

菊科植物成花诱导及开花的研究进展

曾凡力, 于丽杰, 白 琰, 林乐彤

(哈尔滨师范大学生命与环境科学学院生物学系, 哈尔滨 150025)

摘要: 成花诱导和开花是显花植物发育中最为关键的阶段, 对影响菊科植物成花诱导和开花的许多相关因素, 如外植体的选择、光照和温度, 以及 6-BA、NAA、乙烯等植物生长调节物质等的研究进展作了重点评述。

关键词: 菊科; 成花诱导; 开花

中图分类号: S949.783.5

文献标识码: A

文章编号: 1002-2767(2008)01-0109-02

Research Advances on Inflorescence Induction and Flowering of Composite

ZENG Fan-li, YU Li-jie, BAI Yan, LIN Le-tong

(Life and Environment Science College, Harbin Normal University, Harbin 150025)

Abstract: Inflorescence induction and flowering are the most critical stages of anthophyt. It focused the discussion on the advances of selection of explants, light, temperature and 6-BA, NAA, ethylene, which affecting inflorescence induction and flowering of Composite.

Key words: Composite; inflorescence induction; flowering

花芽分化和开花是一个十分复杂的形态建成过程, 是植物体内各种因素相互作用, 相互协调以及外界环境共同作用的结果。至今为止植物花芽分化和开花机理仍不清楚, 是生命科学的一项重大研究课题。成花诱导是通过控制培养条件和调节外源物质, 研究外部因子对植株花芽分化的影响。诱导处于营养生长期的植物成花, 对揭示植物成花的分子机制有重要意义。传统上是利用田间试验进行探究, 而自 1946 年罗士韦在对菟丝子茎尖培养时发现花器官形成后, 植物组织培养逐渐被广泛用于植物的成花诱导。

目前, 从已发表的研究论文来看, 离体条件下诱导开花的植物已有约 35 个科, 100 多个种, 其中以花卉研究得最多^[1-2]。菊科植物作为一种重要的花卉, 成花诱导研究相对较多, 进展比较迅速。研究菊科植物的开花过程, 从而明确其调控机制, 在理论及应用上具有重要意义, 为最终阐明植物成花决定机制提供重要支持。

1 诱导菊科植物成花的影响因子

1.1 实验外植体的选择

离体条件花芽诱导过程中, 外植体的选择十分重要, 不同的外植体其生理状态不同, 分化花芽的能力就不同, 有研究表明越靠近花器官, 分化花芽的能力就越强^[3], 这种能力的表达受外源激素或生长调节物质的调控, 其表现不同。已报道的能被诱导花芽分化的菊科植物主要有红花 (*Carthamus tinctorius*), 茼蒿 (*Chrysanthemum spatiosum*), 菊苣 (*Cichorium intybus*), 毛还阳参 (*Crepis capillaris*), 菊花 (*Dendranthema morifolium*), 天人菊 (*Gaillardia pulchella*), 向日葵 (*Helianthus annuus*), 多花山柳菊 (*Hieracium floribundum*), 二色金光菊 (*Rudbeckia bicolor*), 苍耳 (*Xanthium strumarium*), *Xanthium pensylvanicum*, *Cichorium pensylvanicum*^[4], 大花异果菊 (*Dimorphotheca aurantiaca*)^[2], 万寿菊 (*Tagetes erecta*)^[3], 青蒿 (*Artemisia carvifolia*)^[4], 翠菊 (*Callistephus chinensis*)^[3] 等; 而形成花芽的外植体类型主要有: 愈伤组织、子叶、叶片、花芽、芽、根、花轴、花梗、茎段、花托、下胚轴、薄层纤维块等。外植体的不同, 对诱导开花的影响有很大差异。如用离体培养的菊苣 (*Cichorium intybus* L.) 生根 100 d 以后的根作外植体, 可以不经

收稿日期: 2007-06-19

基金项目: 哈尔滨师范大学大学生科技创新基金资助项目 (2006038)

