植物種苗 SEED & NURSERY (Taiwan) 2009, 11(1):57-69

番木瓜植株性別決定與花器變動

Sex Determination and Floral Fluctuation in Papaya

李美娟、謝明憲、張龍生
by
Mei-Jiuan Lee、Ming-Shien Hsieh、Loong-Sheng Chang

植物種苗第十一卷第一期抽印本
中華民國九十八年三月
Reprinted from
SEED & NURSERY
Vol. 11. No. 1, March 2009

番木瓜植株性別決定與花器變動

李美娟[1)]、謝明憲[2)]、張龍生[3)]

[1)]行政院農業委員會種苗改良繁殖場副研究員
[2)]行政院農業委員會台南區農業改良場副研究員
[3)]國立台灣大學園藝系副教授（通訊作者）
E-mail：longchan@ntu.edu.tw

摘要：番木瓜是重要的經濟果樹，具雌株、兩性株及雄株三種性型植株。番木瓜植株性別決定之推論包括：性染色體控制、性染色體-體染色體平衡系統與性別決定基因控制。目前證據顯示可能由性染色體或性別決定基因所決定。番木瓜個別花朵性別表現，除了受植株性別控制外，因應營養、外界環境之變化，花器構造會受影響而改變。主要影響因子包括：肥料與水分供應、溫度、光照、植物生長調節劑或化學藥劑處理、積儲與供源活力及品種性狀遺傳、花器分化 MADS-box 基因。常見之花器分化變動有：兩性花之雄蕊心皮化則偏雌性，果實呈圓形；兩性花的雌蕊退化以致心皮數減少，則為雄性化的兩性花，若嚴重偏雄造成落果，輕微偏雄化則呈香蕉形果實；若雄花內退化雌花器分化成雌蕊，則可正常發育成為兩性花而著果等。瞭解番木瓜之植株性別決定，以及花器分化形成之調控機制，將有助於穩定生產正常優良果型之果實。

關鍵詞：番木瓜、花器決定基因、MADS box 基因、花性表現、植株性別決定

壹、前　言

番木瓜（*Carica papaya* L.）屬番木瓜科（Caricaceae），俗稱木瓜，株性大致可分為雄株（staminate）、兩性株（hermaphrodite）及雌株（pistillate）。番木瓜於始花後，每節葉腋均有著生一複聚繖花序之潛能。栽培兩性株可自花授粉，且子腔小之長形果運銷成本較低，果肉利用率以及市場接受度較高，故大部分番木瓜生產國家皆以栽培兩性株為主（Giacometti, 1987）。

番木瓜花器構造，兩性株之正常兩性花具5枚萼片、5枚花瓣、10枚花藥及5枚心

收到日期：98年04月24日

皮；雌株之花具5枚萼片、5枚花瓣及5枚心皮；雄株之花具5枚萼片、5枚花瓣、10枚花藥及不具功能之退化性雌蕊。除了雌株之花朵性型表現較穩定外，雄株及兩性株易受環境等外在條件影響，如雄株在低溫下，其退化之雌蕊可正常發育成為兩性花而著果。兩性株受外在環境影響可產生花藥數減少為 0-9 枚、心皮數增加為 5-10 枚之雌性化兩性花（complete or partial carpelloidy），花藥數 10 枚、雌蕊退化心皮數減少為 0-4 枚之雄性化兩性花（mild or severe pistillody），造成果實畸形（Storey，1985），不具經濟價值（Nakasone，1982；Storey，1985）。

番木瓜花性型表現主要決定於花器形成的過程（謝，1997；Arkle et al., 1984），且受環境影響而具變動性，故番木瓜花朵性型之遺傳控制，可能並不在於控制雄蕊或心皮分化發育基因之有無，而是各種株性之植株在花朵形成過程中抑制雄性花器（雄蕊）或雌性花器（心皮）之生長發育的調控問題。若能瞭解番木瓜之植株性別決定，以及花器分化形成之調控機制，將有助於穩定生產正常優良果型之果實。

貳、番木瓜植株性別決定

所有植物的性別受到基因調控，性別決定機制可由單一基因座至數個基因座聯鎖或形成性染色體控制；概括可分為三種：性染色體、基因平衡及性決定基因（Chasan and Walbot, 1993）。

