

# 重瓣和重台莲品种花芽分化过程的解剖结构比较

姜莉<sup>1,3</sup>, 陈发棣<sup>1\*</sup>, 滕年军<sup>1</sup>, 陈素梅<sup>1</sup>, 崔娜欣<sup>2</sup>, 顾俊杰<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>南京农业大学园艺学院, 南京 210095; <sup>2</sup>上海鲜花港有限公司, 上海 201300; <sup>3</sup>圆明园管理处, 北京 100084)

**摘要:**以莲重瓣花品种‘友谊牡丹莲’和重台品种‘红台莲’为试材, 采用石蜡制片及显微观察方法比较了两类品种的花芽分化过程中的结构特征。结果发现, 重瓣品种‘友谊牡丹莲’花芽分化可分为: 分化起始期、萼片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊与花托向上发育期; 而重台品种‘红台莲’的花芽分化过程包括了分化起始期、萼片分化期、花瓣分化期和花托向上发育期。与重瓣品种相比, 重台品种由于雌雄蕊完全瓣化, 因此缺少性细胞分化阶段。

**关键词:** 莲; 花芽分化; 小孢子发生; 雄配子体; 解剖结构

**中图分类号:** S 682.32; Q 944 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2009) 08-1233-06

## Comparison of Flower Anatomical Structure of Double Flower and Proliferation Flower Cultivars in *Nelumbo nucifera* During Flower Bud Differentiation Processes

JIANG Li<sup>1,3</sup>, CHEN Fa-di<sup>1\*</sup>, TENG Nian-jun<sup>1</sup>, CHEN Su-mei<sup>1</sup>, CUI Na-xin<sup>2</sup>, and GU Jun-jie<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>Shanghai Flower Port Ltd, Shanghai 201300, China; <sup>3</sup>Yuanmingyuan Park Management Department, Beijing 100084, China)

**Abstract:** The flower bud differentiation processes of *Nelumbo nucifera* ‘Youyi Mudan Lian’ (double flower cultivar) and ‘Hongtai Lian’ (proliferation flower cultivar) were investigated. In ‘Youyi Mudan Lian’, the flower bud differentiation processes could be divided into six phases, i.e., initial differentiation, sepal, petal, stamen, pistil and sexual cell differentiation phases, respectively. For ‘Hongtai Lian’, however, flower bud differentiation processes could be divided into four phases including initial differentiation, sepal, petal and cephalophoron differentiation phases, respectively. Compared with the double flower cultivar, ‘Youyi Mudan Lian’, the proliferation flower cultivar, ‘Hongtai Lian’ lacks sexual cell differentiation phase due to the petaloidy of pistil and stamen.

**Key words:** *Nelumbo nucifera*; flower bud differentiation; microsporogenesis; male gamete; anatomical structure

莲 (*Nelumbo nucifera* Gaertn.), 又名荷花、水芙蓉, 依瓣化现象和分化程度差别分为单瓣、半重瓣、重瓣、重台、千瓣 5 个不同花型 (王其超和张行言, 2004)。最早的莲品种为大株型单瓣红莲, 晋隋时期已出现具有相对遗传稳定性的重台型品种, 属莲花型进化的高级形式之一, 其中‘红台莲’为最具代表性的品种 (王其超和张行言, 1998)。重瓣和重台的莲品种有很强的观赏价值和市场发展前景, 同时也是重要的育种材料。

王希庆 (1956, 1966) 曾对莲的营养体形态、芽和胚芽的结构以及芽鳞的性质进行了研究, 陈维培等 (1982a, 1982b) 研究了单瓣莲花部解剖结构和心皮发育特征。但关于重瓣和重台品种的花

收稿日期: 2009 - 01 - 12; 修回日期: 2009 - 05 - 22

基金项目: 上海市农委重点攻关项目 [沪农科 (2004) 第 3 号]