第一作者简介: 曾凡力 (1985-), 男, 湖南衡阳市人, 学士, 从事植物分子生物学研究。E-mail: fanzil.9.8.5@163.com。

通讯作者: 于丽杰, 教授, 博士, 从事植物分子生物学研究, 黑龙江省青年专家。E-mail: Yulijie1961@126.com。

过低温处理就能开花;而用 100 d 以前的根作外植体,要经过 4 周左右春化作用才能诱导开花^[6]。

在离体条件成花诱导中,一般是将外植体诱导分化长成一段完整植株后进行成花诱导,这样就掩盖了诱导条件的作用。但有诱导菊科植物外植体直接分化成花芽的报道,如用红花的子叶,毛还阳参的叶片,菊花的花托, *Cichorium* sp 的薄层细胞块作外植体直接诱导成花芽^[1]。这些实验能比较充分地证明诱导条件对花芽分化存在影响,也有报道翠菊试管开花伴随根的诱导。这些证明,离体培养的植物并不需要长成一棵完整的植株才能开花。

1.2 光照和温度

植物花芽分化和开花是一个受内因和外部的环境共同调控的复杂程序。环境信号特别是光照和温度影响许多植物花的形成与发育,而在菊科植物中,大部分是具有光周期现象且需要春化的。光照的影响包括光照强度、周期、光质等。菊花是典型的短日植物,其感应主要集中在上位叶片,而且菊花的日长反应只作用于附近的茎尖,存在开花类物质传递现象,光照强度和光质也明显影响菊科植物的光周期开花反应。在一定的光周期和温度下随着光照强度的增加,青蒿开花诱导率随之增加^[4]。蓝光光质利于菊花茎叶生长和侧枝产生,使其花期提前^[7]。

早在 1918 年, Gassner 就对温度影响作物开花进行了研究。在低温下,花原基并无分化,只是将植物转移到有利于生长的较高温度下,花原基或花序原基才有发生,证明低温具诱导性。而不同菊科植物对温度的诱导感知差异极大,且通过春化的时期不一,如花园菊等需长到一定大小营养体以后方能感受低温;许多菊科植物如茼蒿为兼性需低温植物,不经低温也能开花;而许多种在花芽分化中,对温度还有其他特殊要求。如:夜间温度(一般低于 10℃)会延迟菊花的成花^[8];深秋和初冬,气温使菊花脚芽莲座状生长,经一段时间的低温又能恢复正常生活性。

虽然关于温度及光照诱导植物开花的报道很多,但是大量实验表明,一定外界条件影响下其效果是可被消除或逆转的。温度对成花的影响可被其他因子所替代,如万寿菊高温下,仅在短日照下开花;12~13℃条件下,仅在长日照下开花。虽然光周期和温度对菊科植物成花有重要的影响,但可能还不是成花决定的主导因子。

1.3 植物生长调节物质及营养

植物生长调节物质现已广泛应用于花卉组织培养及花卉生产中的成花诱导和开花调控。主要有生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、乙烯、脱落酸、B9、PP333 等等,其中植物激素是开花的一个关键

因子。在组织培养中常用生长素类和细胞分裂素类,以一定浓度配合,另外添加其它植物生长调节物质共同作用诱导植物花芽分化。在田间用小苗进行开花实验,常喷洒一定浓度的外源激素以期植株花芽分化或促成开花。用万寿菊带子房的小花在附加 IAA 1 mg·L⁻¹和 Zearin 1 mg·L⁻¹的 MS 培养基中分化出不定芽,再转移到无激素的 MS 培养基中,不定芽长成 4~5 个节的小苗后,开始出现花蕾^[3]。以茎段作外植体在附加 0.05~0.1 mg·L⁻¹BA 以及多效唑 0.2~1.0 mg·L⁻¹MS 培养基中,观察到花芽。离体培养讨论外源激素对成花诱导的影响很多,但许多实验均未设计单因子影响,不能直接证明外源激素的作用。