Storey（1953；1967；1976）認為番木瓜科植物之雌雄異株漸進演化說（progressive evolution），他假設一未知祖先為完全花，該花型具有子房周位或上位，5 枚心皮雌蕊，5 枚花瓣合生成花冠筒並於 1/2~3/4 瓣緣分裂，冠筒內之花喉部著生內外二輪之 10 枚雄蕊，此種花型稱為長筒狀花（elongata flower）；然因陸續的演化，完全花逐漸演變形成單性花，其中雄花的來源即由具功能性之雌蕊退化演變而來，故雄株產生之雄花，仍可觀察到雌蕊遺跡。

雌花的來源係由一系列之器官蛻變所致：在演化早期，內輪雄蕊心皮化並與原始心皮交互排列，後融合於原始心皮間，原始心皮則逐漸演化而形成僅具 5 枚雄蕊心皮化花（carpelloide flower）；演化後期，僅存的外輪 5 枚雄蕊亦心皮化與內輪雄蕊原基蛻變之心皮形成交互排列，後融合於內輪雄蕊原基蛻變之心皮間，且原始雌蕊心皮退化最終形成不具雄蕊的雌性花（pentandria flower），因此，雌性花係源自型態上的異常蛻變所致，其雌蕊的組成由原始完全花的外輪雄蕊蛻變為心皮，然原

始完全花內輪雄蕊及心皮均於蛻變的過程中退化消失。

基於番木瓜花朵之演化推論，至今具雌株、雄株及兩性株，植株性別與栽培生產關係密切，近 70 年來，關於番木瓜植株性別決定之推論與研究也概括可分為三種：性別決定基因控制、性染色體-體染色體平衡系統與性染色體控制。

一、性別決定基因

基於番木瓜各種植株性別之自交或雜交後裔族群型別比例分析，Hofmeyr（1938, 1939）和 Storey（1953）都推論木瓜植株性別系依照簡單孟德爾遺傳因子所決定；即由一個基因座上之三個對偶因子 *M*、M^h 及 *m* 的單一區塊基因所決定，雌株、雄株及兩性株之基因型分別為 *mm*、*Mm* 及 M^hm，而 *MM*、M^hM^h 及 MM^h 結合則為致死。

繼之，Storey（1976）修正假說，以 SA 代表調控原始雄蕊蛻變為心皮化的因子；sa 代表正常雄蕊發育因子；SG 代表抑制雌蕊形態發生的因子；sg 代表允許 SA 因子調控原始雄蕊蛻變為心皮化而取代原始雌蕊；l 代表隱性性連結合子致死因子，而使雌株及雄性兩性株形成異型結合體狀態；C 代表抑制性決定因子與致死因子間之互換（crossing-over），此種解釋雌株帶有 l 致死因子的不能存活。因此，雄株（male）與雄性兩性花同株（andromonoecious）之基因型為：（sa）lC（SG）/（SA）++（sg），雌株為：（SA）++（sg）/（SA）++（sg）。

1990 年代開始，許多研究團隊進行與番木瓜植株性別基因聯鎖之 DNA 分子標誌之研究，最早由 Sondur 等人（1996）推論番木瓜具控制性別的基因座 *SEX1*，並以 RAPD 技術於雌性對偶基因 *Sex1* 篩選出距離為 7.8cM 之聯鎖 RAPD 標誌，也在兩性的顯性對偶基因 *SEX1-H* 兩側篩選出距離為 7cM 之兩個緊密聯鎖 RAPD 標誌，並繪製遺傳聯鎖圖譜。Somsri 等人（1998）也報導發展出與 *Sex1* 聯鎖之 DNA 標誌，而可將雄株及兩性株區分出來。Parasnis 等人（1999）研究發表以具有（GATA）$_4$ 重複 DNA 序列之 microsatellite 標誌可於苗期檢測出雌株或雄株、兩性株兩類。之後陸續有番木瓜植株性別連鎖相關之 RAPD、SCAR、AFLP 等各類標誌，如 PSDM（Urasaki *et al.*, 2002），W11、T12（Deputy *et al.*, 2002）、cpsm、cpbe 等（Liu *et al.*, 2004）。

