

何晓琳, 施玉珍, 殷学贵, 杨婷, 陆建农. 蓖麻镶嵌系与雌性系间的生理差异研究 [J]. 广东农业科学, 2019, 46(4): 8-14.

蓖麻镶嵌系与雌性系间的生理差异研究

何晓琳¹, 施玉珍², 殷学贵¹, 杨婷¹, 陆建农¹

(1. 广东海洋大学农学院, 广东 湛江 524088; 2. 广东海洋大学化学与环境学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 【目的】研究蓖麻镶嵌系与雌性系间的生理差异, 为蓖麻性别分化调控及其育种应用提供参考。【方法】以相同遗传背景的蓖麻镶嵌系和蓖麻雌性系为材料, 分别在现蕾期和盛花期对叶片叶绿素相对含量、净光合速率、可溶性营养物质及内源激素进行分析。【结果】现蕾期, 镶嵌系蓖麻的可溶性糖和细胞分裂素含量显著高于雌性系, 比雌性系分别高 36.9%、61.5%, 赤霉素含量显著低于雌性系, 为 25.6%。盛花期, 蓖麻镶嵌系叶绿素相对含量、净光合速率、赤霉素、生长素和乙烯含量比雌性系显著升高, 分别为 15.2%、23.3%、13.8%、33.5%、73.8%, 可溶性糖、可溶性淀粉和脱落酸含量显著下降, 分别为 38.0%、54.9%、14.8%。【结论】蓖麻镶嵌雄花的形成先以可溶性糖和细胞分裂素增加为特征, 之后伴随营养物质消耗的增加、叶绿素含量与净光合速率的上升和赤霉素、生长素与乙烯水平的提高以及脱落酸水平的降低。

关键词: 蓖麻; 雌性系; 镶嵌系; 光合效率; 可溶性营养物质; 内源激素

中图分类号: S565.6

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X(2019)04-0008-07

Study on Physiological Differences Between ISF Line and Pistillate Line of *Ricinus communis* L.

HE Xiaolin¹, SHI Yuzhen², YIN Xuegui¹, YANG Ting¹, LU Jiannong¹

(1. College of Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

2. College of Chemistry and Environment, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: 【Objective】The objective of this study was to analyze the physiological differences between the ISF line and the pistillate line of *Ricinus communis* L. and provide reference for the sex differentiation regulation of *R. communis* L. and its application in *R. communis* L. breeding. 【Method】The chlorophyll relative content, net photosynthetic rate, soluble nutrients and endogenous hormones in leaves were analyzed at the bud stage and flowering stage by using the highly homozygous ISF line and pistillate line with the same genetic background as tested materials. 【Result】At the bud stage, the contents of soluble sugar and cytokinin of ISF line were significantly higher than those of pistillate line, with the increase of 36.9% and 61.5%, respectively and the gibberellin content of ISF line was significantly lower than that in pistillate line, with a decrease of 25.6%. At the flowering stage, the chlorophyll relative content, net photosynthetic rate, gibberellin, auxin and ethylene content in the ISF line were significantly higher than those in the pistillate line, with the increase by 15.2%, 23.3%, 13.8%, 33.5% and 73.8% respectively, while the contents of soluble sugar, soluble starch and abscisic acid significantly decreased by 38.0%, 54.9% and 14.8%, respectively. 【Conclusion】The formation of ISF was characterized by

收稿日期: 2019-02-28

基金项目: 国家自然科学基金(31271759); 广东省科技计划项目(2013B060400024, 2014A020208116, 2016A020208015); 广东海洋大学创新强校工程项目(GDOU2013050206)

作者简介: 何晓琳(1993—), 女, 在读硕士生, 研究方向为蓖麻性别分化的遗传与生理机制, E-mail: h1290246209@163.com

通信作者: 陆建农(1976—), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为蓖麻种质资源与遗传育种, E-mail: lujnong@163.com

the increase of soluble sugar and cytokinin, followed by the obvious increase of nutrient consumption, chlorophyll content, net photosynthetic rate, contents of gibberellin, auxin and ethylene, and the decrease of abscisic acid concentration.

Key words: *Ricinus communis* L.; pistillate line; ISF line; photosynthetic efficiency; soluble nutrients; endogenous hormones