叶向斌等在用 NAA, NAA+IAA 处理菊花延迟花期时发现 NAA 与 IAA 组合处理效率比 NAA 单独喷施效果好^[9]。证明 IAA 等生长素在短日照下能大幅度抑制菊花开花。Aribaud 等研究发现菊花花芽创始时多胺含量增加^[10]。而乙烯、B9、PP333 对菊花开花都有抑制作用^[11-12]。

营养水平及其配比能影响成花。Ichmura K 等研究发现菊花花芽发育过程中,一种糖类化合物含量增加^[13]。在菊花等栽培中也常将一部分花蕾疏去,以便养分集中,使花朵增大。但高含量的碳水化合物未必导致成花,它并不是成花的唯一决定因子,还受其它因素的影响。C/N 学说还存在一定缺陷,没有触及到成花的实质。

综合相关研究,目前都广泛认同花原基或花序原基的发生与植物体内的激素有重要关系,但有关成花素的形成,运转机理至今未明。花芽分化必须具备组织分化基础,物质和一定的外界条件,也就是说,花芽分化是在内外条件综合作用下产生的,而物质基础是首要因素,激素和一定的外界环境因子则是重要条件。

2 问题与展望

目前,在相关研究中存在着许多问题,比如成花诱导、成花决定、开花、花芽分化等概念没有一致的意见,广义和狭义的法存在一定问题。并且植物开花过程实验的影响因素特别多,且多因素间有干涉,实验设计也存在不少问题。另外用组织培养的手段进行研究本身还受许多条件影响,各实验室及操作的差异都会给实验带来误差,加之论文撰写过于简单,导致实验可重复性低,给科学分析和全面综述带来麻烦。

显花植物开花机制的研究是生命科学现阶段的重点课题。花芽分化和开花是一个相当复杂的程序,不仅受其内部各种因素的共同影响,而且受到外

(下转 121 页)

表 1 丰禾 2 号 2001 ~2002 年黑龙江省玉米区域试验结果

试验点	2001 年			2002 年		
	产量/ $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$	增减产/ $\%$	显著性	产量/ $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$	增减产/ $\%$	显著性
宁安市种子公司				8958. 3	1. 44	显著
巴彦县种子公司	7388. 6	1. 0	显著	8273. 3	6. 3	显著
望奎县种子管理站	冰雹			9788. 5. 0	— 6	
绥化北林区种子公司	8765. 0	11. 0	显著	10110	11. 3	显著
林甸县种子管理站	7480	8. 4	显著	8561. 54	— 11. 3	
明水县种子管理站	11710	18. 6	显著	10104. 52	1. 44	显著

产量 8 664. 85 $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$, 比对照品种东农 250 增产 8. 34%, 列 6 个参试品种第 3 位。

表 2 丰禾 2 号 2005 年黑龙江省玉米生产试验结果

年份	试验点	产量 / $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$	增减产/ $\%$	显著性
2003	宁安市种子公司	9505. 2	12. 2	显著
	望奎县种子管理站	9250. 0	10. 1	显著
	绥化北林区种子公司	7950. 0	5. 2	显著
	明水县种子公司	9615. 4	5. 6	显著
	巴彦县种子公司	6901. 9	8. 6	显著
平均		8644. 5	8. 3	

4 适宜种植区域及栽培技术要点

4. 1 适宜种植区域

丰禾 2 号适宜黑龙江省第二积温带及第三积温带上限区种植。

4. 2 选地及施肥

选用中等以上肥力地块, 秋翻秋起垄。基肥以有机肥为主, 10 ~ 15 $\text{t}^{\circ}\text{hm}^{-2}$ 。同时施入磷酸二铵 250 $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$, 尿素 75 $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$ 。拔节至孕穗期追