Chiu 等人（2003）進行番木瓜日陞突變純兩性株之遺傳分析，純兩性株自交結果所有後裔皆為兩性株，推論日陞突變純兩性株自交所產生之 M_2M_2、*m1m1* 兩基因型均有隱性致死因子，同質結合而致死，而 M_2、*m*l 兩基因之致死因子不同，故基因型 M_2*ml* 可存活，自交後代並無雌株而為純兩性株。

二、性染色體-體染色體平衡系統

Hofmeyr（1939, 1967）另外也提出性染色體-體染色體平衡系統於番木瓜植株性別控制之可能假說，認為具有 M、M^h 及 m 對偶基因之染色體皆為性染色體，性染色體主要支配雌性決定因子，而雄性決定因子則位於體染色體，M、M^h 之性染色體有不活化區，缺乏生命基因（vital gene），所以具有 MM、M^hM^h、MM^h 之組合都無法存活。性別決定則取決於性染色體與體染色體間之比例，性染色體比例高則偏向雌株，比例低則偏向雄株。但 Hofmeyr（1967）以誘導多倍體木瓜欲創造染色體間之比例來支持此假說，結果並無定論。

三、性染色體控制

Horovitz 和 Jimenez（1967）最早提出番木瓜植株性別決定為 XX-XY 染色體控制系統，雌株、雄株及兩性株之性染色體分別為 XY、XY_2 及 XX，且 Y 染色體上具有致死因子，Y_2 為與 Y 染色體些差異，但亦具有致死遺傳區域。由於分子生物技術研究，番木瓜植株性別連鎖之 DNA 分子標誌研究進展，以雌株雜交兩性株之後裔族群性別分離情形，建立出以可能的性別決定基因（sex determination gene，*sex1*）作為中心之基因連鎖群（Liu *et al.*, 2004），番木瓜第一基因連鎖群（linkage group 1，LG1），為擬似 Y^h 性染色體之雛形，連鎖群上共有 342 個標誌，總距離為 289.7cM，其中 225 個 AFLP 標誌與植株性別連鎖，減數分裂時，無基因重組分離現象，顯示性別決定基因座（sex determination locus）附近區域有重組抑制現象，此區域為 male-specific region（MSY），此研究團隊進一步研究，陸續發表其他性別 DNA 標誌如 W11、T12、cpsm、cpbd55 等亦在此基因連鎖群，且這些標誌與性別亦無基因重組分離現象，此 MSY 區域經螢光原位染色體雜交技術（chromosome fluorescence in situ hybridization）定位顯示在染色體中央（centromere）位置。除了連鎖圖（linkage map）外，藉由 BAC （bacterial artificial chromosomes） libraries 之建立與性別連鎖相關 DNA 標誌雜合選殖等基因組 DNA walking 技術建立性別決定基因之 physical map，分析含跨 *sex1* 基因之 MSY 共 5 段 BAC 序列，結果長達 715kb 的 MSY 序列，有功能性之基因非常少，多為 retroelement、LTR element 等具重複性之序列（Yu *et al.*, 2007）。同一研究團隊 Ming 等人（2007）綜合認為，木瓜性別決定可能由染色體 X、Y、Y^h 所控制，雌株、雄株及兩性株之基因行分別為 XX、XY、XY^h，因 Y、Y^h 上具有致死因子，故基因型 YY、YY^h、Y^hY^h 之胚在早期就會發育停止而致死。

參、番木瓜之花器形成與變動

兩性株常有花性型變異之情形（Storey, 1985），除著生正常兩性花（elongata ，具十枚雄蕊及由五枚心皮癒合而成的雌蕊）外，亦常著生偏雄性的雌蕊退化型花（pistilloid flower ，心皮數少於五枚者，又稱香蕉型花、不結實花），及偏雌性的雄蕊心皮化型花（carpelloid flower，雄蕊心皮化並與其他心皮有不同程度之癒合，又稱畸形花、五裂形花）。由於栽培上以兩性株為主（Giacometti, 1987），故不穩定的花性型表現為番木瓜生產上重要的限制因子（王，1991）。綜合整理影響番木瓜花器變動之因子，包括：

一、肥料與水分供應

Awada 及 Ikeda（1957）比較低水量灌溉區（土壤含水量 30-34% ）與高水量灌溉區（土壤含水量 37-40% ）對番木瓜兩性株性型表現之影響，在高灌溉區雖然番木瓜植株生長快速及產量較高，然畸形果比例高；番木瓜兩性株之花芽分化時期，若於冬季低溫再加上高土壤溼度，會大幅提高畸形果比例（Awada,1958；Lange,1961a）。Ghosh 及 Sen（1975）以番木瓜雄株之氮肥試驗，觀察到增加氮肥施用量，可顯著提高雄株之花芽產生雌蕊形成兩性花比率或促進產生雄蕊心皮化花型。

