. latifolia*細胞學的研究發現 Y染色體退化的證據，3 個功能不同的Y染色體片段，*SuF*區域及兩個分別控制花藥提早及延遲發育的區域。這些物種雄性減數分裂時X與Y配對被限制在頂端，且Y染色體重組也會被抑制，亦即X、Y染色體配對時僅有位於染色體末端的基因有機會進行重組或轉置交換，保持一定的遺傳歧異度。由於Y染色體大部分區域的重組受到限制且有基因遺失或退化情形發生，但仍有一部份Y染色體連鎖基因功能有回復的現象。此一情況在white campion的Y染色體中大量的重複序列在被發現後獲得部分的解釋，由於這些高重複序列的片段中包括跳躍基因(transposable elements / transposon)^(2,11)，這些基因可能在轉移到其他位置後又回復到Y染色體上，使其原有功能恢復。植物具有大型的Y及W染色體是由於轉位基因插入及基因座退化，但也有可能是大型的Y及W染色體退化，未改變體積大小，而性別決定由X-to-Autosome ratio system或Z-to-Autosome system所取代。此即在演化上X-to-Autosome ratio system較性染色體晚出現的原因。此外，Y染色體退化極容易造成雄性在X染色體產生變異時致死，或一些性隱性連遺傳疾病表現，此一情形常在哺乳動物中發生。

結 論

植物獨立性別個體發展的目的主要在增加遺傳背景的歧異度，減少自花或近緣交配的機會，並且在遺傳機制上以各種方式增加遺傳歧異度，例如 X-to-Autosome ratio system，以加強族群在變動環境中存活的機會，除演化上的需求之外，也同時增加當代族群的環境適應性。植物性別遺傳染色體表現機制目前已有初步的瞭解，但在基因作用的機制在生理代謝與環境交互作用細節上並未清楚，僅由顯現在外表性狀推論作用的基因。對植物性別研究除基礎理論研究的探索之外，對於一些具有個別花性的經濟作物的遺傳育種上有正面的意義，例如瓜果類蔬菜全雌株、單為結果等遺傳特性上的利用，以及木瓜育種上的應用等。

參考文獻

1. Ainsworth, C. 2000. Boys and girls come to play: The molecular biology of dioecious plants. *Ann. Bot.* 86: 211-221.
2. Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity* 88: 94-101.
3. Charleworth, D., B. Charleworth, and G. Marais. 2005. Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes. *Heredity* 95: 118-128.
4. Farbos, I., J. Veuskens, B. Vyskot, M. Oliveira, S. Hinnisdaels, A. Aghmir, A. Mouras, and I. Negrutiu. 1999. Sexual dimorphism in white campion: Deletion on the Y chromosome results in a floral asexual phenotype. *Genetics* 151: 1187-1196.
5. Kejnovsky, E., R. Hobza, Z. Kubat, A. Widmer, G. A.B. Marais, and B. Vyskot. 2007. High intrachromosomal similarity of retrotransposon long terminal repeats: Evidence for homogenization by conversion on plant sex chromosomes? *Gene* 390: 92-97.
6. Lardon, A., S. Georgiev, A. Aghmir, G. Le Merrer, and I. Negrutiu. 1999. Sexual dimorphism in white campion: Complex control of carpel number is revealed by Y chromosome deletions. *Genetics* 151: 1173-1185.
7. Lebel-Hardenack S. and S. R. Grant. 1997. Genetic of sex determination in flowering plants. *Trends Plant Sci.* 2(4): 130-136.
8. Lengerova, M., R. C. Moore, S. R. Grant, and B. Vyskot. 2003. The sex chromosomes of *Silene latifolia* revisited and revised. *Genetics* 165: 935-938.

9. Matsunaga, S. 2006. Sex chromosome-linked genes in plant. *Genes Genet. Syst.* 81: 219-226.
10. Ming, R., Q. Yu and P. H. Moore. 2007. Sex determination in papaya. *Semin. Cell Dev. Biol.* 18: 401-408.
11. Ming, Ray and P. H. Moore. 2007. Genomics of sex chromosomes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10:123-130.
12. Moneger, F. 2001. Molecular and evolutionary analysis of a plant Y chromosome. *Life Sci.* 324: 531-535.
13. Negritiu, I., B. Vyskot, N. Barbacar, S. Georgiev, and F. Moneger. 2001. Dioecious plant. A key to the early events of sex chromosome evolution. *Plant Physiol.* 127: 1418-1424.
14. Siroky, J., J. Hodurkova, I. Negritiu, and B. Vyskot. 1999. Functional and structural chromosome analyses in autotetraploid *Ssilene latifolia*. *Ann Bot.* 84: 633-638.
15. Tanurdzic, M. and J. A. Banks. 2004. Sex-determining mechanisms in land plant. *Plant Cell* 16: S61-S71.
16. Vyskot, B. and R. Hobza. 2004. Gender in plants: sex chromosomes are emerging from the fog. *Trends Genet.* 20(9): 432-438.