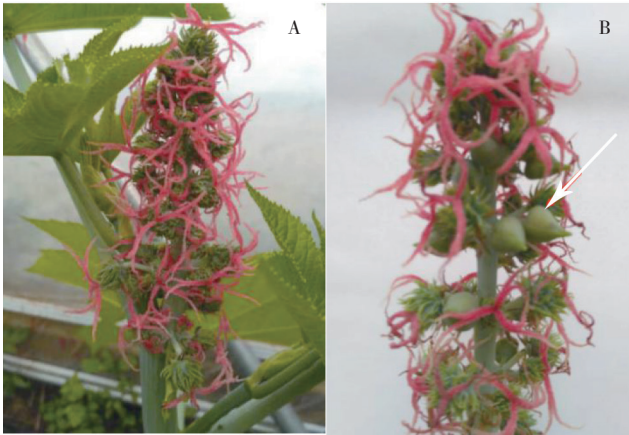
【研究意义】蓖麻 (*Ricinus communis* L.) 属大戟科蓖麻属, 正常情况下蓖麻为雌雄同株异花的常异花授粉作物, 为世界十大油料作物之一。蓖麻油及其衍生物在医药、染织、机械、化工、航空等多个领域都有应用^[1-2]。随着工业的发展, 蓖麻油的需求量逐年增多, 但由于蓖麻单产不高, 远远无法满足市场需求。而采用蓖麻雌性系培育杂交种是蓖麻高产育种的重要手段, 但当前还存在对蓖麻性别表达的生理及遗传机制了解不深、制种过程中种子纯度不高、蓖麻雌性系繁种困难等诸多问题。【前人研究进展】蓖麻花序分为两性花序 (花序轴上部着生雌花、下部着生雄花)、单雌花序 (只着生雌花)、镶嵌花序 (单雌花序上镶嵌着生少量雄花)^[3]。蓖麻的性别分化受基因控制, 同时, 激素、温度、植株营养状况等同时影响花序的性别分化^[4]。关于蓖麻单雌性状的遗传研究, 已报道的有细胞质基因控制^[5]、核显性单基因控制^[6]、核隐性单基因控制^[7]、核隐性多基因控制^[8]。Shifriss^[4,6]认为蓖麻镶嵌雄花由雌性基因与镶嵌基因 (*id*) 共同决定。同时提出部分 *id* 基因为环境敏感基因。Zimmerman 等^[9]推断环境敏感型蓖麻镶嵌雄花由多基因控制。William 等^[10]认为蓖麻镶嵌雄花的表达量取决于 *id* 基因的剂量, *id1/id1*、*id2/id2* 表现型为高度镶嵌。Lavanya^[11]认为蓖麻高度镶嵌类型后代会出现 10%~12% 镶嵌株, 低、中度镶嵌型后代则趋向于雌性系。Lu 等^[12]提出蓖麻单雌性状是由一系列隐性基因、至少 1 对显性上位基因和多基因共同控制, 当显性上位基因不存在时单雌可能转变为镶嵌, 同时, 单雌基因和镶嵌基因间的相对优势也影响镶嵌性状表达, 且镶嵌基因也由主基因和多基因共同控制。Tan 等^[13]以 1 对相同遗传背景的两性系和雌性系蓖麻为研究材料, 通过转录组测序获得了大量与激素反应及生物合成相关的差异表达基因, 包括激素反应调控相关基因, DNA 转录相关基因, 信号转导、性别分化、花粉、细胞程序性死亡、生殖发育、组蛋白甲基化/脱甲基相关基因等 8 大类共 31 个差异基因。在不同性

别花序内源激素研究中, 汪磊等^[14]发现蓖麻单雌花序中生长素、脱落酸含量高于两性花序, 而两性花序中雄花脱落酸含量显著高于雌花。文淡悠^[15]发现蓖麻雌性系与蓖麻两性系间内源乙烯释放量在六叶期前无差异, 而在现蕾期差异显著, 在开花期达到极显著水平, 且均表现为两性系高于雌性系, 由此表明乙烯是蓖麻性型决定的关键因素之一。在外源激素对蓖麻性别分化研究中, Shifriss^[16]认为喷施赤霉素能增加两性株蓖麻花序的雌花分化。谭美莲等^[17]报道指出, 100 mg/L 赤霉素处理有利于蓖麻雌花分化, 而 250 mg/L 赤霉素则有利于雄花形成。代梦媛等^[18]认为喷施赤霉素合成抑制剂 - 多效唑有促雄作用。赤霉素和硝酸银均能诱导单雌蓖麻出现镶嵌雄花^[19]。NAA、6-BA 和激动素处理均能增加促雌^[17,20]。有研究认为喷施乙烯利能减少蓖麻镶嵌雄花的数目^[21-22], 但也有研究认为高浓度的乙烯利能促进蓖麻雄花。【本研究切入点】目前蓖麻性别决定的遗传和生理机制尚不完全清楚, 蓖麻雌性系与蓖麻镶嵌系间的生理差异比较尚未见报道。【拟解决的关键问题】本研究以高度纯合、遗传背景相同的蓖麻镶嵌系和雌性系为材料, 在主穗现蕾期、盛花期分别对光合效率、营养物质含量及内源激素进行分析, 旨在为蓖麻性别分化形成机理研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

蓖麻镶嵌系和雌性系分别为 9408 ISF、9408 P, 由山东家祥蓖麻研究所提供, 经连续多代自交后用于试验。两者除性别差异外, 其他表型完全相同。蓖麻雌性系植株主穗及一级分枝为单雌花序, 无雄花出现, 蓖麻镶嵌系植株主穗花序上一级小花为雌花, 少量二、三级小花会分化为雄花 (图 1)。蓖麻用桶栽, 桶内基质由花生壳、沙子、椰糠、化肥均匀混合而成, 2017 年 11 月种植于广东海洋大学蓖麻育种基地温室大棚, 栽培管理水平一致。



A: 雌性系; B: 镶嵌系 (箭头所示为雄花)

A: pistillate line; B: ISF line (the arrow shows the interspersed staminate flowers)

图 1 蓖麻的花序

Fig. 1 Inflorescence of *Ricinus communis* L.