\*通讯作者 Author for correspondence (E-mail: chenfd@njau.edu.cn)

芽分化和生殖生物学过程及不同瓣型品种花芽分化的比较至今未见报道。本研究中对莲重瓣和重台两类不同花型品种的花芽分化及发育过程进行观察, 阐明其花芽分化及发育的差异, 为莲不同瓣型品种的形成与演化、重瓣和重台花型产生机理的研究及莲遗传育种提供必要的理论依据。

## 1 材料与方法

试验材料为‘友谊牡丹莲’(*N. nucifera* ‘Youyi Mudan Lian’, 黄色、重瓣、大株型)和‘红台莲’(*N. nucifera* ‘Hongtai Lian’, 红色、重台、大株型)两个品种, 引自南京艺莲苑。

2007年4月中旬, 将供试品种种植于长宽高 10 m × 1 m × 0.4 m 的水泥池中, 每池种植 10 株, 正常肥水管理。6—8月每隔 7 d 对花序进行采样, 用 FAA 固定液 (70%乙醇 冰醋酸 福尔马林 = 90 5 5) 立即进行固定, 将样品保存于 4 °C 冰箱中备用。利用常规石蜡制片技术对样品进行组织切片, 切片厚度 8 μm, 铁矾苏木精对材料进行染色, 然后在显微镜 (Olympus BX41) 下观察并拍照。

## 2 结果与分析

### 2.1 重瓣品种‘友谊牡丹莲’的花芽分化与发育

重瓣品种‘友谊牡丹莲’ (图 1, 1) 的花芽分化过程可明显地分为如下几个时期。

(1) 分化起始期: 混合芽中的花芽膨大成半圆形突起 (图 2, 1)。

(2) 萼片分化期: 生长锥顶部变宽, 开始凹陷, 在其边缘形成向上的突起, 即萼片原基 (图 2, 2), 随后它逐渐伸长, 最终发育为萼片。

(3) 花瓣分化期: 随着萼片原基的发育, 在其内侧表皮下的细胞开始分裂, 产生新的突起, 即花瓣原基 (图 2, 3)。花瓣原基的数量不断增加, 并不断向上延伸扩展为花瓣。

(4) 雄蕊分化期: 在花瓣原基的细胞进一步分裂并继续伸长的同时, 其内侧基部表皮下细胞分裂又形成新的柱状突起, 即为雄蕊原基 (图 2, 4)。

(5) 雌蕊分化期: 在雄蕊原基继续分化时, 其内侧、花原基顶部中央表皮下的细胞发生分裂, 花托的顶部逐渐分化出若干个小丘状的突起, 即为心皮原基 (图 2, 5)。它随后转变成短柱状 (图 2, 6), 由于细胞分裂速度不一致, 随着细胞的不断分裂形成外侧高, 内侧低的浅杯状 (图 2, 7、8), 以后转变成筒状, 顶端逐渐汇合在一起, 但其组织仍未愈合, 故保留着一条缝隙 (图 2, 9、10)。



图 1 莲品种‘友谊牡丹莲’与‘红台莲’

1. 友谊牡丹莲; 2. 红台莲。标尺为 1 cm。

Fig 1 *Nelumbo nucifera* ‘Youyi Mudan Lian’ and *Nelumbo nucifera* ‘Hongtai Lian’

1. *Nelumbo nucifera* ‘Youyi Mudan Lian’; 2. *Nelumbo nucifera* ‘Hongtai Lian’. Bar = 1 cm.

