

大蒜花芽分化进程及其解剖结构和形态特征变化

吴泽秀^{1,2}, 蒋芳玲^{1,2}, 刘 敏^{1,2}, 邢晓东^{1,2}, 付存念^{1,2}, 吴 震^{1,2,①}

(1. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 2. 农业部华东地区园艺作物生物学与种质创新重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要: 为明确大蒜(*Allium sativum* Linn.)的花芽分化进程,以不同特性的品种‘二水早’(‘Ershuizao’)、‘太仓白’(‘Taicangbai’)、‘徐州白’(‘Xuzhoubai’)和‘美国大蒜’(‘American garlic’)为材料,采用石蜡切片技术对分化过程中花芽纵切面的解剖结构进行了研究,并观察了花芽形态特征变化,据此对花芽分化期进行划分,并比较了不同品种间花芽分化时间的差异。结果表明:依据花芽解剖结构的差异和形态特征变化,可将大蒜花芽分化过程划分为未分化期、总苞和花序原基分化期、小花原基分化期(包括小花原基、苞片和珠蒜原基分化)以及花器官原基分化期(包括花被片、雄蕊和雌蕊原基分化)4个时期,后3个时期共同构成花序形成期;在总苞和花序原基分化期,茎尖生长点形态开始改变,可作为大蒜花芽开始分化的指征。品种‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’花芽分化各时期的解剖结构与形态特征基本一致,而品种‘美国大蒜’在小花原基分化期不分化苞片和珠蒜,故其小花原基分化期的解剖结构和形态特征与另3个品种略有不同。根据苞片和珠蒜的有无,可将供试4个品种的花序分为2类:一类花序中包含异常小花以及珠蒜和苞片,小花随珠蒜膨大而枯萎退化,导致无法正常开花,具有该类花序的为‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’3个不开花品种;另一类花序中有小花但无珠蒜,小花可正常开花,具有该类花序的为开花品种‘美国大蒜’。田间自然条件下,品种‘二水早’花芽分化最早,而品种‘徐州白’花芽分化最晚;品种‘二水早’花芽分化持续时间最短(仅53 d),另3个品种的花芽分化持续时间在60 d以上;在花芽分化期间,以总苞和花序原基分化期历时最短(9~11 d),花器官原基分化期历时最长(31~37 d),表明不同大蒜品种花芽分化开始日期和分化持续时间存在差异,早熟品种花芽分化早于晚熟品种。

关键词: 大蒜; 花芽分化过程; 花芽解剖结构; 花芽形态特征

中图分类号: Q944; S633.4 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2019)01-0025-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2019.01.04

The flower bud differentiation process of *Allium sativum* and its anatomical structure and morphological characteristics changes WU Zexiu^{1,2}, JIANG Fangling^{1,2}, LIU Min^{1,2}, XING Xiaodong^{1,2}, FU Cunlian^{1,2}, WU Zhen^{1,2,①} (1. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Key Laboratory of Biology and Germplasm Enhancement of Horticultural Crops in East China, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2019, 28(1): 25-33

Abstract: To figure out the flower bud differentiation process of *Allium sativum* Linn., cultivar ‘Ershuizao’, ‘Taicangbai’, ‘Xuzhoubai’, and ‘American garlic’ with different characteristics were used as materials to study the anatomical structure of longitudinal section of flower bud during the differentiation process by using paraffin section technique, and to observe the change of morphological characteristics of flower bud. According to this, the flower bud differentiation stage was divided, and differences in differentiation time of flower bud among different cultivars were compared. The results show that the flower bud differentiation process can be divided into four stages of undifferentiation stage, spathe and inflorescence primordium differentiation stage, small flower primordium differentiation stage (including small flower primordium, bract and topset primordium differentiation), and flower organ

收稿日期: 2018-05-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31372056)

作者简介: 吴泽秀(1992—),女,安徽天长人,硕士研究生,主要从事蔬菜生理生态研究。

①通信作者 E-mail: zpxxy@163.com

primordium differentiation stage (including tepal, stamen and pistil primordium differentiation) according to the difference in anatomical structure and the change of morphological characteristics of flower bud, and the latter three stages constitute together the inflorescence formation stage; morphology of shoot tip growth point begins to change at spathe and inflorescence primordium differentiation stage, and this can be used as the indication of differentiation initiation of flower bud of *A. sativum*. Anatomical structure and morphological characteristics of cultivar ‘Ershuizao’, ‘Taicangbai’, and ‘Xuzhoubai’ are basically identical at each stage, while cultivar ‘American garlic’ cannot differentiate bract and topset at small flower primordium differentiation stage, therefore its anatomical structure and morphological characteristics at small flower primordium differentiation stage are slightly different from other three cultivars. Inflorescence of four cultivars tested can be divided into two categories according to with or without bract and topset. One category of inflorescence contains abnormal small flower, bract and topset, and small flower perishes with the enlargement of topset, leading to failure of normal flowering, three unflowering cultivars of ‘Ershuizao’, ‘Taicangbai’, and ‘Xuzhoubai’ belong to this category. The other category of inflorescence contains small flower but without topset, and small flower can flower normally, flowering cultivar ‘American garlic’ belongs to this category. Under natural field condition, flower bud differentiation of cultivar ‘Ershuizao’ is the earliest, while that of cultivar ‘Xuzhoubai’ is the latest; duration of flower bud differentiation of cultivar ‘Ershuizao’ is the shortest (only 53 d), while that of other three cultivars is longer than 60 d; during flower bud differentiation process, duration of spathe and inflorescence primordium differentiation stage is the shortest (9–11 d), and that of flower organ primordium differentiation stage is the longest (31–37 d), indicating that there are differences in initiation time of flower bud differentiation and duration of differentiation among different cultivars of *A. sativum*, and the flower bud differentiation of early-maturing cultivar is earlier than that of late-maturing cultivar.