二、溫度

通常在高溫下，植物的花會偏雄，而在低溫下則容易偏雌。番木瓜兩性株性型表現的穩定性亦受溫度之影響，夏季高溫期番木瓜兩性花之雌蕊退化的比例增加，冬季低溫時期兩性株之花芽多呈雌性化（王，1980；Awada, 1958; Lange, 1961a）。Awada（1958）在不同海拔高度栽種'Solo'番木瓜兩性株，結果顯示在溫度較低之高海拔之植株，雄蕊心皮化比例較高。Lange（1961a）週年觀察'Solo'番木瓜兩性株，認為在最低溫或最大日溫差發生後之 4-6 週所開的花，花性會偏雌。Allan 等人（1987）將番木瓜'Honey Gold'品種之雄株扦插苗栽培種植於 22/12℃低溫下，可誘導生育出花序軸較短具有雌蕊之兩性花，但溫度提高為 24/14℃則恢復生育出正常之雄花，當溫度再降為 22/12℃時，則又再度生育出兩性花。謝（1997）調查生長箱中之'台農二號'及'泰國'番木瓜兩性株之軸頂花芽花型表現，在高溫（28/25℃及 30/18℃）中全為雌蕊退化之雄花，而在低溫（24/18℃及 24/13℃）下則表現正常兩性花。

三、光照

光週期對番木瓜花性表現似乎與溫度有交互作用。番木瓜'Honey Gold'品種之雄株在冬季小於 13 小時之日長能受 22/12℃低溫誘導產生有雌蕊之兩性花，但夏季日長大於 13 小時，雖將溫度控制為 22/12℃時，仍無法產生兩性花(Allan *et.al,* 1987)。

四、植物生長調節劑或化學藥劑

植物生長調節劑或化學藥劑處理可改變番木瓜花性之表現，以化學藥劑 2,3-dichloropropionate （DCIB）4-6ppm 處理番木瓜，可降低性變花產生率（Lange, 1961b)。Sharan 等人(1994)以植物生長調節劑濃度皆為 1M 之 NAA、2,4-D 及 GA3 處理番木瓜兩性株，結果 NAA 會促進雌性化之表現；而 2,4-D 及 GA3 促進雄性化表現。

五、積儲與供源（sink and source）活力

植株的生理狀況，如植株的大小（Clay, 1993）、積儲（sink）與供源（source）活力（Diggle, 1994 ; Spears and May, 1988）都可能影響花器的發育。一般而言，生長勢較強或資源較充足時，有利雌性器官的發育，反之則傾向減少雌性器官，提高雄性投資的比例。檢視上述影響番木瓜花器變異的各項因子，其中高溫有可能造成呼吸作用過高、及除葉減少供源器官，均易造成雌蕊退化；反之，在日夜溫差大(乾物質累積較多）及除花處理（減少積儲的量）情況下，則易發生雄蕊心皮化型花。綜上所述，植株體內的資源（特別是碳水化合物）狀況應與番木瓜花性型變異有密切關係。Lange（1961a）依株高將'Solo'番木瓜兩性株分成生長勢強及弱者，結果生長勢強者其花型表現較偏雌性。Awada（1967）亦以'Solo'番木瓜兩性株進行減少供源之除葉處理或減少競爭積儲之除花處理，結果除葉處理植株之雄花表現率顯著高於對照植株，而除花處理植株之雄蕊心皮化型花表現率顯著高於對照植株，生長速率也較高。且愈早除去花芽，雌蕊退化型花比例愈低（王，2000），王（2000）推測於雌蕊尚未完全形成的幼花階段及盛花前階段進行除花較於盛花階段進行更能反映資源重新分配而調整花器型態，而使雄花發生比例減少。其他操控供源與積儲的方法都會改變番木瓜花性表現，如遮光（王，2000）、低光度（謝，1997）等降低光合作用而減少供源狀況，都會使花性偏雄性化。