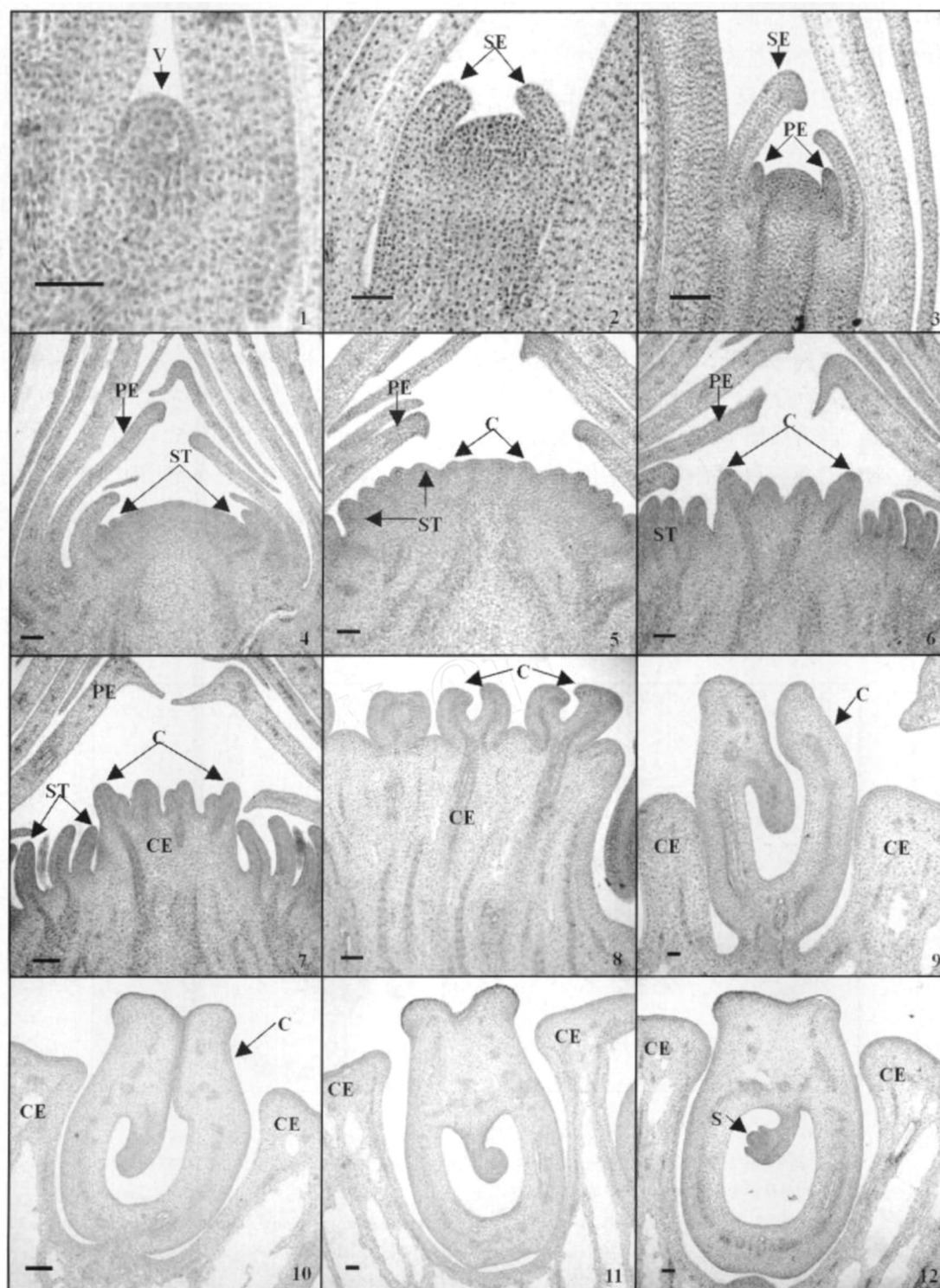


图 2 ‘友谊牡丹莲’花芽分化各时期

1. 分化起始期；2 萼片分化期；3. 花瓣分化期；4. 雄蕊分化期；5~6. 雌蕊分化期；7~11. 花托向上发育期；12. 胚珠形成。

V: 生长锥；SE: 萼片原基；PE: 花瓣原基；ST: 雄蕊原基；C: 心皮原基；CE: 花托原基；S: 胚珠。标尺为 100  $\mu\text{m}$ 。

