

韭兰的几种花形变异及初步分析

王祖秀, 杨军, 王泉盟

(西华师范大学 生命科学院, 四川南充 637002)

摘要: 首次报道了韭兰的多种花被裂片数目、雄蕊数目及其它变异类型。花被裂片数目变异的频率明显高于雄蕊数目变异。花被筒基部弯曲变异也较常见, 而且与花被裂片数目增多的变异存在相关性。跟踪观察结果表明: 韭兰的花形变异是不稳定的, 但是可以在同一植株中重复出现。分析认为: 韭兰的花形变异发生在花亚区的形成期, 不能用花器官发育的“ABC模型”以及由“ABC模型”为基础发展而来的“ABCD模型”和“ABCDE模型”解释。其变异原因既与花器官亚区形成的早期调节有关, 也与细胞分裂速度改变有关。韭兰的花形变异是相关基因受到体内某种因素的影响所致。花形变异的不稳定性可能与转座遗传因子有关。

关键词: 韭兰; 花器官发生; 花形变异; 原因分析

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)05-0692-05

Primary analysis on morphological variation of flower and primary analysis of cause in *Zephyranthes grandiflora*

WANG Zu-Xiu, YANG Jun, WANG Xiao-Meng

(College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637002, China)

Abstract: Several characters in flowers of *Zephyranthes grandiflora* were investigated, and various variation were detected. Comparatively, the frequency of variation on number of tepals was obvious higher than that of stamens. The base of perianth tube was commonly bent, and had relativity to the increasing number of tepals. Tracking observation showed: morphological variation in flowers of *Z. grandiflora* was not stable, but these characters could appear repeatedly in the same plant. It was thought that these variations took place at the stage of forming flower organ subregions, and could not be interpreted by “ABC model” for flower organ development, nor by the advanced “ABCD model” and “ABCDE model”. Variations were not only related to early regulation on the formation of flower organ subregions, but also to the changed rate of cell division. These changes might be the result of the effect of certain internal factors on the expression of the related gene. The instability of morphological variation in flower of *Z. grandiflora* might be related to transposable genetic element.

Key words: *Zephyranthes grandiflora*; flower morphogenesis; flower morphological variation; causes analysis

花是花卉植物的主要观赏器官, 也是有性生殖植物的繁殖器官。花器形态的奇特性、多样性可增加其观赏性。对花器形成的研究, 国外通过拟南芥和金鱼草等花器突变体的研究, 建立了花器官发育遗传控制机理的各种模型和假说 (Coen 等, 1991;

Colombo 等, 1995; Theissen, 2001)。我国在被子植物系统发育研究方面还处于起步阶段, 对花器官形成的研究仅有数篇综述性报道 (王彬等, 2003; 李贵生等, 2003; 杨永等, 2004; 国凤利等, 1997; 初立业等, 1996; 葛磊等, 2001; Sun 等, 1998; Wang, 2001)。

收稿日期: 2005-12-28 修回日期: 2006-10-19

基金项目: 西华师范大学基金(2003A002); 四川省重点学科建设项目(SZD0420)[Supported by Foundation of China West Normal University (2003A002); Key Subjects Development Program of Sichuan Province(SZD0420)]

作者简介: 王祖秀(1949-), 女, 四川成都人, 副教授, 主要从事遗传学教学和细胞遗传学的研究工作。

而且大都是利用植物激素、物理或化学因素处理,对花器官发生影响的报道(江玲等,1998;沈元月等,1999;梁海曼等,2000;张秀省等,1994)。对于在自然条件下,花器官发生过程中发生的变异及其原因分析的研究尚未见报道。

韭兰(*Zephyranthes grandiflora*)俗名风雨花,为石蒜科玉帘属中的一种多年生球茎草本植物。韭兰原产古巴、墨西哥、危地马拉及牙买加,因为花大(花被直径7.5~9.0 cm)、色泽艳丽、花期长,是一种受人喜爱的观赏植物,世界各国均引种栽培。

我国引种栽培的韭兰开花而无籽,依靠球茎进行无性繁殖。在韭兰中,我们发现了花被裂片数、雄蕊数目的多种变异及其它各种变异类型。在进行连续跟踪观察及统计的基础上,我们对韭兰花形变异的原因进行了初步分析。

1 材料和方法

供试材料:韭兰取自于西华师范大学生命科学学院实验园。



图版 I 韭兰的各种花形变异 a. 正常花(6花被裂片、6雄蕊); b. 8花被裂片、7雄蕊花; c. 7花被裂片、6雄蕊花; d. 5花被裂片、5雄蕊花; e. 4花被裂片、6雄蕊花; f. 似双子叶植物花萼瓣化的花; g. 花被异形化花; h. 花被筒基部弯曲的花。

Plate I Morphological variation of flower in *Z. grandiflora* a. Normal flower with six tepals and six stamens; b. Flower with eight tepals and seven stamens; c. Flower with seven tepals and six stamens; d. Flower with five tepals and five stamens; e. Flower with four tepals and six stamens; f. Calycanthemous flower similar to dicotyledon; g. Abnormal perianth; h. Flower with bended at base of perianth tube.