Key words: *Allium sativum* Linn.; flower bud differentiation process; anatomical structure of flower bud; morphological characteristics of flower bud

大蒜 (*Allium sativum* Linn.) 隶属于百合科 (Liliaceae) 葱属 (*Allium* Linn.), 为二年生草本植物, 栽培广泛^[1-2]。中国的大蒜种植面积和产量居世界首位, 是重要的出口创汇蔬菜^[3-4], 但受栽培季节的严格限制, 新鲜蒜头和蒜薹很难实现周年供应^[5-6]。目前实际生产中所用的大蒜品种多数不能结实, 可能与花芽分化及花器官发育不完全相关^[7]。花芽分化是大蒜抽薹开花的基础^{[8]13}, 直接影响蒜薹、珠蒜 (气生鳞茎) 及种子的形成和发育, 从而影响蒜薹产量以及大蒜育性; 此外, 花芽分化也是大蒜生长发育的关键时期, 在生产上可根据需求对花芽分化过程进行调控, 大蒜的薹用型品种、瓣用型品种以及薹瓣兼用型品种的花芽分化过程存在差异。因此, 明确大蒜花芽分化进程及其解剖结构和形态特征, 不仅有助于揭示大蒜花芽分化机制和珠蒜的形成过程, 对栽培过程中大蒜抽薹开花的调控也具有重要的指导意义。

迄今为止, 国内外研究者已对大蒜花芽分化过程中花芽的解剖结构或形态特征进行了研究。远彤等^[9]从植物解剖学和细胞组织学角度观察了大蒜品种‘苍山’ (‘Cangshan’) 花序及花的发育过程; Kamenetsky 等^[10]利用扫描电镜观察了大蒜花的发育

过程, 发现当花序直径达 2~3 mm 后, 小花各花部原基开始分化; 郭菊叶^{[8]21-28}对薹用大蒜品种茎尖和蒜薹的发育过程进行了观察, 将大蒜茎端生长点发育进程划分为 4 个时期。由于研究品种、技术手段以及栽培环境等方面存在差异, 不同研究者划分的大蒜花芽分化时期不完全一致^{[8]21, [9, 11-13]}, 影响了对大蒜花芽分化进程及特性的准确判断; 加之涉及的大蒜品种比较单一, 研究结果缺乏代表性。

鉴于此, 作者以 4 个不同特性的大蒜品种为供试材料, 采用石蜡切片技术对花芽分化过程中花芽纵切面解剖结构的变化进行研究, 并对分化过程中的花芽形态特征变化进行观察, 对比分析了不同大蒜品种花芽分化时期及分化特征的异同, 旨在明确大蒜花芽分化的整体进程, 为进一步探讨大蒜花芽的发育机制及大蒜抽薹开花的栽培调控提供基础研究资料。

1 材料和方法

1.1 材料

选取 4 个不同特性的大蒜品种供试, 包括早熟薹用品种‘二水早’ (‘Ershuizao’)、中熟薹瓣兼用品种

‘太仓白’(‘Taicangbai’)、晚熟瓣用品种‘徐州白’(‘Xuzhoubai’)和晚熟抽薹品种‘美国大蒜’(‘American garlic’),其中,‘美国大蒜’为开花品种,其他3个品种为不开花品种。

挑选大小基本一致、健康无伤的蒜瓣,用质量分数2%NaClO溶液消毒后,于2016年10月6日种植于南京农业大学牌楼教学科研基地的塑料大棚内,覆土后铺上地膜;采取常规栽培管理措施,并定期观察其生长状况。

1.2 方法

1.2.1 花芽形态和解剖结构观察 播种1个月后,当大蒜长至2或3枚叶时,每隔10 d取样1次;当大蒜长至4或5枚叶时,正常取样周期为每隔5 d取样1次,但因不同品种发育程度差异以及天气等原因,某些时期取样周期推迟或提前1 d,即每隔4~6 d取样1次,直至叶片不再抽生、蒜薹总苞叶尖刚露出叶鞘为止。

每次取样时各品种均挖取生长正常的样株10株,清洗干净后供试。取其中的6株样株,在Leica M165 FC 荧光体式显微镜(德国Leica公司)下进行实体解剖,观察各品种花芽生长点的分化状态并拍照记录。另外4株样株剥去外层幼叶后切取长度约0.5 cm的茎尖,立即放入FAA固定液[V(乙醇):V(乙酸):V(甲醛)=90:5:5,其中,乙醇体积分数为70%]中,用真空泵进行抽气处理并固定24 h,用于石蜡切片制片。

石蜡切片的制作参照郭菊叶^{[8]22-23}的方法并稍加修改。经FAA固定液处理的茎尖依次用体积分数30%、50%、70%、85%、95%和100%乙醇逐级脱水,二甲苯透明,石蜡包埋;用Leica DM2016 切片机(德国Leica公司)连续纵切,切片厚度8 μm;用质量分数0.1%甲苯胺蓝染色,中性树胶封片;用Leica DM6 B 正置荧光显微镜(德国Leica公司)观察各品种花芽纵切面解剖结构并拍照记录。