Fig. 2 The flower bud differentiation processes of ‘Youyi Mudan Lian’

1. Initial differentiation phase; 2. Sepal differentiation phase; 3. Petal differentiation phase; 4. Stamen differentiation phase; 5 - 6. Pistil differentiation phase; 7 - 11. Pistil differentiation phase; 12. Ovule formation. V: Vegetative cone;

SE: Sepal; PE: Petal; ST: Stamen; C: Carpellary primordial; CE: Cephalophoron; S: Seed bud. Bar = 100  $\mu\text{m}$ .

(6) 花托向上发育期: 当心皮生长到一定的高度, 花托内所保留的分生组织开始分裂 (图 2, 7), 使得花托体积不断扩大并向上生长 (图 2, 8), 逐渐包围于心皮之外 (图 2, 9), 构成了海绵状的花托 (图 2, 10), 心皮各自埋藏于花托组织中 (图 2, 11、12)。至此, 花芽形态分化基本结束, 开始进入性细胞分化阶段。

当雄蕊生长到一定程度时, 在花药早期的横切面上, 可以看到 4 个角隅处的表皮下分化出 4 列孢原细胞, 孢原细胞核大, 细胞质浓。孢原细胞经 1 次平周分裂形成 2 层细胞, 向外形成初生周缘细胞, 向内形成初生造孢细胞, 初生周缘细胞经过 1 次平周分裂形成内外 2 层次生周缘细胞 (图 3, 1)。外侧的次生周缘细胞经平周分裂和分化形成药室内壁和 2 层中层细胞, 内侧的次生周缘细胞则分裂和分化形成 1 层中层细胞和 1 层绒毡层细胞, 因此, 花药壁发育属基本型。成熟的花药壁包括 6 层细胞, 即表皮、药室内壁, 3 层中层细胞及绒毡层 (图 3, 2)。初生造孢细胞发育成小孢子母细胞 (图 3, 2), 小孢子母细胞经减数分裂形成二分体 (图 3, 3) 和正四面体形四分体 (图 3, 4), 胞质分裂为同时型。随着雄配子体的进一步的发育, 单核靠边期的小孢子 (图 3, 5) 进行 1 次不均等的有丝分裂, 形成营养核和生殖核, 随后继续发育为 3 细胞型的成熟花粉。在小孢子体发育时, 心皮也继续发育, 其顶端膨大成柱头, 下端则发育成为子房, 但其中并未分化出花柱。心皮组织经过不断分裂和分化后, 沿着子房上部腹缝线的一侧, 开始出现向下突出的胚珠原基 (图 2, 11), 它不久便弯曲向上, 在其顶端分化出胚囊及珠被等部分, 最后发育成为一粒具有二层珠被的倒生胚珠 (图 2, 12)。