六、遺傳

植物的遺傳組成除調控整體之性別表現外，亦會影響個別花器的發育（Diggle,

1997)。王（1980）調查'日陞'、'蘇魯一號'、'高寶'及'菲律賓-74'品種間、'日陞'不同植株間及其自交系後代兩性株畸形花發生情形，結果顯示花型表現於品種間及品種內均有變異存在，且畸形及五裂型花百分率高之單株，其自交系後代亦然。謝（1997）觀察番木瓜'S19-13'、'日陞'、'泰國'及'菲律賓'4 個品種'系'的自交系兩性株，結果'日陞'正常兩性花表現率最高，'菲律賓'最低；由全互交估算此 4 品種花型變異之遺傳力，結果正常兩性花表現率及雌蕊退化型花表現率之狹義遺傳力分別達 0.801 及 0.697，顯示受遺傳因子之影響頗大。Diggle（1997; 1994）曾指出植物的基因型，是影響花芽可變動性的關鍵因子之一，並推論基因組成可能透過三個層次影響花器發育穩定程度：(1) 花器發育之可變動性的大小於不同基因型間的差異，(2) 不同基因型的花芽對造成花性變異因子有不同的感受性，(3) 基因型間不同的植株架構，造成其上花芽受到的資源狀態（resource status）波動程度並不一致。

Sondur 等人（1996）由 MADS-box 基因影響花器形成之 ABC 控制機制，而推論番木瓜控制雄性的顯性對偶基因 *SEX1-M*，為一 trans-acting factor，其促進雄蕊發育且抑制心皮發育；兩性的顯性對偶基因 *SEX1-H*，對花器發育之影響為可誘導雄蕊發育，並部分抑制心皮發育使其較雌花小；雌性之隱性對偶基因 *sex1-f*，則無法誘導雄蕊發育。Ming 等人（2007）及 Ackerman 等人（2008）提出有兩個基因參與番木瓜性別決定，一是雌花中雌性決定基因（female sex determination gene），為雄蕊抑制子（stamen suppressor），其可能於上游調控 MADS-box B 基因群如 AP3，PI 等基因之作用，在雄蕊原體創始前，就抑制其形成，所以雌花完全無雄蕊之退化遺跡；第二是雄花中雄性決定基因（male sex determination gene），為心皮抑制子（carpel reppressor），由於雄花具有雌蕊之退化遺跡，且常在低溫環境下心皮可繼續發育而著生果實，所以其作用時期可能在心皮創始之後，為下游調控者。

近來，番木瓜 3 個 B 群 MADS-box 基因 *CpTM6-1*, *CpTM6-2* 和 *CpPI*，已被選殖，基因表現分析結果顯示與花瓣、雄蕊之分化發育有關（Ackerman *et al.*, 2008）。 Yu 等人（2008）選殖出選殖 1 個番木瓜 A 群基因 *CpFUL* ，1 個 C 群基因 *CpPLE* 和 1 個 D 群基因 *CpSTK*。*CpFUL* 於葉片及除了雄蕊以外之花朵所有部位表達；*CpPLE*、*CpSTK* 僅能在花朵表達，*CpPLE* 於所有性別番木瓜之花朵雄蕊和心皮表達；*CpSTK* 為調控胚株分化的 D 群基因表達，只能在雌株及兩性株表達，無法於番木瓜雄株偵測得此基因。李（2008）選殖 2 個番木瓜 E 群基因 *CpMADS1* 和 *CpMADS3* ，和 1 個 B 群基因 *CpMADS2*。*CpMADS1*、*CpMADS3* 專一表達於內三輪花器，與 E 群基

因如擬南芥 *SEP3*（Mandel and Yanofsky, 1998） 和 *SEP4*（Ditta *et al.*, 2004）相似，可能會與他群的基因結合以調控花瓣、雄蕊與心皮的發育（Pelaz *et al.*, 2000; Honma and Goto, 2001; Theiβen, 2001）。*CpMADS2* 與 *CpTM6-1* 為相同基因，主要表達於花瓣和雄蕊（Ackerman *et al.*, 2008），而 *CpMADS2* 於雄蕊之表現量明顯高於花瓣，顯示 B 群 TM6 lineage 基因可能參予雄蕊發育之調控（李，2008）。