1.2 试验方法

在蓖麻主穗现蕾期、盛花期用主茎倒三叶分别测定叶绿素相对含量、光合速率、可溶性糖、可溶性蛋白、可溶性淀粉含量和内源激素等指标, 3次重复。叶绿素相对含量采用便携式叶绿素计 (SPAD-502Plus) 测定, LI-6400XT 光合仪测定植物叶片净光合速率, 可溶性糖、可溶性蛋白、可溶性淀粉含量测定参考王学奎等^[24]的方法, 内源激素采用酶联免疫吸附测定法 (ELISA) 测定 (试剂盒由江苏酶标生物科技有限公司提供)。试验数据统计分析采用 Excel、SPSS 软件。

2 结果与分析

2.1 蓖麻镶嵌系、雌性系叶绿素相对含量及净光合速率变化

从图 2A 可以看出, 在现蕾期, 蓖麻镶嵌系与雌性系之间叶绿素相对含量无显著差异。在盛花期, 镶嵌系蓖麻叶绿素相对含量比雌性系上升 15.2%, 差异达显著水平; 从现蕾期到盛花期, 雌性系叶片内叶绿素相对含量变化不显著, 而镶嵌系却显著上升, 在盛花期上升了 19.4%。净光合速率变化趋势与叶绿素相同 (图 2B), 即现蕾期两者之间无显著差异, 盛花期镶嵌系比雌性系高 23.3%, 从现蕾期到盛花期, 雌性系净光合速率无显著变化, 但镶嵌系净光合速率上升幅度达到 30.5%。镶嵌花的形成伴随着叶绿素相对含量和净光合速率的上升。

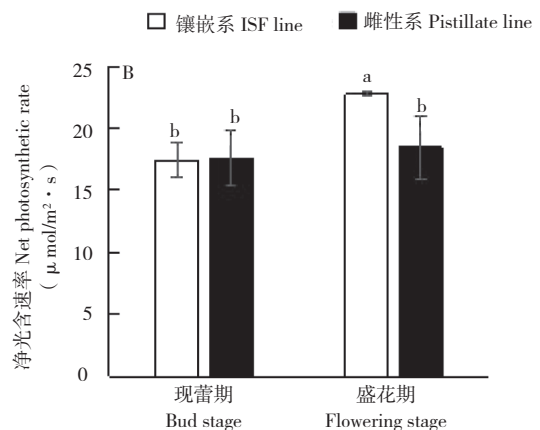
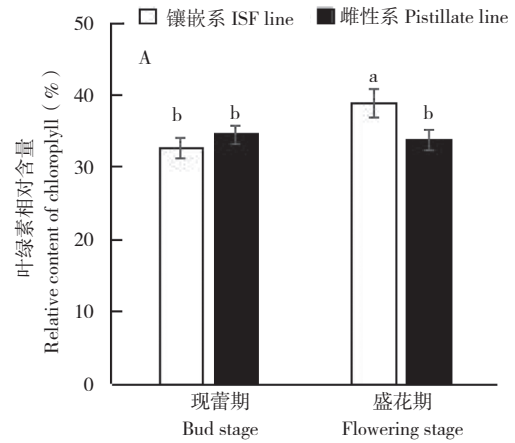


图 2 蓖麻镶嵌系、雌性系叶绿素相对含量及净光合速率变化

Fig. 2 Change of chlorophyll relative content and net photosynthetic rate in ISF line and pistillate line

2.2 蓖麻镶嵌系、雌性系营养物质含量变化

现蕾期蓖麻镶嵌系叶片可溶性糖含量高于雌性系 36.9%, 但盛花期镶嵌系比雌性系显著下降 38.0%, 差异达到显著水平 (图 3A); 从现蕾期到盛花期, 雌性系叶片内可溶性糖含量无显著下降, 镶嵌系呈显著下降, 降幅达 62.3%。无论现蕾期还是盛花期, 雌性系和镶嵌系间可溶性蛋白含量均无显著差异, 但雌性系、镶嵌系自身可溶性蛋白含量均显著下降, 降幅分别为 19.3%、31.8% (图 3B)。在现蕾期和盛花期, 镶嵌系可溶性淀粉含量与雌性系相比有所下降, 但在现蕾期差异不显著, 盛花期达显著水平, 降幅达 54.9% (图 3C)。从现蕾期到盛花期, 雌性系与镶嵌系可溶性淀粉含量均大幅上升, 但未达到显著水平。镶嵌花形成过程中, 可溶性糖、可溶性蛋白和可溶性淀粉含量总体呈下降趋势。