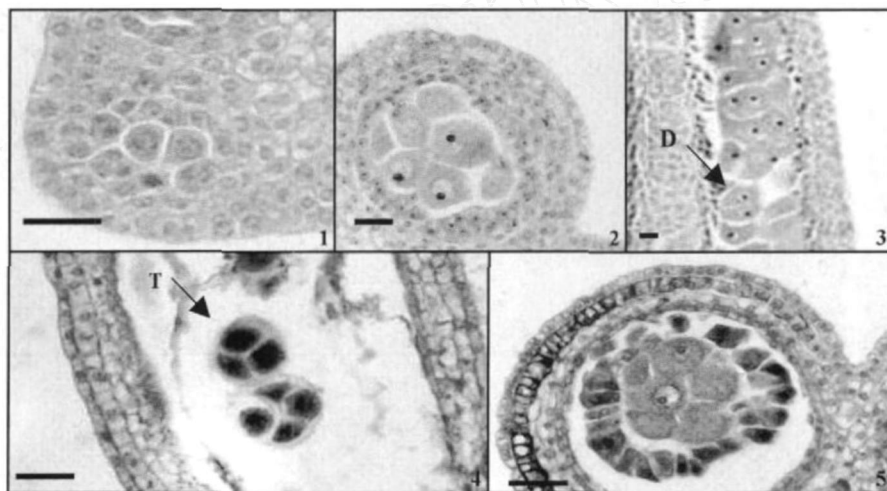


图 3 ‘友谊牡丹莲’雄配子体发生和小孢子发育

1. 小孢子囊; 2. 六层药壁及小孢子母细胞; 3. 小孢子母细胞减数分裂二分体时期 (纵切面);
4. 四分体时期 (横切面); 5. 单核靠边期小孢子。D: 二分体; T: 四分体。标尺为 50  $\mu\text{m}$ 。

Fig 3 Microsporogenesis and male gamete differentiation of 'Youyi Mudan Lian'

1. Microsporangium; 2. Six anther walls and microspore mother cell; 3. The dyad stage; 4. The tetrad stage;
5. Microspore with a distinct nucleus near the side of wall D: Dyad; T: Tetrad Bar=50  $\mu\text{m}$ .

## 2.2 重台品种‘红台莲’的花芽分化

重台品种‘红台莲’ (图 1, 2) 的花芽形态分化过程可明显分为如下 4 个时期:

(1) 分化起始期: 混合芽中的花芽膨大成半圆形突起 (图 4, 1)。

(2) 萼片分化期: 生长锥顶部变宽, 开始凹陷, 在其边缘形成向上的突起, 即为萼片原基 (图 4, 2), 随后它逐渐伸长, 最终发育为萼片。

(3) 花瓣分化期: 随着萼片原基的发育, 其内侧表皮下的细胞开始分裂, 产生新的突起, 即为

花瓣原基 (图 4, 3)。花瓣原基的数量不断增加, 并不断向上延伸扩展为花瓣 (图 4, 4)。随后, 其内侧、花原基顶部中央位置形成了新的突起 (图 4, 5), 即心皮原基, 并发育成为不规则的花瓣 (图 4, 6~9)。