韭兰属具鳞茎的多年生草本植物,花期从4月下旬至9月中旬。在04年8月3日发现第一朵韭兰的花裂片数目变异后,每天上午对同一居群的韭兰新开花朵进行为期1个月的观察统计。对陆续出现的花裂片数目、花药数目、似双子叶萼片瓣化及花被筒的基部弯曲等各种变异类型进行分类统计,对各种变异类型出现的频率差异进行分析。对典型的花形变异进行数码摄影。对所发现的变异株进行单株分盆种植。

分盆种植的变异花植株的持续开花情况进行一年的持续跟踪观察记载。对韭兰所出现的各种花形变异,根据Coen等(1991)提出的花器官发育的“ABC模型”进行比较分析。同时对持续开花中所出现的变异恢复以及产生新变异的原因进行讨论。

2 实验结果

2.1 花被裂片数目变异

在正常情况下,韭兰花被裂片6,裂片倒卵形,顶端略尖;雄蕊为6,雄蕊呈丁字形着生;子房下位,3室胚珠多数,花柱细长,柱头3裂(钱啸虎等,1985)(图版I:a)。2004年8月我们在盆栽韭兰中发现第1朵花被裂片数为8的变异花以来,又陆续发现了花被裂片为8、7、5、4等多种数目变异的植株(图版I:b、c、d、e)。在对变异植株持续开花情况的跟踪观察中还发现,大多数植株在第2次开花时,花裂片数目恢复正常。但有5.97%的植株又出现新的花形变异,如5裂片花的变异株又开出4裂片的

花;7裂片花的变异植株中,又出现8裂片的花;8裂片的花的变异植株中,又出现4裂片的花。在裂片数目增多的变异花中,常见花被筒基部弯曲(图版I:h)。同样,在以后所开的花中,大部分变异株的花形都恢复正常,也有少数植株又多次出现花形变异。如:在花被裂片数目为7,雄蕊数也为7的一株变异株在第2次开花时,出现8裂片、6雄蕊的新变异花,第3、4、5、6次开花为正常花,但在第7次开花时又重复出现为8裂片、6雄蕊的变异;在第8次开花时,又出现7裂片6雄蕊,而且花被筒基部弯曲的花形变异。现将同一居群的韭兰,在相同时间内,各种花被裂片数目变异类型发生的频率以及变异株花形恢复的植株数和频率的统计结果汇总(表1)。

表1 韭兰花被裂片数目变异频率及其变异恢复植株数和频率
Table 1 Variation frequency in number of tepals and number and frequency of plants with recovered characters in *Z. grandiflora*

花被裂片数目的变异类型 Type on number of flower tepals	4裂片花 Four tepals flower	5裂片花 Five tepals flower	7裂片花 Seven tepals flower	8裂片花 Eight tepals flower	合计 Total
变异植株数及其百分比(%) No. of plants and percentage for variation	3	12	34(11*)	18(5*)	67
第2次开花,恢复株数及其百分比(%) At second opening flower, No. of recovered plants and percentage	4.5	17.9	50.75	26.86	100
又出现变异的株数及其百分比(%) No. of plants and percentage for present variation again	3	11(1:4裂片6雄蕊)	32(1:8裂片7雄蕊; 1:8裂片6雄蕊)	17(1:4裂片6雄蕊)	63
	4.5	16.4	47.76	25.37	94.03
	0	2[1:8裂片7雄蕊; 1:花被筒弯曲]	2[1:7裂片6雄蕊; 1:8裂片6雄蕊]	2[1:5裂片5雄蕊; 1:6裂片5雄蕊]	6
	0	2.99	2.99	2.99	8.97

(*)括号内*示:花被筒基部弯曲的植株数;[]括号内示:再次出现变异花的植株数及性状

表2 韭兰雄蕊数目变异类型及其频率
Table 2 Variation types and frequency on number of stamens in *Z. grandiflora*