李（2008）以即時定量 RT-PCR（Real Time RT-PCR）相對定量分析於 10 個番木瓜品系 1 mm 至 20 mm 花苞之 *CpMADS2* 基因表現量，結果顯示其在早期小花苞表現量最高，之後逐漸下降，直到成熟花苞之雄蕊又再度升高至 1mm 花苞的表現量。由於 1 mm 大小之番木瓜花苞各花朵器官已分化完成（Arkle and Nakasone, 1984; 謝等人，1999），此或許是 *CpMASD2* 表現量逐漸下降之原因，直到雄蕊發育成熟，表現量又再度上升，但仍不及 1 mm 花苞時期的表現量，顯示 B 群基因在花原體形成時就達到表現量之最高峰，此結果或許提供了關於 Ming 等人（2007）提出的雌花中雌性決定基因，可能於上游調控 MADS-box B 基因群如 *AP3*，*PI* 等基因之作用，在雄蕊原體創始前，就抑制其形成之間接證據。

CpMADS1、*CpMADS2* 和 *CpMADS3* 此三個花器分化基因在番木瓜花朵發育極早時期（花芽小於 1mm）就大量表現。以此 3 個基因為探針，進行不同性別，包括雌株、雄株、兩性株和特殊之後裔全兩性、後裔全雄性共 10 個番木瓜品系基因組 DNA 之南方雜合分析，結果偵測雜合之限制酶切片段及數目於植株性別及品系間無差異，顯示花器分化基因 *CpMADS1-3* 在 DNA 層次與番木瓜植株性別決定之相關性低（李，2008）。

肆、結　語

番木瓜性別遺傳控制機制一直是產業上及學術上共同追求欲解之謎，過去 70 年來，番木瓜植株性別決定之假說，包括 Storey（1953）推論番木瓜性別係由三個對偶因子 M、M^h 及 m 的單一區塊基因所決定，至 Ming 等人（2007）認為，番木瓜性別決定可能由染色體 X、Y、Y^h 所控制，雌株、雄株及兩性株之基因行分別為 XX、XY、XY^h。由文獻之綜合論述，番木瓜植株性別，可能由性染色體或性別決定基因所決定（Liu *et al.*, 2004），而個別花朵性別表現，除了受植株性別控制外，因應營養、外界環境之變化，花器構造會改變，如番木瓜雄株，於適合生長之環境下，幾

乎全部開出雄花表現為雄株；但於低溫或賀爾蒙影響下，因植株性別多數仍為雄花，但少數花朵，綜合營養、溫度、賀爾蒙之影響（王，1980；Awada, 1958；Lange, 1961a；Lange, 1961b；Sharan *et al.*, 1994），心皮可發育而結果，此時特定之 MADS-box 基因可能被調控而表達，而使花器形成產生變動現象。植物性染色體與 MADS-box gene 或 性別決定基因之關係，目前仍不清楚，只有在 *Silene Latifolia*（蠅子草）之 Y chromosome 分析到強烈表達於雄蕊之 duplicated MADS-box gene, SlAP3Y。夏威夷番木瓜研究團隊於 2008 年已完成番木瓜基因組 DNA 序列之解序工作（Borrell，2008），由此番木瓜序列資料庫，配合特殊性別之番木瓜品系進行深入研究，揭開番木瓜性別分子控制機制面紗之日，將指日可待。

參考文獻

李美娟。2008。番木瓜 MADS box E-class 基因 *CpMADS1*、*CpMADS3* 與 TM6 系基因 *CpMADS2* 之選殖與分析。國立台灣大學園藝學研究所博士論文 p.116。

王聞淨。2000。番木瓜兩性株花器形成之可變動性。國立台灣大學園藝學研究所碩士論文 p.76。

王德男。1980。影響木瓜兩性株株型表現之因子研究。中華農業研究 29:225-237。

王德男。1991。台灣木瓜栽培之回顧與展望。台灣果樹之生產及研究發展研討會專刊 p. 357-373。

謝明憲。1997。品種、全互交集溫度於番木瓜兩性株性型之表現。國立台灣大學園藝學研究所碩士論文 p.91。

謝明憲、王聞淨、張龍生。1999。番木瓜兩性株花器形成過程之形態觀察。中國園藝 45: 180-191。

Ackerman, C. M., Q. Yu, S. Kim, R. E. Paull, P. H. Moore and R. Ming. 2008. B-class MADS-box genes in trioecious papaya: two paleoAP3 paralogs, *CpTM6-1* and *CpTM6-2*, and a PI ortholog *CpPI*. Planta 227: 741-753.