(4) 花托向上发育期: 花托分生组织进行平周和垂周分裂, 使花托体积扩大而向上生长, 最终构成海绵状的花托 (图 4, 6~8)。

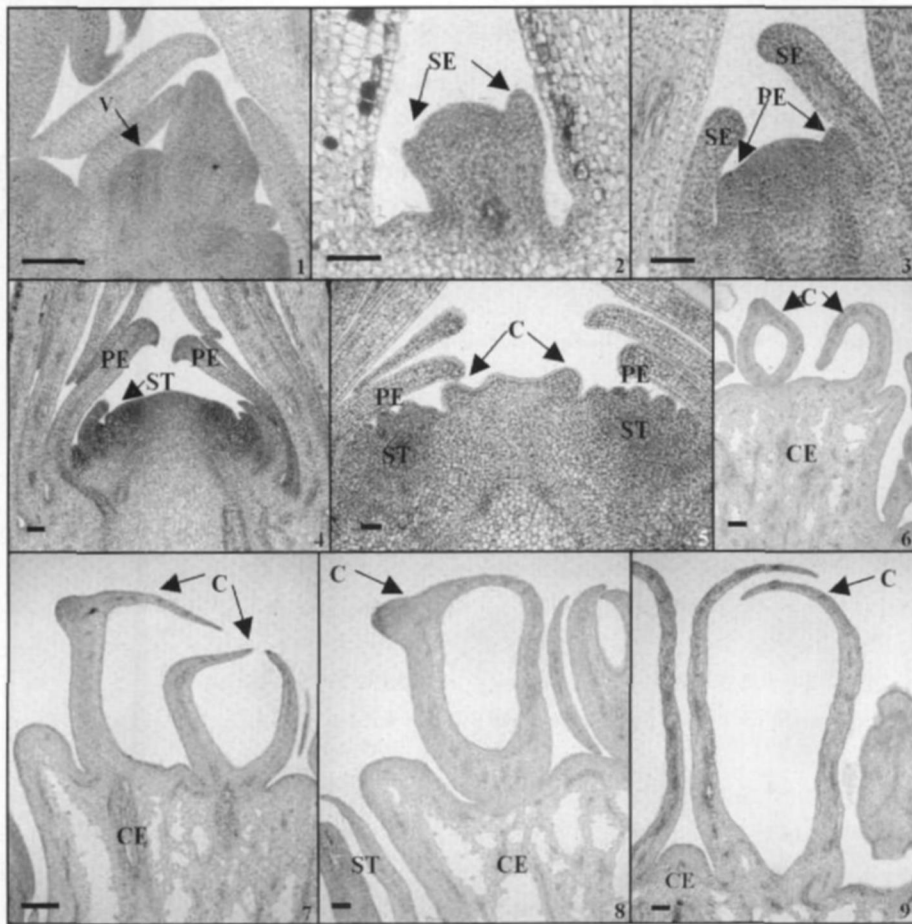


图 4 ‘红台莲’花芽分化各时期

1. 分化起始期, 箭头所示为生长锥; 2. 萼片分化期; 3, 4. 花瓣分化期; 5. 心皮原基形成; 6~9. 花托向上发育期。V: 生长锥; SE: 萼片原基; PE: 花瓣原基; ST: 雄蕊原基; C: 心皮原基; CE: 花托原基; S: 胚珠。标尺为 100  $\mu\text{m}$ 。

Fig. 4 The flower bud differentiation process of ‘Hongtai Lian’

1. Initial differentiation phase and vegetativecone; 2. Sepal differentiation phase; 3, 4. Petal differentiation phase; 5. Cephalophorun differentiation phase; 6 - 9. Cephalophorun differentiation phase and androgynaris  
V: Vegetativecone; SE: Sepal; PE: Petal; ST: Stamen; C: Capellary primordial;  
CE: Cephalophorun; S: Seed bud Bar=100  $\mu\text{m}$ .

### 3 讨论

从研究结果来看, 莲重瓣品种‘友谊牡丹莲’的花芽分化过程与已有报道的单瓣品种花芽分化过程基本一致, 花芽分化包括分化起始期、萼片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊与花托向上发育期 (陈维培等, 1982a, 1982b)。单瓣和重瓣品种的正常心皮是一个未曾特化的心皮, 无花柱, 上端未完全封闭, 雌蕊具有独特的子房沟和乳头状突起的顶生柱头, 且近乎轮生, 具有独特的倒圆锥

形花托,多数离生的心皮包埋在其中,由花托组织分隔开来,这与前人的观察结果基本相同 (Lyon, 1901; Gupta & Ahluwalia, 1977)。但重台品种‘红台莲’的花芽分化过程与单瓣和重瓣品种有明显区别,可分为分化起始期、萼片分化期、花瓣分化期和花托向上发育期。其花芽分化的前3个时期与单瓣和重瓣品种相同,但雄蕊原基发育异常,不进一步分化为雄蕊而是发育为花瓣,与雄蕊原基相似,心皮原基形成后也未进一步发育成雌蕊,而是转化为不规则的花瓣。与单瓣和重瓣品种不同,重台品种‘红台莲’未发现大小孢子体的产生和发育,其雌雄蕊均瓣化为花瓣,缺少性细胞分化阶段。

与牡丹和芍药的台阁花型不同,莲重台品种的“花上花”结构较单一,仅由花瓣组成,未发现花萼和雄蕊等器官。但上方花的来源与牡丹和芍药相同,均由心皮转化而来 (廉永善等, 2004)。黄国振 (1983a, 1983b) 认为与其它花卉如梅花、牡丹、山茶花一样,莲的重瓣化是由于雄蕊、雌蕊、花托及心皮不同程度瓣化的结果,重瓣化可能与某些染色体结构发生突变有关。然而,重台产生机理是否与重瓣化产生机理相同,尚缺乏深入研究。