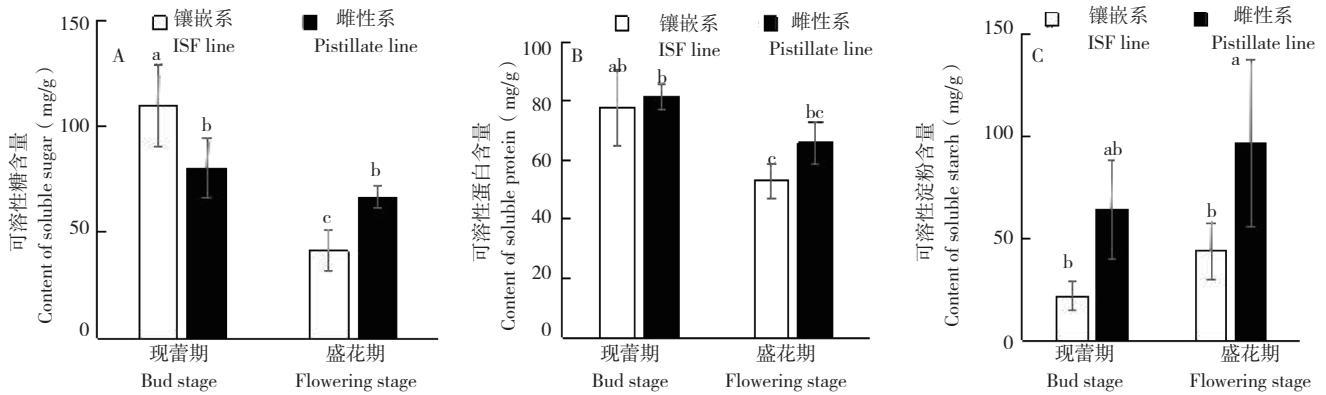


图3 蓖麻镶嵌系、雌性系营养物质含量变化

Fig. 3 Change of soluble nutrients content in ISF line and pistillate line

2.3 蓖麻镶嵌系、雌性系内源激素含量变化

现蕾期镶嵌系蓖麻叶片赤霉素含量较雌性系低 25.6% (图 4A), 但盛花期镶嵌系较雌性系高 13.8%, 差异均达到显著水平。从现蕾期到盛花期, 雌性系的赤霉素含量无显著变化 (图 4B), 而镶嵌系盛花期较现蕾期显著上升了 51.7%。现蕾期蓖麻镶嵌系细胞分裂素含量较雌性系高 61.5%, 盛花期差异不显著。镶嵌系盛花期细胞分裂素含

量较现蕾期下降 33.0%, 雌性系差异不显著。盛花期生长素含量为镶嵌系高于蓖麻雌性系, 高达 33.5%, 达到显著水平 (图 4C); 而现蕾期差异不显著。雌性系盛花期生长素含量比现蕾期下降 24.3%, 镶嵌系不显著。盛花期脱落酸含量较现蕾期均显著上升, 雌性系上升了 39.0%, 镶嵌系上升了 10.1% (图 4D)。而现蕾期雌性系与镶嵌系间脱落酸含量无显著差异, 盛花期镶嵌系脱落