花被裂片数目 No. of tepals	植株数 No. of plants	5雄蕊株数及(%) No. of plants with five stamens	6雄蕊株数及(%) No. of plants with six stamens	7雄蕊株数及(%) No. of plants with seven stamens	8雄蕊株数及(%) No. of plants with eight stamens
4裂片 Four tepals flower	3	2	1	0	0
5裂片 Five tepals flower	12	9	2	1	0
6裂片(正常) Six tepals flower	6	1	0	5	0
7裂片 Seven tepals flower	34	2	20	12	0
8裂片 Eight tepals flower	18	0	2	13	3
植株总数 Total number of plants	73	14	25	31	3
百分比 Percentage (%)	100	19.18	34.25	42.46	4.1

2.3 花器的其它变异

韭兰属单子叶植物,其花只有花被、雄蕊和雌蕊。在韭兰花形变异中,还观察到其它变异类型。有的花在下位子房处长出似双子叶萼片瓣化的花(图版I:f)。有的花被裂片发生局部变异,在花被裂片基部长出形似耳垂或翼一样的结构(图版I:g)。有的在合生花被筒的基部弯曲与子房呈90°的变异,而且在花被筒无

2.2 雄蕊数目变异

在观察韭兰花被裂片数目变异的同时,在具有正常花被裂片数目和异常花被裂片数目的花中,还发现了雄蕊数目变异。有的雄蕊数目出现与花被裂片数目变异一致的变异,如:花被裂片6,雄蕊为6的正常花变为花被裂片为5,雄蕊为5(图版I:d);也有雄蕊数目与花被裂片数目不一致的变异,如:花被裂片数为8,雄蕊数为7的变异(图版I:b)。还有一些只是雄蕊数目改变,而花被裂片数仍然为正常的6的变异。更多的雄蕊数目变异发生在花被裂片数目改变的变异花中。也有一些只是花被裂片数目改变,而雄蕊仍然为正常的6枚(图版I:c,e)。雄蕊数目变异类型及其频率的统计结果见表2。

一例外地都长出一种片状结构(图版I:h)。韭兰各种花形变异发生的频率有较大差异,现将同一居群和相同时间内,各种变异类型的统计结果汇总(表3)。

3 分析讨论

在韭兰的各种花被裂片数目变异中,发生花被

裂片数目增多的频率明显高于花被裂片数目减少的频率。花被裂片数目变异的植株在第 2 次开花时, 绝大多数植株的花形恢复正常, 仅少数植株又出现变异花形, 但不是同种花形变异。在以后所开的花中, 只有少数植株再次出现花形变异, 但后来又恢复正常。由此说明: 韭兰的花形变异是不稳定的。

表 3 韭兰各类花形变异发生的频率

Table 3 Frequency of different flower morphology variation in *Z. grandiflora*

花变异类型 Variation type of flower	花被裂片变异 Tepals	雄蕊数目 Stamens	似萼片瓣化 Sepal-like petals	花被筒弯曲 Bended perianth tube	花被裂片异形 Abnormal tepals	合计 Total
植株数 No. of plants	67	48	5	20	1	141
出现频率 Percentage (%)	47.52	34.04	3.55	14.18	0.71	100

在韭兰的各类花形变异中, 花被裂片数目变异的频率明显高于其它变异类型, 而其中又以花被数目增多的 7、8 裂片为主。雄蕊数目变异次之, 再其次是花被筒基部弯曲与子房呈 90° 的变异。似双子叶植物萼片瓣化变异和花被裂片异形都较少。说明韭兰的各种花器官变异的频率是不一样的。

本实验结果还显示, 韭兰花被筒基部变曲变异在花被裂片数目增多的变异植株中出现较多, 在花被裂片数目变异为 7 裂片、8 裂片的 52 株植株中, 有 16 株出现该类变异, 高达 30.77%。而在众多正常花中仅发现 4 株。据此说明: 花被筒基部变曲变异与花被裂片数目增加的变异之间存在一定相关性。花被筒基部变曲变异可极大地增加其观赏性, 分析其花形变异的原因对于花卉育种具有重要意义。

植物花器是基因和环境条件相互作用产生的一种表型。对于花器官发育的遗传控制机理国外已提出多种模型。其中, 最重要的模型是 Coen 等(1991)根据拟南芥和金鱼草的花器突变体的研究, 所提出的花器官发育的“ABC 模型”。“ABC 模型”现已成为基因控制花器官发育、花形变异及花形多样性的一个最基本的模型。Coen 等认为: 花器官的发育受基因控制, 其表型是基因协调表达的结果。基因同源异型突变通常引起器官的错位发育。大量分子遗传学的研究发现, 适合于双子叶植物的“ABC 模型”同样适用于单子叶植物(Chung 等, 1995; Kyozyuka 等, 2000)。韭兰是单子叶植物, 但我们所观察到的韭兰的花形变异却不能用“ABC 模型”以及由“ABC 模型”为基础发展而来的“ABCD 模型”(Colombo 等, 1995)和“ABCDE 模型”(Theissen, 2001)解释。因为韭兰的花形变异既不是花器官的错位发育, 也不是由基因突变产生的可稳定遗传的变异。