Allan, P., J. Mc Chlery, and D. Biffs. 1987. Environmental dffects on clonal female and male *Carica papaya* L. plants. Sci. Hort. 32: 221-232.

Arkle, T. D. and H. Y. Nakasone. 1984. Floral differentiation in the hermaphroditic *papaya*. HortScience 19: 832-834.

Awada, M. and W. Ikeda. 1957. Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugar in fruit, yield, and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). Hawaii Agr. Exp.Sta. Tech. Bull. 33: 1-13.

Awada, M. 1958. Relationship of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.). Hawaii Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 38: 1-16.

Awada, M. 1967. Effects of defoliation and defloration of sex expression and growth of papaya(*Carica papaya* L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 9: 138-143.

Borrell, B. 2008. Papaya genome project bears fruit. Nature News. 772.

Chasan, R. and V. Walbot. 1993. Mechanisms of plant reproduction: questions and approaches. Plant Cell 5: 1139-1146.

Chiu, C. -T., C. -R. Yen, L. -S. Chang, C. -H. Hsiao, and T. -S. Ko. 2003. All hermaphrodite progeny are derived by self-pollinating the Sunrise papaya mutant. Plant Breed. 122: 431-434.

Clay, K. 1993. Size-dependent gender change in green dragon(*Arisaema dracontium*; Araceae). Amer. J. Bot. 80: 769-777.

Deputy J. C., R. Ming, H. Ma, Z. Liu. M. M. M. Fitch. 2002. Molecular markers for sex determination in papaya (*Carica papaya* L.). Theor. Appl. Genet. 106: 107-111.

Diggle, P. K. 1994. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solananceae) : phynotypic plasiticity and ontogenetic contingency. Amer. J. Bot. 81: 1354-1356.

Diggle, P. K. 1997. Ontogenetics contingency and floral morphology: the effect of architecture and resource limitation. Int. J. Plant Sci. 158: S99-S107.

Ditta, G., A. Pinyopich, P. Robles, S. Pelaz, and M. F. Yanofsky. 2004. The *SEP*4 gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. Curr. Biol. 14: 1935-1940.

Ghosh , S. P. and S. P. Sen. 1975. The modification of sex expression in papaya (*Carica papaya* L.). Hort. Sci. 50: 91-96.

Giacometii, D. C. 1987. Papaya breeding. Acta Hort. 196: 53-60.

Hofmeyr J. D. J. 1967. Some genetic breeding aspects of *Carica papaya* L. Agron. Trop. 17: 345-351.

Hofmeyr J. D. J. 1939. Sex reversal in *Carica papaya* L. S. Afr. J. Sci. 26: 286-287.

Hofmeyr J. D. J. 1938. Genetical studies of *Carica papaya* L. I. The inheritance and relation of sex and certain plant characteristics. II. Sex reversal and sex forms. S. Afr. Dept. Agr. and Sci. Bull. No. 187:64.

Honma, T. and K. Goto. 2001. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. Nature 409: 525-529.

Horovitz, S. and H. Jimenez. 1967. Cruzamientos interespecificos e intergenericos en caricaceas y sus implicaciones fitotechicas. Agron. Trop. 17: 323-343.

Lange,A. H. 1961a. Factor affecting sex changes in the flowers of *Carica papaya* L. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 77: 252-264.

Lange, A. H. 1961b. The effect of 2.3-dichloroisobutyrate and 2.3- dichloropropionate on the sex expression of *Carica papaya* L. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 78: 218-224.

Liu, Z., P. H. Moore, H. Ma, C. M. Ackerman, M. Ragiba, Q. Yu, H. M. Pearl, M. S. Kim, A. H. Paterson and R. Ming. 2004. A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. Nature 427: 348-352.

Mandel, M. A. and M. F. Yanofsky. 1998. The *Arabidopsis AGL9* MADS box gene is expressed in young flower primordial. Sex. Plant Reprod. 11: 22-28.

Ming, R., Q. Yu and P. H. Moore. 2007. Sex determination in papaya, Semin. Cell Dev. Biol. 18: 401-408.

Nakasone, H. Y. and C. Lamoureux. 1982. Transitional forms of hermaphorditic papaya flowers leading to complete maleness. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 589-592.