1.2.2 花序形态及花发育特征观察 待各品种植株抽薹后,分别采集蒜薹各10支,剥去总苞后取花序轴,用Leica M165 FC 荧光体式显微镜观察花序形态及花发育特征并拍照记录。

1.2.3 花芽分化各时期起止日期及持续时间的确定 以分化率达到样本量60%作为该时期的分化始期,以下一时期分化始期的前一天作为该时期的分化终期,分化始期与分化终期间隔的天数即为该时期

的持续时间。

2 结果和分析

2.1 花芽分化时期及各时期解剖结构和形态特征的比较

2.1.1 花芽分化时期 依据大蒜品种‘二水早’、‘太仓白’、‘徐州白’和‘美国大蒜’花芽分化过程中花芽的解剖结构差异和形态特征变化,可将大蒜花芽分化过程划分为未分化期、总苞和花序原基分化期、小花原基分化期(包括小花原基、苞片和珠蒜原基分化)以及花器官原基分化期(包括花被片、雄蕊和雌蕊原基分化),其中后3个时期共同构成花序形成期,即从花芽分化开始到花序上所有小花的花器官均分化完成的时期。

在供试4个品种中,品种‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’分化各时期的花芽解剖结构与形态特征基本一致;而品种‘美国大蒜’因花芽分化过程中不形成苞片和珠蒜,故其小花原基分化期的解剖结构和形态特征与其他3个供试品种略有不同,但其他时期特征基本一致。

2.1.2 各时期解剖结构和形态特征 以不开花品种‘二水早’和开花品种‘美国大蒜’花芽分化时期的花芽解剖结构(图版I)和形态特征(图版II)为例,对供试大蒜品种花芽分化过程中花芽解剖结构和形态特征变化过程进行描述,结果如下:

2.1.2.1 未分化期 指从大蒜出苗至花芽分化开始之前的时期,此时期花芽分化尚未开始,从整个生长发育过程看,这一阶段属于营养生长期,该时期品种‘二水早’和‘美国大蒜’的花芽解剖结构和形态特征基本一致。该时期营养生长锥纵切面呈半圆形,表面光滑整齐,具有典型的原套-原体结构;其内细胞排列整齐致密、分裂旺盛,两侧陆续突起形成叶原基;随细胞的不断分裂,每个叶原基发育成完全封闭的环状结构(图版I-1,10)。生长锥顶部呈半球形,表面较光滑,两侧为陆续分化出的互生幼叶,被外部先形成的老叶所包裹(图版II-1,11)。

2.1.2.2 总苞和花序原基分化期 营养生长结束后,茎尖分生组织不再分化叶原基,而是分化出1个带有缺刻且基部膨大的总苞原基(图版I-2,11;图版II-2,12);总苞原基不断发育并包被中央生长点,蒜薹薹身提高,基部膨大,形成染色较深的生殖生长

锥,进而发育为花序原基(图版 I-2,11;图版 II-3,13),因而,该时期可称为总苞和花序原基分化期。剥除总苞后,可见中央生长点表面积不断增大,半球形的营养生长锥转变成基部加宽、表面有沟槽的生殖生长锥(图版 II-3,13),形成花序的雏形,标志着花芽分化的开始。该时期品种‘二水早’和‘美国大蒜’的花芽解剖结构和形态特征基本一致。

2.1.2.3 小花原基分化期 花序原基形成后,花序轴上出现许多球形突起,即为小花的花原基(图版 II-4,14)。起初,半圆形的顶端分生组织区域先产生1个三角形的顶花原基(图版 I-3,12),顶花原基细胞分裂旺盛,最终形成1个棒状结构(图版 I-4,13);接着,围绕顶花原基产生3个分生组织区域,分生组织细胞不断分裂,使分生组织体积增加,细胞明显变小且染色加深(图版 I-5,14)。随后,这些分生组织继续分化,使花原基数量增加(图版 I-6,15)。而从形态上看,花序上小花原基的分化水平存在差异,有的为刚形成的小突起,有的纵向伸长准备开始花器官原基的分化(图版 II-5,15)。

该时期品种‘二水早’和‘美国大蒜’的花芽解剖结构和形态特征存在差异。品种‘美国大蒜’仅存在小花原基的分化(图版 I-15;图版 II-14,15),而品种‘二水早’在小花原基分化的过程中还伴随苞片和珠蒜原基的分化(图版 I-7;图版 II-4,5)。在品种‘二水早’的小花原基形成后,其基部下方形形成条状苞片原基,苞片原基迅速生长,其内细胞排列疏松(图版 I-7),最终形成膜质化苞片并充满整个总苞(图版 II-7);剥除苞片后可见苞片腋部还着生数个透明的营养芽原基,最终膨大发育成珠蒜(图版 II-5,8)。此外,品种‘二水早’和‘太仓白’在总苞叶尖伸出叶鞘(即将抽薹)时形成珠蒜,而品种‘徐州白’则在总苞完全露出叶鞘(抽薹)时形成珠蒜。

2.1.2.4 花器官原基分化期 小花原基形成后,其表层和内部细胞不断分裂,使花原基顶端呈扁平状并加宽,开始花器官原基的分化(图版 I-8,9,16~18)。起初,小花原基顶部先依次分化出3枚扁圆形的外轮花被片原基和3枚球形外轮雄蕊原基;接着,在外轮花被片原基之间又依次产生3枚内轮花被片原基和3枚内轮雄蕊原基,且雄蕊原基比花被片原基明显大而圆润饱满(图版 II-6,16)。雄蕊原基分化后,小花原基中央出现凹陷,开始分化出雌蕊原基(图版 I-18;图版 II-6,16)。雌蕊和雄蕊原基进一

