

非洲菊盘状花雄蕊发育与舌状花 生长着色的对应关系

陈丹生² 彭建宗¹ 王小菁^{1*}

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广东 广州 510631; 2. 韩山师范学院生物系, 广东 潮州 521041)

摘要: 非洲菊(*Gerbera hybrida*)头状花序由外轮舌状花和内轮盘状花构成。通过观察内轮盘状花雄蕊花粉囊和花粉粒的形态结构与发育顺序, 和测定外轮舌状花花瓣的长度、宽度、花色素苷含量等, 对它们之间的对应关系进行了研究。花序外轮舌状花花瓣开始着色时为 P3 期, 此时第 1 轮盘状花出现成熟花粉粒。研究明确了内轮盘状花花粉粒发育与外轮舌状花生长时期和花色素苷积累的对应关系。

关键词: 非洲菊; 盘状花; 舌状花; 雄蕊发育; 花瓣生长

中图分类号: Q944.58

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2004)03-0237-04

Stamen Development of Disc Florets in Relation to Petal Growth and Pigmentation of Ray Florets in *Gerbera hybrida*

CHEN Dan-sheng² PENG Jian-zong¹ WANG Xiao-jing^{1*}

(1. College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China;

2. Department of Biology, Hanshan Teacher's College, Chaozhou 521041, China)

Abstract: Petal growth and anthocyanin content in ray florets of *Gerbera hybrida* (Compositae) were determined during the six phases (from P1 to P6) of head development, and the development of pollen sacs and grains in disc florets were observed as well. The results showed that the anthocyanin in P3 phase started to increase accompanying the maturation of pollen grains in outer whorls of disc florets. The growth phase and pigmentation of ray florets were closely related to the stamen development of disc florets in head of the plant.

Key words: *Gerbera hybrida*; Disc floret; Ray floret; Stamen development; Petal growth

非洲菊(*Gerbera hybrida*)是菊科大丁草属多年生宿根草本花卉。其头状花序由外轮的舌状花(ray floret)和中部的盘状花(disc floret)组成, 舌状花的雄蕊退化, 盘状花的雌雄蕊能正常发育。

非洲菊是重要的切花品种, 其外轮舌状花的大小、着色直接影响到花的观赏价值。有实验证明植物花瓣的生长与着色是受赤霉素(GAs)调节的^[1-4], 而发育中的雄蕊是活性 GAs 生物合成的重要场所^[5]。我们在实验过程中也发现非洲菊外轮舌状花的生长与着色依赖于花序中部盘状花的发育, 这提示着非洲菊头状花序中的两种不同类型花在发育上有着密切的联系。本文研究了舌状花生长着色与盘状

花雄蕊发育在时间上的对应关系, 为进一步探讨其分子机理打下基础。

1 材料和方法

材料 非洲菊(*Gerbera hybrida*)栽种在华南师范大学兰花中心大棚, 取正常发育的不同时期的金黄色花(从珠海园艺所引进的 S5 品种)作为实验材料。

非洲菊花序发育时期的划分 参照张玉进的分法^[6], 略作改动, 并增加一个时期。根据花冠大小、外轮花瓣着色与花序展开状况等形态特征, 将非洲菊花发育的过程划分为 P1-P6 6 个时期(表 1)。

收稿日期: 2003-05-26 接受日期: 2003-09-08

基金项目: 广东省自然科学基金(003062)资助

* 通讯作者 Corresponding author

表 1 非洲菊花序发育时期的划分

Table 1 Characters used for the classification of inflorescence developmental phases of *Gerbera hybrida*

	发育时期 Developmental phases					
	P1	P2	P3	P4	P5	P6
花序直径 Head diameter (cm)	1.0-1.5	1.5-2.0	2.0-3.0	3.0-5.0	5.0-7.0	7.0-9.0
主要特征 Main characters	舌状花与中间盘状花等高 Ray florets as high as disc florets	舌状花与苞片等长 Ray florets as long as bracts	舌状花长于苞片 0.2-0.8 cm, 花尖部开始着色 Ray florets 0.2-0.8 cm longer than bracts, the tip starting to pigment	舌状花长于苞片 0.8 - 1.5 cm, 花上部开始着色 Ray florets 0.8 - 1.5 cm longer than bracts, the distal part starting to pigment	花序半开放 Head half-opened	花序完全开放 Head fully opened