Parasnis, A. S., W. Ramakrishna, K. V. Chowdar, V. S. Gupta, and P. K. Ranjekar. 1999. Microsatellite (GATA)n reveals sex-specific differences in papaya. Theor. Appl. Gene. 99: 1047-1052.

Pelaz, S., G.. S. Ditta, E. Baumann, E. Wisman, and M. F. Yanofsky. 2000. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes. Nature 405: 200-203.

Sharan, R., P. R. Prasad, and K. Mohan. 1994. Influence of nitrogen, phosphate, growth regulators and aminal sex hormone on sex expression in papaya. Adv. Plant Sci. 7: 273-279.

Somsri, S., R. Fletcher, R.A. Drew, M. Jobin, W. Lawson, and M. Grahm. 1998. Developing molecular markers for sex prediction in papaya (*Carica papaya* L.). Acta Hort. 461: 141-148.

Sondur, S. N., R. M. Manshardt and J. I. Stiles. 1996. A genetic linkage map of papaya based on rabdomly amplified polymorphic DNA markers. Theor. Appl. Genet. 93: 547-553.

Spears, E. E. JR. and P. G. May. 1988. Effect of defoliation on gerder expression and fruit set in *Passiflora incarnata*. Amer. J. Bot. 75: 1842-1847.

Storey, W. B. 1953. Genetics of papaya. J. Heredity 44: 70-78.

Storey, W. B. 1967. Theory of the derivations of the unisexual flowers of Caricaceae. Agron. Tropical. 17: 273-321.

Storey, W. B. 1976. Papaya. Evolution of crop plants. Edited Simmonds, W. New York p. 21-24.

Storey, W. B. 1985. *Carica papaya* CRC Handbook of flowering volume II. CRC press, Boca Raton. p. 147-157.

Theiβen, G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. Curr. Opin. Plant Biol. 4: 75-85.

Urasaki, N., M. Tokumoto, K. Tarora, Y. Ban, and T. Kayano. 2002. A male and hermaphrodite specific RAPD marker for (*Carica papaya* L.) papaya. Theor. Appl. Genet. 104: 281-285.

Yu, Q., D. Steiger, E. M. Kramer, P. H. Moore, and R. Ming. 2008. Floral MADS-box genes in trioecious papaya: characterization of *AG* and *API* subfamily genes revealed a sex-type-specific gene. Trop. Plant Biol. 1: 97-107.

Yu, Q., S. Hou, R. Hobza, F. A. Feltus, X. Wang, W. Jin, R. L. Skelton, A. Blas, C. Lemke, J. H. Saw, P. H. Moore, M. Alam, J. Jiang, A. H. Paterson, B. Vyskot, and R. Ming. 2007. Chromosome location and gene paucity of the male specific region on papaya Y chromosome. Mol. Genet. Genomics 278: 177-185.

Sex Determination and Floral Fluctuation in Papaya

Mei-Jiuan Lee[1)]、Ming-Shien Hsieh[2)]、Loong-Sheng Chang[3)]

[1)] Associate researcher, Taiwan Seed Improvement and Propagation Station, COA, Taichung, Taiwan

[2)] Associate researcher, Tainan District Agricultural Research and Extension Station, COA, Tainan, Taiwan

[3)] Correspondent, Associate professor, Department of Horticulture, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

Summary：Papaya (*Carica papaya* L.) is an economically important fruit tree. Papaya plants are polygamous, with three sex types of female, male and hermaphrodite. The hypotheses which have been proposed to explain papaya's sex determination include classical XY chromosomes, a genic balance of sex chromosome over autosomes and sex determination genes. It is generally believed that the sex of papaya plants may be determined by sex chromosomes or sex-determining genes. The individual floral sex expression is not only controlled by plant sex, but also effected by nutrition and environment conditions. The major factors include: fertilizer and water supply, temperature, light, applications of plant growth regulator or chemicals, activities of sink and source, varieties and floral organ identity MADS-box genes. In papaya, female flowers and imperfect hermaphrodite flowers are often observed on hermaphrodite plants and led to malformation of papaya fruits. In addition, bisexual flowers could also appear on male plants and set fruits.

Key words: *Carica papaya*; floral organ identity gene; MADS box gene; floral sex expression; plant sex determination

Received for publication 24 April 2009.