步分化发育成相应的雌蕊和雄蕊。该时期品种‘二水早’和‘美国大蒜’的花芽解剖结构和形态特征基本一致。

2.1.3 花序形态及花发育特征比较 花序上所有小花的花器官均分化完成后,总苞完全伸出叶鞘,并随蒜薹不断伸长以及花序逐渐成熟,总苞内的花芽快速生长,最终形成一朵朵完整的小花,至此大蒜整个花序完全形成。剥除总苞后,品种‘美国大蒜’花序轴上全是小花(图版 II-17,18),而‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’3个品种的花序轴上除了小花外还有大量白色珠蒜和苞片(图版 II-7,8)。

根据花序轴上苞片和珠蒜的有无,可将供试4个大蒜品种的花序分为2类:一类花序中有小花和珠蒜(图版 II-9),抽薹后形成异常小花,珠蒜生长迅速并很快充满整个花序,且随珠蒜膨大,苞片和小花逐渐枯萎退化,无法开花(图版 II-10),具有该类花序的为‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’3个不开花品种;另一类花序中有小花但无珠蒜(图版 II-19),抽薹后小花形态正常,形成伞形花序并可正常开花(图版 II-20),具有该类花序的为开花品种‘美国大蒜’。

2.2 花芽分化进程的日期和持续时间比较

虽然供试的4个大蒜品种花芽分化过程均可划分为上述4个时期,但不同品种进入各分化期的日期以及持续时间存在一定差异(表1)。

观察结果显示:在供试的4个大蒜品种中,品种‘二水早’花芽分化最早(从2017年2月12日开始分化),从出苗至花芽开始分化持续120 d;品种‘太仓白’和‘美国大蒜’花芽分化较晚(分别从2017年2月17日和2017年2月23日开始分化),从出苗至花芽开始分化分别持续125和131 d;品种‘徐州白’花芽分化最晚(从2017年3月4日开始分化),从出苗至花芽开始分化持续140 d。在整个花芽分化期间,总苞和花序原基分化期历时最短,花器官原基分化期历时最长,4个品种的总苞和花序原基分化期、小花原基分化期和花器官原基分化期分别持续9~11、9~21和31~37 d。4个品种中,品种‘二水早’花芽分化持续时间最短,仅为53 d;其他3个品种的花芽分化持续时间均在60 d以上。

通过比较发现,供试4个大蒜品种的未分化期持续时间均为花芽分化期持续时间的2倍以上,说明在大蒜的整个生长发育过程中营养生长期的持续时间更长。

表 1 4 个大蒜品种花芽分化各时期的起止日期和持续时间
Table 1 Beginning and ending dates duration of each stage of flower bud differentiation of four cultivars of *Allium sativum* Linn.

品种 ¹⁾ Cultivar ¹⁾	未分化期 Undifferentiation stage		总苞和花序原基分化期 Spathe and inflorescence primordium differentiation stage		小花原基分化期 Small flower primordium differentiation stage		花器官原基分化期 Flower organ primordium differentiation stage	
	日期 (CCYY-MM-DD) Date (CCYY-MM-DD)	<i>t</i> ²⁾	日期 (CCYY-MM-DD) Date (CCYY-MM-DD)	<i>t</i> ²⁾	日期 (CCYY-MM-DD) Date (CCYY-MM-DD)	<i>t</i> ²⁾	日期 (CCYY-MM-DD) Date (CCYY-MM-DD)	<i>t</i> ²⁾
1	2016-10-16/2017-02-11	119	2017-02-12/2017-02-22	11	2017-02-23/2017-03-03	9	2017-03-04/2017-04-05	33
2	2016-10-16/2017-02-16	124	2017-02-17/2017-02-27	11	2017-02-28/2017-03-14	15	2017-03-15/2017-04-20	37
3	2016-10-16/2017-03-03	139	2017-03-04/2017-03-14	11	2017-03-15/2017-04-04	21	2017-04-05/2017-05-05	31
4	2016-10-16/2017-02-22	130	2017-02-23/2017-03-03	9	2017-03-04/2017-03-20	17	2017-03-21/2017-04-25	36

¹⁾ 1: ‘二水早’ ‘Ershuizao’; 2: ‘太仓白’ ‘Taicangbai’; 3: ‘徐州白’ ‘Xuzhoubai’; 4: ‘美国大蒜’ ‘American garlic’.
²⁾ *t*: 持续时间 Duration (d).