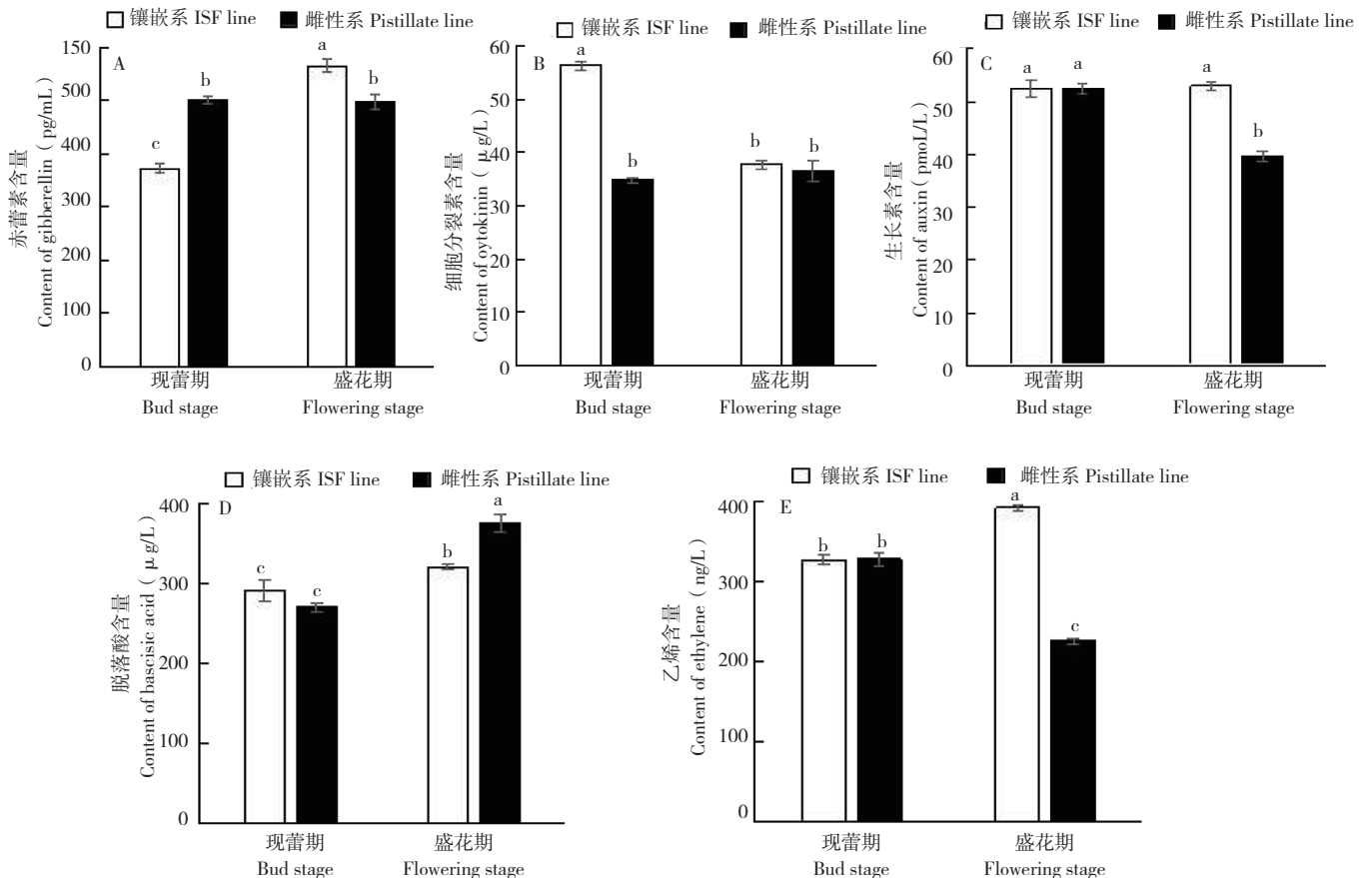


图4 蓖麻镶嵌系、雌性系内源激素含量变化

Fig. 4 Change of endogenous hormones content in ISF line and pistillate line

酸含量比雌性系降低 14.8%，差异达显著水平。乙烯含量在现蕾期差异不明显（图 4E）；盛花期，镶嵌系较雌性系高 73.8%。雌性系盛花期乙烯含量比现蕾期下降 31.2%，而镶嵌系蓖麻上升 20.0%。表明蓖麻镶嵌雄花的分化需要较高浓度的赤霉素、乙烯，较低浓度的脱落酸。

3 讨论

性别分化与植株营养物质及内源激素之间的关系一直广受关注^[14-15, 25-27]。以往对蓖麻性别分化研究主要集中于雌性系与两性系间内源激素含量与性别的关系及不同外源激素处理对性别分化的影响。本研究主要分析蓖麻镶嵌系与雌性系间的叶绿素相对含量、净光合速率、营养物质及内源激素的差异。

在蓖麻镶嵌雄花形成前，镶嵌系与雌性系表型是完全相同的。伴随着蓖麻镶嵌雄花的形成，二者在表型和生理上出现显著差异。无论蓖麻镶嵌系还是雌性系，从现蕾期到盛花期可溶性营养物质的变化趋势相同，均是可溶性糖和可溶性蛋白含量下降、可溶性淀粉含量上升，但二者之间有明显差异。在现蕾期，蓖麻镶嵌系可溶性糖、细胞分裂素含量显著高于雌性系，赤霉素含量显著低于雌性系。可溶性糖是植物整个生长发育过程的主要能量物质来源，蓖麻镶嵌雄花的形成较雌性系需要储备更多的物质能量。蓖麻镶嵌雄花的形成前期主要以细胞数目增加为主，因而需要较高的细胞分裂素含量。因此可溶性糖与细胞分裂素的增加是镶嵌雄花形成的前期生理基础。蓖麻镶嵌系赤霉素含量显著低于雌性系是细胞分裂素对赤霉素的拮抗作用所致，因细胞分裂素能阻碍赤霉素的合成且促进赤霉素的降解^[28]。

盛花期蓖麻镶嵌系可溶性糖含量显著低于雌性系，表明镶嵌雄花的形成需要消耗大量的可溶性糖。从现蕾期到盛花期可溶性淀粉含量增加，这是可溶性糖转化的结果，但由于蓖麻镶嵌系可溶性糖消耗较多，所以积累水平一直低于雌性系。叶绿素相对含量与叶绿素含量呈极显著正相关^[29]，因而与植物光合速率紧密相关。在现蕾期，蓖麻镶嵌系叶绿素相对含量和净光合速率与蓖麻雌性系无显著差异，但盛花期显著高于蓖麻雌性系，以满足镶嵌雄花形成对营养物质的需求。银杏雄株叶绿素含量高于雌株^[30]，核桃雄花分

化需要消耗大量的糖^[31]，均与本研究结果一致。蛋白质是花器官形态建成的物质基础，从现蕾期到盛花期蓖麻花器官逐渐分化成形，可溶性蛋白含量均呈下降趋势。

赤霉素和生长素能促进植物细胞伸长和体积增大，从而促进植物器官的形态建成。蓖麻镶嵌系盛花期赤霉素含量显著高于蓖麻雌性系，因此高浓度赤霉素有利于镶嵌雄花分化。Lakshamma 等^[19]报道喷施浓度为 100 mg/kg 的赤霉素能促进蓖麻镶嵌雄花分化，谭美莲等^[17]报道喷施低浓度赤霉素诱导蓖麻雌花分化、高浓度诱导雄花分化，与本研究结果一致。但 Shifriss^[16]认为赤霉素能促进蓖麻雌花分化。赤霉素对其他作物性别分化的研究结果不一致，对甜瓜^[32]有利于雌花分化，对钝叶桉^[33]有利于雄蕊发育，这可能与不同植物性别分化对赤霉素的敏感性及其所需浓度阈值有关。