施尿素 300 $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$ 。

4. 3 种植密度

在中等肥力地块, 保苗株数 4. 2 万 ~ 4. 3 万株 $\cdot\text{hm}^{-2}$, 地力脊薄及管理粗放地适宜稀植。

4. 4 病虫害防治

要注意防治地下害虫以保证出全苗, 同时病害高发年份应注意玉米丝黑穗病和叶部病害的防治。

5 制种技术要点

选择积温 2 800 $^{\circ}\text{C}$ 以上地区制种, 土质肥沃、空间隔离距离 500 m 以上地块, 确保种子质量。制种父母本行比为 1 : 6 为佳, 地膜覆盖, 父母同期播种。保苗株数 6 万 ~ 7 万株 $\cdot\text{hm}^{-2}$ 。父本留大、中、小三类苗。抽雄前严格去掉杂株、劣株、优势株及非典型株。母本应及时带 1 ~ 2 片叶去雄, 不留残枝。雄穗带出田间埋掉。分收分晒, 严格挑出杂穗、烂穗, 饱满度差的穗。正常条件下制种产量 4 500 ~ 5 250 $\text{kg}^{\circ}\text{hm}^{-2}$ 。

(上接 110 页)

界各因素的调控。人们在这个问题的研究上花了近一个世纪的时间, 虽产生许多重大突破, 但仍然未能完美地揭示植物的开花机理, 仍需进一步积累大量资料, 总结信息, 分析研究。而植物成花在各科属之间甚至品种间都存在差异, 因此分析和整理各科植物成花研究资料是非常必要的。

研究菊科植物成花诱导以及开花过程, 阐明其调控过程在理论上最终揭示这些特殊过程的机制, 能为植物开花研究提供大量资料, 在实际生产中能指导花卉生产。

参考文献:

[1] 陈永宁. 试管开花植物名录(初编)[J]. 植物生理学通讯, 1990 (4): 71-76.
[2] 陈永宁. 试管开花植物名录(续编)[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 318-320.
[3] 陈永宁, 李文安. 几种植物在离体培养条件下的花芽分化[J]. 科学通报, 1992(4): 363-365.
[4] 耿颀, 叶和春, 李国凤, 等. 青蒿试管开花及用花器官为外植体诱导丛生芽生产青蒿素[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(3): 201-206.
[5] 滕发军, 陈发棣. 翠菊的组织培养[J]. 植物生理学通讯, 2003,

39(3): 227.
[6] Demeulemeester MAG de Proft M P. In vivo and in vitro flowering response of chicory (*Cichorium intybus* L.) influence of plant age and vernalization[J]. Plant Cell Reports, 1999 18: 781-795
[7] 魏胜林, 王家保, 李春保. 蓝光和红光对菊花生长和开花的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25(2): 203-264.
[8] Karlsson M G, McIntyre H. Evaluation of low temperature flower formation in Chrysanthemum using several microscopy techniques[J]. Acta Horticulture, 1990, 272: 273-277.
[9] 叶向斌, 张晓风, 谭光营, NAA 和 IBA 对菊花生长发育和花期的影响[J]. 北京农学院学报, 1998, 13(4): 24-29.
[10] Aribaud M, Martin Tanguy J. Polymine metabolism floral initiation and floral development in Chrysanthemum[J]. Plant Growth regulation, 1994, 15: 123-125.
[11] 魏胜林, 刘世好, 王家保, 等. PP- (333) 对菊花生长开花及褐斑病抗性的影响[J]. 安徽农业大学学报(自然科学版), 2001, 28(4): 409-412.
[12] 杨秀坚, 龚蓁. B9 对菊花观赏性状及其有关特性的影响[J]. 湛江师范学院学报, 2000 21(1): 30-32.
[13] Ichmura K, Kohata K, Yamaguchi. Identification of L-inositol and soy lilitol and their distribution in various organ in chrysanthemum, Bioscience[J]. Biotechnology and Biochemistry, 2000, 64(4): 865-868.