3 讨论和结论

3.1 大蒜花芽分化进程的差异分析

目前,不同学者对大蒜花芽分化进程的划分结果存在一定差异。远彤等^[9]将大蒜花芽分化过程分为 2 个阶段,即花序原基的形成和分化以及花原基的分化(包括花被和雄蕊以及雌蕊的分化);孟振农等^[11]将大蒜茎尖发育过程分为营养生长期、成花转化期和花序发育期(包括花和珠芽的发生以及花序成熟) 3 个时期,但其对成花转化期的定义不够准确;Kamenetsky 等^[12]将大蒜花序形成过程分为顶端分生组织的转变期、花茎伸长期、花序形成期、花发育期和开花期 5 个时期,研究结果偏重于花序的发育进程;郭菊叶^{[8]21-28}认为,大蒜花芽分化期包括花原基分化、苞片分化、气生鳞茎(珠蒜)分化和花器官形成 4 个阶段;Neta 等^[13]将大蒜花序发育过程分为 6 个阶段,即营养分生组织产生叶原基、顶端分生组织的转变和花序分生组织的启动、花序分生组织上花原基的启动、单个小花与苞片和珠蒜的分化、花茎伸长和花分化完成以及配子形成和开花。这些研究多以植物生长发育角度为基点,对营养生长阶段与生殖发育阶段进行研究,且以个体发育阶段为划分标准,划分结果较为宽泛。本研究中,根据供试 4 个大蒜品种花芽解剖结构的差异和形态特征变化,将大蒜花芽分化过程划分为 4 个时期,即未分化期、总苞和花序原基分化期、小花原基分化期(包括小花原基、苞片和珠蒜原基分化)以及花器官原基分化期(包括花被片、雄蕊和雌蕊原基分化),与前人对大蒜花芽分化时期的划分结果不完全一致。本研究中,供试 4 个大蒜品种的营养生长锥均由原来的半球形,经过基部加

宽和伸长变成表面有沟槽的生殖生长锥,即总苞和花序原基形成时花芽开始分化,符合多数植物“花芽分化开始的标志为花芽体积的增大和花芽顶端形态的变化”的规律^[14]。供试‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’ 3 个大蒜品种在小花原基分化过程中还伴随着苞片和珠蒜原基的分化,而该时期品种‘美国大蒜’只分化出小花原基,说明苞片和珠蒜原基的分化因品种而异,并非是所有大蒜品种花芽分化的必经阶段,故将其归并为小花原基分化期更为合理。此外,供试 4 个大蒜品种的不同花器官原基分化存在重叠现象,以致无法准确划分具体分化时间,故将花被片、雄蕊和雌蕊原基的分化统称为花器官原基分化期;花器官原基分化期是在小花原基分化的基础上不同花器官原基开始分化的一个相对独立的时期,由于二者分化的先后顺序及形态和解剖特征不同,故划分为 2 个时期。

本研究对供试 4 个大蒜品种花芽分化进程的划分结果与宁云芬等^[14]对新铁炮百合 (*Lilium × formolongi* K. Wada)、王家艳^[15]对细叶百合 (*L. purnihun* Redouté) 等同科植物的花芽分化时期的划分结果基本一致,但本研究结果中没有划分出分化初期,而划分出总苞和花序原基分化期,该时期类似于百合科其他植物的花芽分化初期,说明同科植物可能具有类似的花芽分化过程。

此外,方玉强^[16]对甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) 花芽分化过程的划分结果与本研究结果也大致相同,二者的分化特征仅在花器官原基分化期存在一定差异。在花器官原基分化期,单子叶植物大蒜分化出花被片、雄蕊和雌蕊原基,最终形成伞形花序;而双子叶植物甘草则分化出萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊等原基,最终形成总状花序。推测导致这一结果的原因

可能与物种进化过程中单子叶植物和双子叶植物花器官形成相关基因的差异性表达有关。

3.2 不同大蒜品种间花芽分化过程的差异分析

植物花芽分化的时间进程不仅与品种特性有关,还与环境(地理-气候条件等)及栽培条件等因子密切相关^[17-18]。本研究中,供试4个大蒜品种的环境和栽培条件相同,但各品种进入花芽分化各时期的早晚及持续时间不同,其中,品种‘美国大蒜’和‘徐州白’花芽分化较晚且未分化期持续时间较长,这可能是由于二者为晚熟品种,需要为花芽分化的启动积累更多营养。另外,品种‘二水早’花芽分化进程比郭菊叶^{[8]26}的观察结果提前2周左右,这可能与栽培条件的差异有关,本研究将供试大蒜种植于塑料大棚内且覆盖地膜,而后者将大蒜种植于露天网室内。

在大蒜花芽分化阶段通常其外部形态也存在对应的变化。远彤等^[9]认为,大蒜在7叶1心时花序开始分化;Kamenetsky等^[10]发现,当花茎长达5~7 mm且分生组织直径超过0.5 mm时,花序开始分化。作者的观察结果表明:在供试4个大蒜品种的花芽开始分化后,总苞在假茎中均已形成,尽管未伸出假茎,但可以借助体视显微镜进行解剖观察并判断具体的分化阶段,因此,总苞的形成在一定程度上可作为大蒜花芽分化进程的外部形态指征。对于珠蒜分化的顺序,郭菊叶^{[8]25}认为珠蒜先于花器官分化或同时分化;但作者发现,珠蒜在花器官原基分化后出现,品种‘二水早’和‘太仓白’在总苞叶尖伸出叶鞘(即将抽薹)时形成珠蒜,而品种‘徐州白’则在总苞完全伸出叶鞘(抽薹)时形成珠蒜,因此,珠蒜出现的时期可能因品种而异。

观察结果表明:品种‘美国大蒜’除小花原基分化期不分化苞片和珠蒜外,其他各时期的解剖结构和形态特征与‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’3个品种基本相同;抽薹后,‘美国大蒜’花序轴上全是小花,而‘二水早’等3个品种花序轴上则有小花、珠蒜和苞片,说明小花原基分化期的特征决定了大蒜花序轴构成。在田间自然条件下,品种‘美国大蒜’小花形态正常,形成伞形花序并开花;而‘二水早’、‘太仓白’和‘徐州白’3个品种的花序上则形成异常小花,且随珠蒜的迅速膨大,小花受到珠蒜挤压并与之竞争资源,导致小花逐渐枯萎死亡,进而导致这3个大蒜品种不能正常开花和结实。