生长素在黄瓜^[34]、大麻^[26]中能促进植株雌性分化。与汪磊等^[14]单雌花序生长素含量高于两性花序的结论相反，本试验发现盛花期蓖麻镶嵌系生长素含量高于雌性系，造成这种现象的原因可能是为了满足盛花期的花器官细胞伸长与体积增大的需要，也可能是脱落酸含量的显著上升而抑制了生长素合成，影响其分布^[35]。

芦笋雌性器官发育与低水平脱落酸相关，而较高水平脱落酸则与雄性器官发育有关^[36]，脱落酸有利于华中五味子雌株的分化^[37]，而对黄瓜性别分化的影响较小^[34]，可见脱落酸在不同植物性别分化过程中作用不同。本试验中盛花期蓖麻雌性系脱落酸含量显著高于蓖麻镶嵌系，认为高浓度脱落酸能抑制镶嵌雄花的产生，与汪磊等^[14]报道单雌花序中脱落酸含量高于两性系的结论吻合。

在以往报道中，乙烯的作用多是促进雌花分化的。如谭美莲等^[17]认为在蓖麻 6~7 叶期喷一定浓度乙烯利能促进蓖麻雄花分化，而 Vema^[38]则认为一定浓度的乙烯利可抑制蓖麻镶嵌雄花的分化。本试验中盛花期蓖麻镶嵌系乙烯含量显著高于雌性系，可见，高浓度的乙烯诱导了蓖麻镶嵌雄花的形成，与文淡悠等^[15, 39]两性系蓖麻内源乙烯释放率显著高于雌性系且乙烯合成相关基因 *RcACS5* 与雄花的生长发育相关的观点一致。

4 结论

蓖麻镶嵌雄花的形成是雌性花序上正常雌花形成后的又一生理变化过程。这一过程初期是可溶性糖的增加和细胞分裂素水平的上升,之后叶片叶绿素含量与净光合速率明显上升,可溶性营养物质消耗增加,生长素、赤霉素、乙烯含量增加以及脱落酸水平降低。在蓖麻种植过程中可喷施一定浓度叶面肥及生长调节剂诱导蓖麻性别转化。

参考文献 (References) :