花的形成有两个重要的阶段, 即: 花亚区的形成和花器官的发生。当花原基中细胞的数目确定后, 花

原基进一步分化为四个同心圆区域, 即: 形成花萼、花瓣、雄蕊和心皮花器官的 4 个花亚区。它们由 ABC 类基因控制。如果这些基因发生突变, 则产生 4 个亚区间花器官的错位发育。当花原基分成产生不同器官的同心区域后, 在同一区域中的细胞进一步平周分裂产生花器官原基。引起花原基细胞数目增加的突变导致花器官数目增多(孟繁静, 2000)。据此分析, 韭兰花被裂片数目和雄蕊数目变异是花器官亚区细胞数目的改变所致。而细胞数目的增减又与细胞分裂速度的改变有关。其分裂速度增加, 导致细胞数目增加, 从而使花被裂片数目增加; 反之, 则减少。雄蕊数目的变异机理与花被裂片数目变异相同。据韭兰花被裂片数目的改变与花被筒基部变曲间的相关性, 认为韭兰花形变异不仅与花亚区形成期细胞分裂速度改变有关, 而且与细胞分裂模式有关。花被筒基部变曲变异片状结构的形成是花被轮亚区局部细胞平周分裂速度的增加以及横分裂速度降低所致。

由于韭兰的花形变异不稳定。因此分析认为: 韭兰的花形变异是发生在花亚区形成阶段, 由控制花被、雄蕊及花被筒细胞分裂速度和细胞分裂模式基因的表达受到某环境因素的影响所致。这也是变异不稳定的原因。不同花形变异间的频率差异, 可能与基因的表达受环境影响的程度有关。由于在同一株中, 多次出现花形变异, 且与先前的变异性状不一样。因此, 可以排除基因嵌合突变的可能性。由于花形变异株在持续开花的过程中, 又出现新花形或同类花形变异, 且表现不稳定, 推测影响细胞分裂基因表达的环境因素是内环境, 而不是外界条件。由于转座遗传因子引起植物性状的不稳定遗传已在许多植物中发现(McClintock, 1951; Kidwell 等, 1997; Kumar 等, 1998), 我们推测韭兰的花形变异的不稳定遗传现象, 可能与转座子的插入与切离相关基因, 再插入与再切离另一相关基因有关, 但此有

待进一步研究证实。

参考文献:

- 孟繁静. 2000. 植物花发育的分子生物学[M]. 北京: 中国农业出版社: 154—159
- 钱啸虎, 徐垠, 陈心启, 等. 1985. 中国植物志(第 16 卷, 第 1 分册)[M]. 北京: 科学出版社: 7
- Chu LY(初立业), Shao HB(邵宏波). 1996. Role of homeotic gene in floral development and evolution(同源异型基因在花发育和进化中的作用)[J]. *Life Sci(生命科学)*, **8(2)**: 15—16
- Chung YY, Kim SR, Kang HG, et al. 1995. Characterization of two rice MADS-box genes homologous to GLOBOSA[J]. *Plant Sci*, **109**: 45—56
- Coen E S, Meyerowitz E M. 1991. The war of the whorls: Genetic interaction controlling flower development[J]. *Nature*, **353**: 31—37
- Colombo L, Franken j, Koetje E, et al. 1995. The petunia MADS box gene FBP11 determines ovule identity [J]. *Plant Cell*, **7**: 1 859—1 868
- Ge L(葛磊), Tan KH(谭克辉), Chong K(种康), et al. 2001. Progress on regulatoin of floral deveolpmantal gene in rice (水稻花发育基因调控的研究进展)[J]. *Chin Sci Bull(科学通报)*, **46(9)**: 705—712
- Guo FL(国风利), Meng FJ(孟繁静). 1997. Research progress on floral organ development in *Petunia*(矮牵牛花器官发育的研究进展)[J]. *Plant Physiol Commun(植物生理学通讯)*, **33(4)**: 292—296
- Jiang L(江玲), Zhou X(周燮), Wang ZR(王章荣), et al. 1998. Relationship between the formation of male or female strobili, and the levels of GAs, ABA, CTKs in masson pine(马尾松雌雄球花的形成与赤霉素和脱落酸及细胞分裂素的关系)[J]. *J Nanjing Fore Univ(南京林业大学学报)*, **22(3)**: 61—65
- Kidwell M G, Lisch D. 1997. Transposable elements as sources of variation in animals and plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**: 7 704—7 711
- Kumar C S, Narayanan K K. 1998. Plant transposable elements and functional genomics[J]. *Plant Biotech*, **15**: 159—165
- Kyoizuka J, Kobayashi T, Morita M, et al. 2000. Spatially and temporally regulated expression of rice MADS-box genes with similarity to *Arabidopsis* A, B and C genes[J]. *Plant Cell Physiol*, **1**: 710—718
- Li GS(李贵生), Meng Z(孟征), Kong HZ(孔宏智), et al. 2003. Study on ABC model and evolution of flower(ABC模型与花进化研究)[J]. *Chin Sci Bull(科学通报)*, **48(23)**: 2 415—2 421
- Liang HM(梁海曼), Hu YY(胡燕月), Yang L(杨玲), et al. 2000. Effects of microwaves treatments on the male and female flower formation of cucumber(微波处理对黄瓜雌花和雄花形成的影响)[J]. *Journal Microwaves(微波学报)*, **16(2)**: 198—202
- McClintock, B. 1951. Chromosome organization and genic expression[J]. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol*, **16**: 13—47
- Shen YY(沈元月), Guo JX(郭家选), Liu CL(刘成莲), et al. 1999. Effect of temperature on the development of peach flower organ(温度对桃花器发育的影响)[J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, **26(1)**: 1—6
- Sun K, Chen J, Chen Z. 1998. Progress in studies on floral development of angiosperms and aome consideration on future studies [J]. *Acta phytotax Sin*, **36(6)**: 558—568
- Theissen G, Becker A, Rosa AD, et al. 2000. A short history of MADS-box genes in plant[J]. *Pl Molec Biol*, **42**: 115—149
- Theissen G. 2001. Development of floral organ identity ; Stories from the MADS house[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **4**: 75—85
- Wang B(王彬), Wu XJ(吴先军), Xie ZH(谢兆辉), et al. 2003. Study on the ABC Model for flower development(花器官发育的ABC模型研究进展)[J]. *Chin Agric Sci Bull(农业生物技术科学)*, **19(5)**: 78—82, 118
- Wang X. 2001. Evolution of MADS-box gene and development of reproductive organ of plant[M]//Li C, ed. *Advances in plant sciences*. Beijing: CHEP & Springer: 3—14
- Yang Y(杨永), Fu DC(傅德志), Wang Q(王祺). 2004. Origin of flower hypotheses and evidence(被子植物花的起源: 假说和证据)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报)*, **24(12)**: 2 366—2 380
- Zhang XS(张秀省), Shen ZG(沈振国), Shen K(沈康). 1994. Effect of Boron on floral organ development and seed-setting of rapeseed(*Brassica napus*)(硼对油菜花器官发育和结实性的影响)[J]. *Acta Pedol Sin(土壤学报)*, **31(2)**: 146—151
- Wodehouse R P. 1935. *Pollen Grains*[M]. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc, 323—340
- Xiang QB(向其柏), Ji CF(季春峰). 2004. A checklist for the genus of *Osmanthus*(木犀属植物名录)[J]. *J Nanjing Forest Univ(Nat Sci Edi)(南京林业大学学报(自然科学版))*, **8**: 45—56
- Xu BQ(许炳强), Hao G(郝刚), Hu XY(胡晓颖). 2005. Pollen morphology of *Osmanthus*(Oleaceae) in China and its systematic significance(中国木犀属花粉形态研究及其系统学意义)[J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, **13(1)**: 29—39
- Xu BQ(许炳强), Xia NH(夏念和), Wang SP(王少平), et al. 2007. Leaf epidermal morphology of *Osmanthus*(Oleaceae) from China(中国木犀属植物叶表皮形态)[J]. *J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究)*, **25(1)**: 1—10
- Yu CH, Chen ZL. 1991. Leaf Architecture of the Woody Dicotyledons from Tropical and Subtropical China[M]. Beijing: Pergamon Press, 271—272. Pl. **117**: 7—8, 9—10.
- Zhang JT(张金谈). 1982. Studies on pollen morphology of the Oleaceae in China (中国木犀科花粉形态研究)[J]. *Acta Bot Sin(植物学报)*, **24(6)**: 499—505

(上接第 705 页 Continue from page 705)