综上所述,供试4个大蒜品种花芽分化进程均可

划分为未分化期、总苞和花序原基分化期、小花原基分化期(包括小花原基、苞片和珠蒜原基分化)以及花器官原基分化期(包括花被片、雄蕊和雌蕊原基分化)4个时期。总苞和花序原基的形成可作为大蒜花芽分化开始的指征。在小花原基分化期,供试4个品种的花芽解剖结构和形态特征存在一定差异,该时期品种‘美国大蒜’只分化出小花原基,而‘二水早’等3个品种除分化出小花原基外,还分化出苞片和珠蒜,因此,‘美国大蒜’可形成正常花朵,而‘二水早’等3个品种不能形成正常花朵。另外,早熟品种‘二水早’花芽开始分化的日期早,而晚熟品种‘美国大蒜’和‘徐州白’花芽开始分化的日期晚,可见,大蒜花芽分化的时间进程与不同品种的熟性有关。

本研究仅进行了1年的观察,没有对不同年份间大蒜花芽分化进程的差异性进行比较;另外,本研究涉及的大蒜品种仅4个,实验材料具有一定的局限性。因此,对大蒜不同品种的花芽分化进程的普遍规律以及影响因子(包括地理和气候等环境因子以及土壤和水肥等栽培因子)有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 陆帼一,程智慧.大蒜高产栽培[M].2版.北京:金盾出版社,2009:1-5.
- [2] HANEN N, FATTUOH S, AMMAR E, et al. *Allium* species, ancient health food for the future? [M]// VALDEZ B. Scientific, Health and Social Aspects of the Food Industry. Rijeka: InTech, 2012: 343-354.
- [3] 王海平,李锡香,沈 镒,等.大蒜种质资源研究进展[J].中国蔬菜,2006(增刊):15-18.
- [4] 薛小艳.利用大蒜离体鳞芽和活体花苞诱导四倍体的研究[D].泰安:山东农业大学园艺科学与工程学院,2014:1.
- [5] 刘 辉.大蒜反季节栽培品种筛选及温光效应研究[D].杨凌:西北农林科技大学园艺学院,2005:12.
- [6] 黄治军.大蒜抽薹机理与调控技术研究[D].泰安:山东农业大学园艺科学与工程学院,2011:15.
- [7] MAYER E S, BEN-MICHAEL T, KIMHI S, et al. Effects of different temperature regimes on flower development, microsporogenesis and fertility in bolting garlic (*Allium sativum*) [J]. Functional Plant Biology, 2015, 42(6): 514-526.
- [8] 郭菊叶.不同品种薹用大蒜花芽分化过程的形态解剖及部分生理生化特性研究[D].南京:南京农业大学园艺学院,2009.
- [9] 远 彤,李 珂,闫文斌,等.大蒜花芽分化的细胞组织学研究[J].河南农业大学学报,1996,30(2):186-190,202.
- [10] KAMENETSKY R, RABINOWITCH H D. Floral development in bolting garlic [J]. Sexual Plant Reproduction, 2001, 13(4): 235-241.

- [11] 孟振农,陈永,赵启韬,等.大蒜花序中不同繁殖器官的形态发生[J].山东大学学报(自然科学版),1997,32(3):332-336.
- [12] KAMENETSKY R, SHAFIR I L, ZEMAH H, et al. Environmental control of garlic growth and florigenesis [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2004, 129 (2): 144-151.
- [13] NETA R, DAVID-SCHWARTZ R, PERETZ Y, et al. Flower development in garlic: the ups and downs of *gaLFY* expression[J]. Planta, 2011, 233(5): 1063-1072.
- [14] 宁云芬,龙明华,陶劲,等.新铁炮百合花芽分化过程的形态学观察[J].园艺学报,2008,35(9):1368-1372.
- [15] 王家艳.细叶百合花芽分化过程的形态学研究[D].哈尔滨:东北林业大学园林学院,2014:7-12.
- [16] 方玉强.甘草有性生殖过程及生殖败育的初步研究[D].北京:北京中医药大学中药学院,2013:31-34.
- [17] 耿文娟,杨磊,谢军,等.野生欧洲李花芽形态分化研究[J].新疆农业大学学报,2011,34(1):28-31.
- [18] 孙静芳,廖康,董胜利,等.‘辣椒杏’花芽形态分化[J].经济林研究,2017,35(2):188-193.

(责任编辑:郭严冬)

图版说明 Explanation of Plates

图版 I 1-9. 不同分化期大蒜品种‘二水早’花芽纵切面的解剖结构:1. 未分化期;2. 总苞和花序原基分化期;3-7. 小花原基分化期;8-9. 花器官原基分化期. 10-18. 不同分化期大蒜品种‘美国大蒜’花芽纵切面的解剖结构:10. 未分化期;11. 总苞和花序原基分化期;12-15. 小花原基分化期;16-18. 花器官原基分化期.