- [1] JOSE M F, VELASCO L. Technological Innovations in Major World Oil Crops [M]. Volume 1 New York: Springer, 2012.
- [2] YADAV P, ANJANI K. Assessment of variation in castor genetic resources for oil characteristics [J]. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 2017, 94(4): 611–617. doi: 10.1007/s11746–017–2961–7.
- [3] ANJANI K. Castor genetic resources: A primary gene pool for exploitation [J]. *Industrial Crops and Products*, 2012, 35(1): 1–14. doi:10.1016/j.indcrop.2011.06.011.
- [4] SHIFRIS O. Sex instability in *Ricinus* [J]. *Genetics*, 1956, 41(2): 265–280. doi:10.2307/2407003.
- [5] 田清震, 郑洪源, 郭志强. 单雌蓖麻的研究与应用 [J]. 中国油料作物学报, 2001, 23(3): 69–71.76. doi:10.3321/j.issn:1007–9084.2001.03.021.
TIAN Q Z, ZHENG H Y, GUO Z Q. Research and application of pistillate castor [J]. *Chinese journal of oil crop sciences*, 2001, 23(3): 69–71. doi:10.3321/j.issn:1007–9084.2001.03.021.
- [6] SHIFRIS O. Conventional and unconventional systems controlling sex variations in *Ricinus* [J]. *Journal of Genetics*, 1960, 57(2–3): 361–388. doi:10.1007/BF02987242.
- [7] CLAASEN C E, HUFFMAN A. The inheritance of the pistillate character in castors and its possible utilization in the production of commercial hybrid seed [J]. *Agronomy Journal*, 1950, 42(2): 79–82. doi:10.1016/S0065–2113(08)60769–5.
- [8] 张维锋, 梁一刚. 蓖麻单雌性状遗传研究 [J]. 遗传, 1993, 15(2): 28–32.
ZHANG W F, LIANG Y G. The genetic study on the pistillate characters in castor [J]. *Hereditas*, 1993, 15(2): 28–32.
- [9] ZIMMERMAN L H, SMITH J D. Production of F₁ seed in castor beans by use of sex genes sensitive to environment [J]. *Crop Science*, 1966, 6(5): 406–409. doi:10.2135/cropsci1966.0011183X000600050005x.
- [10] WILLIAM L, GEORGE J R, SHIFRIS O. Interspersed sexuality in *Ricinus* [J]. *Genetics*, 1967, 57(2): 347–356. doi:10.1007/BF01507459.
- [11] LAVANY C. Sensitivity of sex expression and sex variation in castor (*Ricinus communis* L.) to environmental changes [J]. *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding*, 2002, 62(3): 232–237.
- [12] LU J, SHI Y, YIN X, LIU S, LIU C, WEN D, LI W, HE X L, Y T. The genetic mechanism of sex type, a complex quantitative trait, in *Ricinus communis* L. [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 128: 590–598.
- [13] TAN M, XUE J, WANG L, HUANG J, FU C, YAN X. Transcriptomic analysis for different sex types of *Ricinus communis* L. during development from apical buds to inflorescences by digital gene expression profiling [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 6: 1–16. doi:10.3389/fpls.2015.01208.
- [14] 汪磊, 谭美莲, 严明芳, 王力军, 严兴初. 蓖麻花序特征及花芽分化的初步研究 [J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(5): 544–550.
WANG L, TAN M L, YAN M F, WANG L J, YAN X C. Initial research on inflorescence characteristics and flower bud differentiation of *Ricinus communis* L. [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(5): 544–550.
- [15] 文淡悠. 蓖麻性别相关基因 *RcACS5* 和 *RcHK1* 的克隆与表达分析 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2014.
WEN D Y. Cloning and expression analysis of sex related genes *RcACS5* and *RcHK1* in castor (*Ricinus communis* L.) [D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2014.
- [16] SHIFRIS O. Gibberellin as sex regulator in *Ricinus communis* [J]. *Science*, 1961, 133: 2061–2062. doi:10.1126/science.133.3470.2061.
- [17] 谭美莲, 严明芳, 汪磊, 严兴初. 化学药剂处理对蓖麻性别的影响 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(3): 164–169.
TAN M L, YAN M F, WANG L, YAN X C. Effect of chemical treatments on sex expression of *Ricinus communis* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(3): 164–169.
- [18] 代梦媛, 高梅, 郭丽芬, 李文昌. 3种赤霉素合成抑制剂对蓖麻株高和开花的影响 [J]. 山西农业科学, 2018, 46(10): 1618–1622. doi: CNKI: SUN: SXLX.0.2018–10–010.
DAI M Y, GAO M, GUO L F, LI W C. Effects of three gibberellin biosynthesis inhibitors on plant height and flowering of *Ricinus communis* [J]. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2018, 46(10): 1618–1622. doi: CNKI: SUN: SXLX.0.2018–10–010.
- [19] LAKSHMAMMA P, LAKSHMI P, LAVANYA C. Physiological manipulation of sex expression in a pistillate line of castor (*Ricinus communis* L.) [J]. *Journal. Oilseeds Research*, 2002, 19(1): 104–106.
- [20] KUMAR N R, RAO P G. Influence of kinetin and morphactin on changes in sex expression, carbohydrate and nitrogen fractions in castor (*Ricinus communis* L.) [J]. *Proceedings Plant Sciences*, 1980, 89(6): 457–464. doi: 10.1007/bf03046174.
- [21] KUMAR R, PATEL J A, PATIDAR D, PATEL N, PATEL S, SAPRF S, SHAH R. Effect of ethrel spray on ISF induction in pistillate line of castor SKP–84 [J]. *Journal of Oilseeds Research*, 2015, 32(1): 100–101.
- [22] DHEDHID K K, DANGARIA C J, GHELANI Y H, JOSHI H. Effect of chemicals on sex expression, growth and yield quality of pistillate parent during castor hybrid (GCH 6) seed production [J]. *Research on Crops*, 2010, 11(3): 749–752. doi: 10.1590/S1413–41522008000300013.
- [23] 张春华, 包红霞, 白代晓, 李金芹, 朱国立, 李靖霞, 田福东, 王建伟. 植物生长调节剂及阳离子拮抗剂对蓖麻单雌性状的影响 [J]. 种子世