每个发育时期大约经历 3 d。

外轮舌状花生长与花色素苷的测定 花瓣长度和宽度的测定按照张玉进的方法^[6], 花色素苷的测定按照 Weiss 等^[9]的方法。将舌状花用 1% 盐酸甲醇溶液抽提 20 h, 3 000×g 离心 10 min, 取上清液, 用分光光度计测 530 nm、657 nm 的吸光值。按公式: $A_{530}-0.25A_{657}$ 计算出花色素苷的相对含量。每次实验采花 20 朵, 实验重复 3 次。

盘状花雄蕊发育状况的观察和测定 将花序作径向剖开, 最接近舌状花的外轮为第 1 轮盘状花, 依次向内, 共有 7 轮。在解剖镜下解剖各轮小花, 然后用 Olympus BH-2 显微镜观察和拍摄各轮盘状花花粉囊及花粉粒的形态结构。每次解剖 3 朵花, 实验重复 3 次。

2 结果和分析

2.1 外轮舌状花花瓣的生长

从 P1 到 P6, 每一发育时期历时都为 3 d。从图 1 可以看出, P1 与 P2 之间快速生长已经启动, P2 期花瓣长度较 P1 期增长了 100%, 以后几期之间的增长一直维持在 50% 左右, 到 P5 与 P6 之间下降至 39%。

宽度变化幅度比长度要小得多, 且后期比前期增长幅度大。各个发育时期花瓣的长/宽之比分别

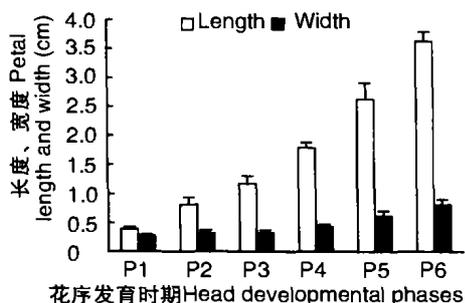


图 1 花序发育中舌状花花瓣的生长

Fig. 1 Petal growth of ray florets at different phases

为 1.404, 2.539, 3.625, 4.194, 4.298, 4.494。

2.2 外轮舌状花花色素苷的含量变化

在实验中观察到, P1 和 P2 期外轮花瓣为绿色, 花色素苷含量极微, 从 P3 期开始少量着色, 着色点仅仅限于花瓣尖端。P4 期花色素苷含量迅速增加, 比 P3 的花色素苷含量增加 254% (图 2), 因此可知花色素苷含量的迅速积累是在 P3 与 P4 之间开始的, 一直维持到 P6 期。

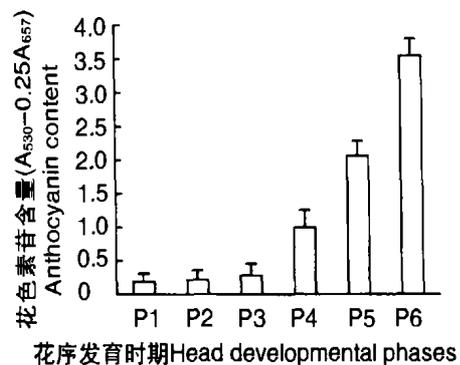


图 2 花序发育中外轮舌状花花色素苷含量变化

Fig. 2 Changes in anthocyanin contents in ray florets at different phases

2.3 盘状花雄蕊的发育

2.3.1 花粉囊的形态结构变化

由图 3 看出, 各个时期的盘状花从外向内第 1 轮至第 7 轮花粉囊的长度逐渐减小, 同一轮盘状花, P2-P6 期花粉囊的长度逐渐加大 (P1 的花粉囊太小, 不易测量), 说明发育得越成熟, 花粉囊就越大, 这与有花植物雄蕊的普遍发育规律是相符的^[7]。花粉囊在 P6 的第 1 轮盘状花达到最大。在 P1 的 4-7 轮和 P2 的第 7 轮都观察不到花粉囊, 此时, 个别地方的细胞开始变形, 要转化为孢原细胞^[7]。另外, 从各个时期花粉囊的平均长度来看, P3-P5 的花粉囊增加最大, 说明在这期间发育得最快。