Plate I 1-9. Anatomical structure of longitudinal section of flower bud of *Allium sativum* ‘Ershuizao’ at different differentiation stages: 1. Undifferentiation stage; 2. Spathe and inflorescence primordium differentiation stage; 3-7. Small flower primordium differentiation stage; 8-9. Flower organ primordium differentiation stage. 10-18. Anatomical structure of longitudinal section of flower bud of *A. sativum* ‘American garlic’ at different differentiation stages: 10. Undifferentiation stage; 11. Spathe and inflorescence primordium differentiation stage; 12-15. Small flower primordium differentiation stage; 16-18. Flower organ primordium differentiation stage.

图版 II 1-10. 不同分化期大蒜品种‘二水早’的花芽形态及抽薹期的花序形态:1. 未分化期的花芽形态;2-3. 总苞和花序原基分化期的花芽形态;4-5. 小花原基分化期的花芽形态;6. 花器官原基分化期的花芽形态;7-8. 抽薹初期的花序形态;9-10. 抽薹后期的花序形态. 11-20. 不同分化期大蒜品种‘美国大蒜’的花芽形态及抽薹期的花序形态:11. 未分化期的花芽形态;12-13. 总苞和花序原基分化期的花芽形态;14-15. 小花原基分化期的花芽形态;16. 花器官原基分化期的花芽形态;17-18. 抽薹初期的花序形态;19-20. 抽薹后期的花序形态.

Plate II 1-10. Flower bud morphology at different differentiation stages and inflorescence morphology at bolting stage of *Allium sativum* ‘Ershuizao’: 1. Flower bud morphology at undifferentiation stage; 2-3. Flower bud morphology at spathe and inflorescence primordium differentiation stage; 4-5. Flower bud morphology at small flower primordium differentiation stage; 6. Flower bud morphology at flower organ primordium differentiation stage; 7-8. Inflorescence morphology at the early bolting stage; 9-10. Inflorescence morphology at the late bolting stage. 11-20. Flower bud morphology of flower bud at different differentiation stages and inflorescence morphology at bolting stage of *A. sativum* ‘American garlic’: 11. Flower bud morphology at undifferentiation stage; 12-13. Flower bud morphology at spathe and inflorescence primordium differentiation stage; 14-15. Flower bud morphology at small flower primordium differentiation stage; 16. Flower bud morphology at flower organ primordium differentiation stage; 17-18. Inflorescence morphology at the early bolting stage; 19-20. Inflorescence morphology at the late bolting stage.

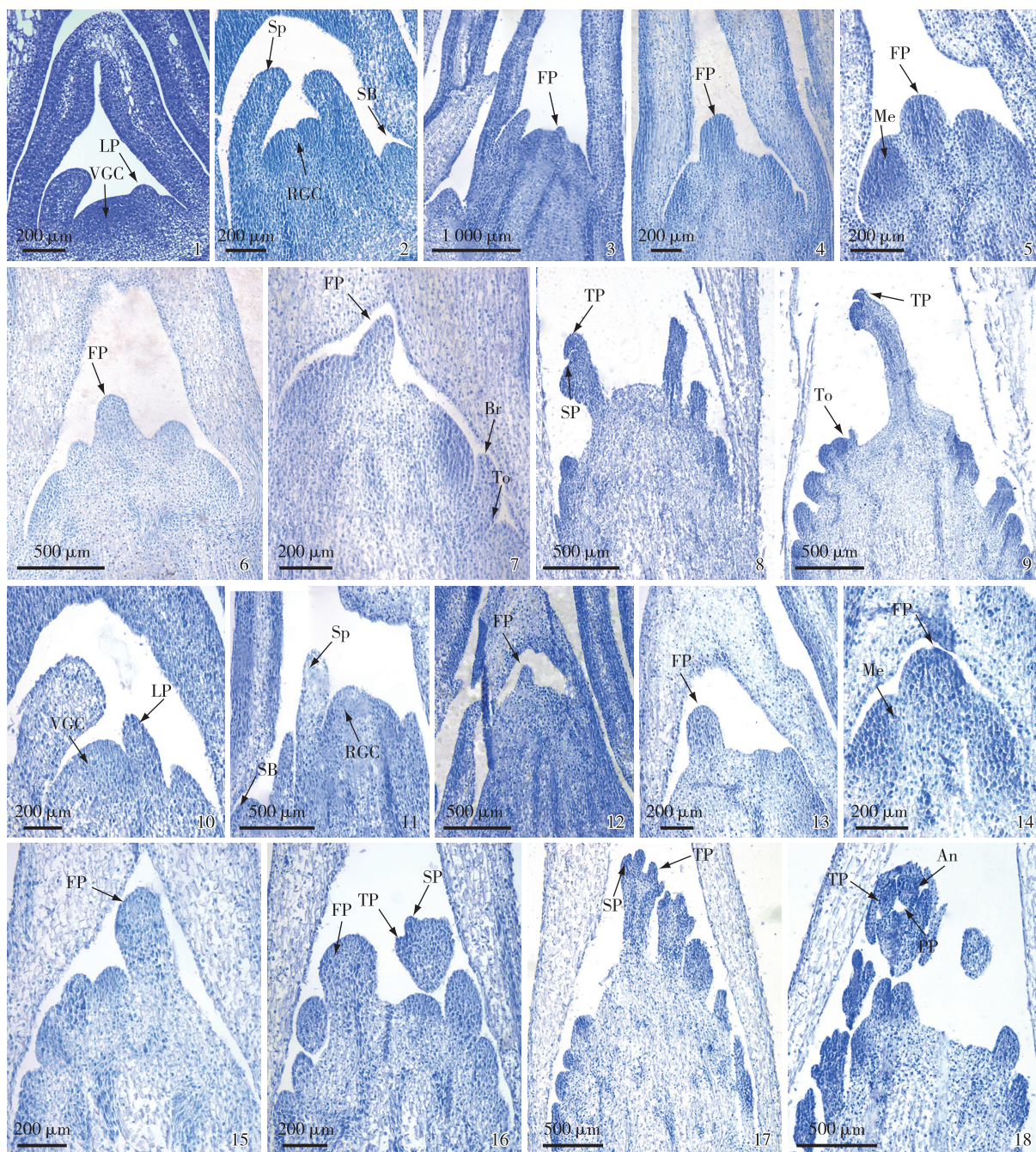
An: 花药 Anther; Br: 苞片 Bract; Fl: 花 Flower; FP: 花原基 Flower primordium; LP: 叶原基 Leaf primordium; Me: 分生组织 Meristem; PP: 雌蕊原基 Pistil primordium; RGC: 生殖生长锥 Reproductive growth cone; SB: 鳞芽 Scale bud; SP: 雄蕊原基 Stamen primordium; Sp: 总苞 Spathe; To: 珠蒜 Topset; TP: 花被片原基 Tepal primordium; VGC: 营养生长锥 Vegetative growth cone.