- 界, 2004 (1) : 20–21. doi:10.3969/j.issn.1000–8071.2004.01.013.
- ZHANG C H, BAO H X, BAI D X, LI J Q, ZHU G L, LI J X, TIAN F D, WANG J W. Effect of plant growth regulation and cationic antagonists on the female form of castor [J]. *Seed World*, 2004(1): 20–21. doi: 10.3969/j.issn.1000–8071.2004.01.013.
- [24] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 2015.
- WANG X K, HUANG J L. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. The third edition. Beijing: Higher Education Press, 2015.
- [25] 魏永赞, 董晨, 王弋, 郑雪文, 李伟才. 荔枝花芽分化与花性别分化研究进展 [J]. 广东农业科学, 2017, 44 (7) : 34–40. doi:10.16768/j.issn.1004–874X.2017.07.006.
- WEI Y Z, DONG C, WANG Y, ZHENG X W, LI W C. Advances in floral bud differentiation and floral sex determination in litchi [J]. *Guangdong Agricultural Science*, 2017, 44(7): 34–40. doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2017.07.006.
- [26] 李明珠, 陈清华, 程志学, 于远, 彭庆务. 葫芦科瓜类蔬菜性别分化控制研究进展 [J]. 广东农业科学, 2008 (8) : 41–44. doi:10.16768/j.issn.1004–874X.2008.08.041
- LI M Z, CHEN Q H, CHENG Z X, YU Y, PENG Q W. Progress of the study on the control of sex differentiation in cucurbitaceous melon [J]. *Guangdong Agricultural Science*, 2008(8):41–44. doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2008.08.041.
- [27] 强晓霞. 大麻性别分化的生理学研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- QIANG X X. Physiology study on sex differentiation of hemp (*Cannabis sativa* L.) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.
- [28] 张国华, 张艳洁, 丛日晨, 赵琦, 董克齐, 古润泽. 赤霉素作用机制研究进展 [J]. 西北植物学报, 2009, 29 (2) : 412–419. doi:10.3321/j.issn:1000–4025.2009.02.033.
- ZHANG G H, ZHANG Y J, CONG R C, ZHAO Q, DONG K Q, GU R Z. Advances on gibberellins mechanism [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2009, 29(2):412–419. doi: 10.3321/j.issn:1000–4025.2009.02.033.
- [29] 曾建敏, 姚恒, 李天福, 欧阳文韬, 曹忠祥. 烤烟叶片叶绿素含量的测定及其与 SPAD 值的关系 [J]. 分子植物育种, 2009, 7 (1) : 56–62. doi:10.3969/j.issn.1672–416X.2009.01.010.
- ZENG J M, YAO H, LI T F, OUYANG W T, CAO Z X. Chlorophyll content determination and its relationship with SPAD readings in flue-cured tobacco [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2009, 7(1): 56–62. doi: 10.3969/j.issn.1672–416X.2009.01.010.
- [30] 王双明. 不同性别银杏植株叶片生理生化特性探析 [J]. 中国生态农业学报, 2006, 14 (1) : 49–50.
- WANG S M. Analyses on the leaf physiological and biochemical characteristics of different sexual ginkgo plant [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(1): 49–50.
- [31] 董硕. 核桃雌雄性别分化生理特性研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2008.
- DONG S. Study on physical characteristics of walnut male and female sex differentiation [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2008.
- [32] 张建农, 李计红. 甜瓜不同性别花蕾发育中激素和多胺的变化 [J]. 园艺学报, 2007, 34 (5) : 1195–1200. doi:10.3321/j.issn:0513–353X.2007.05.021.
- ZHANG J N, LI J H. Changes and analysis of hormones and polyamines in different sexual flower buds of melon [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(5): 1195–1200. doi:10.3321/j.issn:0513–353X.2007.05.021.
- [33] 李运婷. 钝叶铃 (*Eurya obtusifolia* H. T. Chang) 性别分化的生理生化研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- LING Y T. Study of physiological and biochemical on sexual differentiation of *Eurya obtusifolia* H. T. Chang [D]. Chongqing: Southwest University, 2016.
- [34] 陈学好, 曾广文, 曹碚生. 黄瓜花性别分化和内源激素的关系 [J]. 植物生理学通讯, 2002, 38 (4) : 317–320.
- CHEN X H, ZENG G W, CAO B S. Relationship between endogenous plant hormones and floral sex differentiation in cucumber (*Cucumis sativus*) [J]. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38(4): 317–320.
- [35] 袁冰剑, 张森磊, 曹萌萌, 王志娟, 李霞. 脱落酸通过影响生长素合成及分布抑制拟南芥主根伸长 [J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(11):1341–1347. doi:10.13930/j.cnki.cjea.140240.
- YUAN B J, ZHANG S L, CAO M M, WANG Z J, LI X. ABA modulates root growth through regulation auxin in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(11):1341–1347. doi: 10.13930/j.cnki.cjea.140240.
- [36] 刘孟, 卮兰春, 胡淑明, 王珊珊. ‘冠军’ 芦笋雌雄花发育过程中内源激素和多胺含量的变化 [J]. 园艺学报, 2015, 42 (11) : 2278–2282. doi:10.16420/j.issn.0513–353x.2015–0481.
- LIU M, NIE L C, HU S M, WANG S S. Content changes of endogenous hormones and polyamine during development of male and female flowers of *Asparagus* ‘Champion’ [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(11): 2278–2282. doi: 10.16420/j.issn.0513–353x.2015–0481.
- [37] 熊宇婷, 徐敏, 顾蔚. 华中五味子雌雄株花期叶片中内源激素的比较 [J]. 植物生理学报, 2012, 48 (2) : 156–160.
- XIONG Y T, XU M, GU W. Comparison of endogenous hormones of leaves between female and male plants of *Schisandra sphenanthera* Rehd. Et Wils. during flowering stage [J]. *Plant Physiology Journal*, 2012, 48(2): 156–160.
- [38] VEMA P. Physiological manipulation of sex expression in pistillate and monoecious lines of castor [D]. Acharya N.G: Ranga Agricultural University, 2014.
- [39] 文淡悠, 施玉珍, 陆建农, 殷学贵, 谢江辉, 刘臣, 刘帅, 郑军. 蓖麻内源乙烯释放率与性型关系初步研究 [J]. 广东农业科学, 2014, 41 (11) : 20–24. doi:10.3969/j.issn.1004–874X.2014.11.005.
- WEN D Y, SHI Y Z, LU J N, YIN X G, XIE J H, LIU C, LIU S, ZHENG J. Relationship between endogenous ethylene release rate and sex type in *Ricinus communis* L. [J]. *Guangdong Agricultural Science*, 2014, 41(11):20–24. doi: 10.3969/j.issn.1004–874X.2014.11.005.