## References

- Chen Weipei, Zhang Sirmei, Yan Su-zhen 1982a During flower bud differentiation processes in *Nelumbo nucifera*. Nanjing Normal University, 4: 76 - 80. (in Chinese)
- 陈维培, 张四美, 严素珍. 1982a 莲的花部解剖和发育的初步研究. 南京师范学报, 4: 76 - 80.
- Chen Weipei, Zhang Sirmei, Yan Su-zhen 1982b Capel development in *Nelumbo nucifera*. Acta Botanica Sinica, 24 (2): 186 - 190. (in Chinese)
- 陈维培, 张四美, 严素珍. 1982b 莲的心皮发育. 植物学报, 24 (2): 186 - 190.
- Gupta S C, Ahluwalia R. 1977. The capel of *Nelumbo nucifera*. Phytomorphology, 27: 274 - 282
- Huang Guo-zhen 1983a A preliminary study of perianth multiplization and their hereditary basis in lotus Wuhan Botanical Research, (2): 139 - 142. (in Chinese)
- 黄国振. 1983a 莲的重瓣化及其遗传基础的初步探讨. 武汉植物学研究, (2): 139 - 142.
- Huang Guo-zhen 1983b The relativity between flower doubling and karyotype variation of the lotus Wuhan Botanical Research, 2: 11 - 20. (in Chinese)
- 黄国振. 1983b 莲的重瓣化与染色体组型变异的相关性. 武汉植物学研究, 2: 11 - 20.
- Lian Yong-shan, Zhao Min-gui, Chen Yi-ping, An Li-zhe, Chen De-zhong 2004. The origin of the higher-flower of the proliferation flower in *Paeonia suffruticosa* and *P. lactiflora*. Journal of Lanzhou University: Natural Sciences Edition, 40 (6): 72 - 77. (in Chinese)
- 廉永善, 赵敏桂, 陈怡平, 安黎哲, 陈德忠. 2004. 牡丹和芍药台阁花中上方花的来源. 兰州大学学报: 自然科学版, 40 (6): 72 - 77.
- Lindley J. 1833. *Nixes plantanum*. London: Ridway et Filine
- Lyon H L. 1901. Observations on the embryogeny of *Nelumbo*. Minn Boy Stud, 2: 643 - 655.
- Virginia H, Edward D L, Schneider, Sherwin C. 2000. Floral development of *Nelumbo nucifera*. Int J Plant Sci, 161 (6 Suppl): S183 - S191.
- Wang Qi-chao, Zhang Xing-yan 1998. Classification of lotus cultivars according to the dual classification system for ornamental plants. Journal of Beijing Forestry University, 20 (2): 33 - 37. (in Chinese)
- 王其超, 张行言. 1998. 二元分类法在莲品种分类中的应用. 北京林业大学学报, 20 (2): 33 - 37.
- Wang Qi-chao, Zhang Xing-yan 2004. Lotus cultivars. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 王其超, 张行言. 2004. 中国莲品种图志. 北京: 中国林业出版社.
- Wang Xi-qing 1956. A preliminary study of the vegetative form of lotus bud and the structure. Plant Journal, 5 (4): 425 - 438. (in Chinese)
- 王希庆. 1956. 莲的营养体形态及芽的结构初步研究. 植物学报, 5 (4): 425 - 438.
- Wang Xi-qing 1966. The structure of the gem and bud scales of nature in lotus. Plant Journal, 14 (2): 126 - 133. (in Chinese)
- 王希庆. 1966. 莲的胚芽的结构及其芽鳞的性质. 植物学报, 14 (2): 126 - 133.