2.3.2 花粉粒的发育

在盘状花的花粉囊内含有不同发育时期的花粉

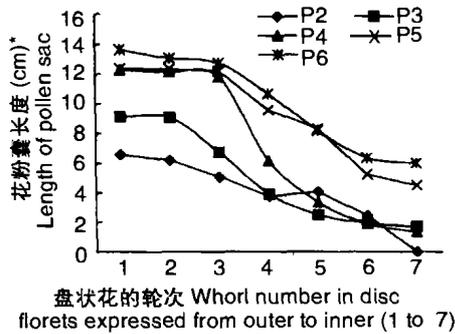


图 3 花序发育中各轮盘状花花粉囊长度

Fig. 3 Pollen sac length in different whorls of disc florets at various phases

* 花粉囊长度为放大 1683 倍 The length of pollen sac is multiplied by 1683. For P1 to P6 see Table 1.

表 2 花序发育不同时期盘状花花粉粒发育状况

Table 2 The development of pollen grains in disc florets at different phases

花粉粒 Pollen grain	P1	P2	P3	P4	P5	P6
成熟花粉粒 Mature	无 No	无 No	第 1 轮有成熟的花粉粒, 细胞壁较薄, 处于成熟前期 Pre-mature pollen grains in 1st whorl with thin wall	1-3 轮有处于成熟前期的花粉粒 Pre-mature pollen grains in 1st to 3rd whorls	第 1 轮花粉粒完全成熟, 2-5 轮处于成熟前期 Pollen grains in 1st whorl completely matured, in 2nd to 5th whorls pre-matured	1-2 轮花粉粒完全成熟, 3-5 轮的处于成熟前期 Pollen grains in 1st and 2nd whorls completely matured, in 3rd to 5th whorls pre-matured
未成熟花粉粒 Immature	1-3 轮有二分体时期的花粉粒, 4-7 轮无花粉粒 1st to 3rd whorls with dyads, no pollen grain in 4th to 7th whorls	1-2 轮花粉粒处于四分体时期, 3-5 轮二分体时期, 第 6 轮接近二分体时期, 7 轮无花粉粒 1st and 2nd whorls with tetrads, 3rd to 5th whorls dyads, no pollen grain in 7th whorl	第 2 轮花粉粒处于四分体后期, 接近成熟, 第 3 轮四分体时期, 4-7 轮二分体时期 2nd whorl with tetrads, pollen grains almost mature, 3rd whorl with tetrads, 4th to 7th whorls having dyads	第 4 轮处于四分体时期, 5-7 轮二分体时期花粉粒多 4th whorl with tetrads, 5th to 7th whorls dyads	6-7 轮处于四分体时期, 花粉粒很多 6th and 7th whorls with tetrads	第 6 轮四分体后期, 接近成熟花粉粒, 第 7 轮处于四分体时期, 花粉粒很多 6th whorl with almost mature pollen grains, 7th whorl with tetrads

3 讨论

花瓣的生长与着色是花发育中的两个重要过程, 但缺乏深入的研究, 仅有少数对单花的研究报道。Weiss 等^[9]的研究表明, 矮牵牛花瓣的生长依赖于其雄蕊的正常发育, 去除雄蕊(或花药)将阻碍花瓣的生长与花色素苷的形成, 认为雄蕊为花瓣提供了其生长与着色所必需的 GAs。Rebers 等^[8]通过原位杂交发现 GAs 代谢酶 *Le20ox2* 在番茄早期花芽中雄蕊的绒毡层中表达, 而 *Le20ox2* 是催化产生活性 GA 的酶的基因, 说明发育中的雄蕊是活性 GAs 产生的重要场所。非洲菊的复杂花序中舌状花的雄蕊是退化的, 因而与单朵花的矮牵牛的情况不同。我

们曾通过去除盘状花的实验发现, 非洲菊舌状花的生长与着色依赖于其头状花序中的盘状花(结果未列出), 盘状花是两性花, 其雄蕊发育正常。但 GAs 是否由盘状花产生, 还需进一步研究。我们的研究结果表明, 当第 1 轮盘状花出现成熟花粉粒时, 舌状花开始着色, 此时为花序发育的 P3 期。研究舌状花的生长与盘状花雄蕊发育的对应关系十分重要, 我们可更精确地对花序分期, 使分期不再仅仅参照花瓣的外观, 花药的发育历程将成为我们对花序分期的一个新的依据。对雄蕊的发育状况与舌状花生长与着色在时间上的相关性的认识, 将有助于我们进一步研究头状花序中的不同类型单花之间的相互关系及其发育中花瓣生长和着色的分子机理。

粒, 在花序不同发育时期各轮盘状花花粉粒发育情况见表 2。
从表 2 可以看出, P1 期第 1 轮开始产生二分体时期的花粉粒, P2 期第 1 轮为四分体时期的花粉粒, P3 期第 1 轮有处于成熟前期的花粉粒, P4 期 1-3 轮有处于成熟前期的花粉粒, P5 期第 1 轮有完全成熟的花粉粒, P6 期 1-2 轮有完全成熟的花粉粒。花粉粒成熟度与花粉囊的长度是相对应的, 非洲菊花粉粒的发育顺序是: 花粉母细胞(图版 I: 1,2) → 二分体时期的花粉粒(图版 I: 3) → 四分体时期的花粉粒(图版 I: 4) → 成熟前期的花粉粒(图版 I: 5) → 完全成熟的花粉粒(图版 I: 6)。

们曾通过去除盘状花的实验发现, 非洲菊舌状花的生长与着色依赖于其头状花序中的盘状花(结果未列出), 盘状花是两性花, 其雄蕊发育正常。但 GAs 是否由盘状花产生, 还需进一步研究。我们的研究结果表明, 当第 1 轮盘状花出现成熟花粉粒时, 舌状花开始着色, 此时为花序发育的 P3 期。研究舌状花的生长与盘状花雄蕊发育的对应关系十分重要, 我们可更精确地对花序分期, 使分期不再仅仅参照花瓣的外观, 花药的发育历程将成为我们对花序分期的一个新的依据。对雄蕊的发育状况与舌状花生长与着色在时间上的相关性的认识, 将有助于我们进一步研究头状花序中的不同类型单花之间的相互关系及其发育中花瓣生长和着色的分子机理。

参考文献

- [1] Goto N, Pharis R P. Role of gibberellins in the development of flora organs of the gibberellin-deficient mutant, *ga1-1*, of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Can J Bot*, 1999, 77:945-954.
- [2] Moalem-Beno D, Tamari G, Leitner-Dagan Y, et al. Sugar-dependent gibberellin-induced chalcone synthase gene expression in *Petunia corollas* [J]. *Plant Physiol*, 1997, 113:419-424.
- [3] Shvarts M, Borochoy A, Weiss D. Low temperature enhances petunia flower pigmentation and induces chalcone synthase gene expression [J]. *Physiol Plant*, 1997, 99:67-72.
- [4] Weiss D, Tunen A J V, Halevy A H, et al. Stamens and gibberellin in the regulation of flavonoid gene expression in the corolla of *Petunia hybrida* [J]. *Plant Physiol*, 1990, 94:511-515.
- [5] Weiss D, Halevy A H. Stamens and gibberellin in the regulation of corolla pigmentation and growth in *Petunia hybrida* [J]. *Planta*, 1989, 179:89-96.
- [6] Zhang Y J (张玉进), Meng X C (孟祥春), Pan R C (潘瑞焱), et al. Primary research on chalcone synthase gene expression during corolla development of *Gerbera hybrida* [J]. *J South China Agri Univ* (华南农业大学学报), 2002, (2):89-90. (in Chinese)
- [7] Hu S Y (胡适宜). *Angiosperm Embryology* [M]. Beijing: The People Education Press, 1982. 20-36. (in Chinese)
- [8] Rebers M, Kaneta T, Kawaide H, et al. Regulation of gibberellin biosynthesis genes during flower and early fruit development of tomato [J]. *Plant J*, 1999, 17(3):241-250.

图版 I 说明 Explanation of plate I

1,2. 花粉母细胞时期的花粉粒 Pollen mother cells; $\times 1\ 313$ 3. 二分体时期的花粉粒 Dyads; $\times 1\ 538$ 4. 四分体时期的花粉粒 Tetrads; $\times 1\ 425$ 5. 成熟前期的花粉粒 Pre-mature pollen grains; $\times 1\ 209$ 6. 成熟的花粉粒 Mature pollen grains. $\times 1\ 572$ 