吴泽秀, 等: 大蒜的花芽分化进程及其解剖结构和形态特征变化

图版 I

WU Zexiu, et al. The flower bud differentiation process of *Allium sativum* and its anatomical structure and morphological characteristics changes

Plate I



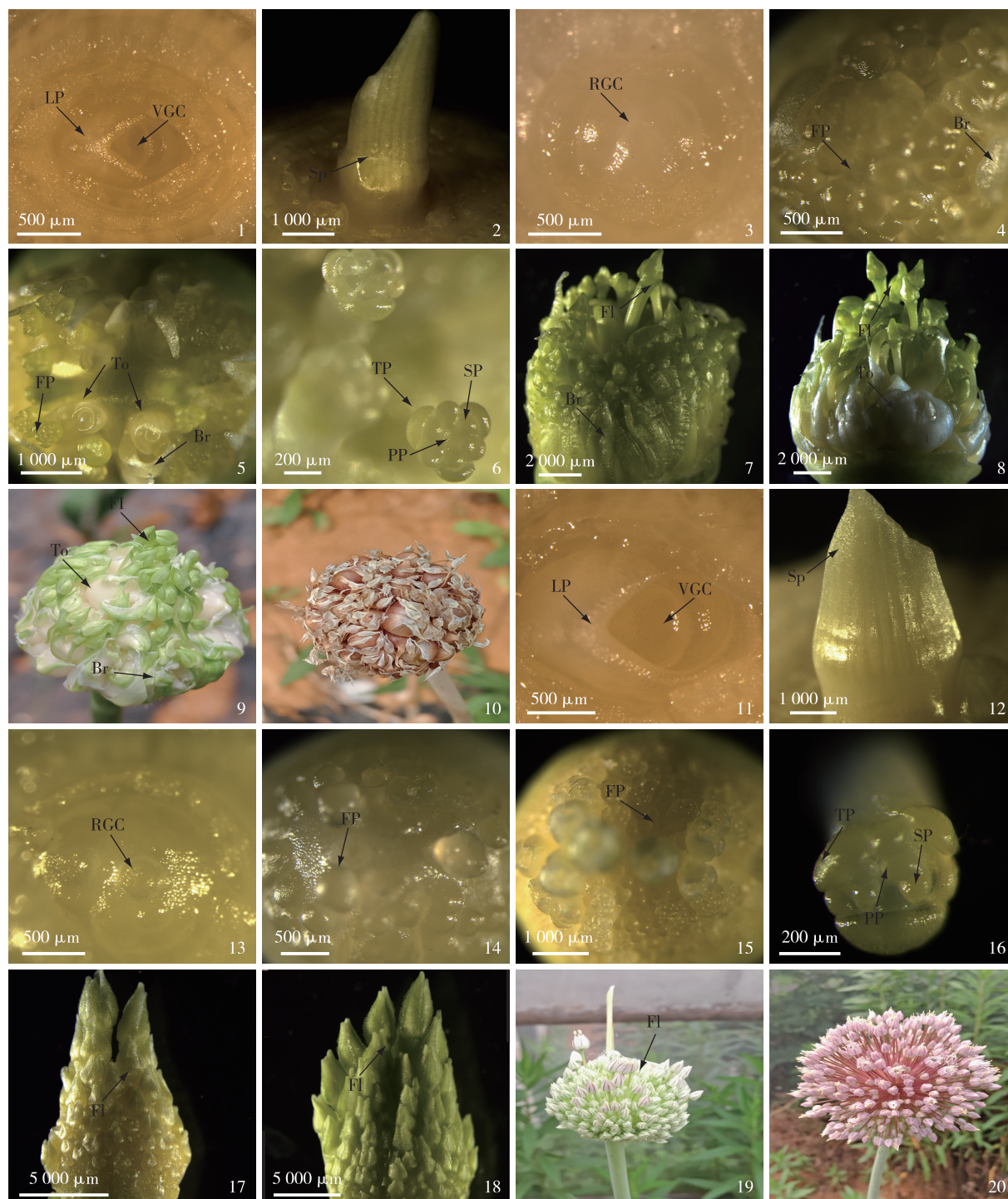
See the explanation at the end of the text

吴泽秀, 等: 大蒜的花芽分化进程及其解剖结构和形态特征变化

图版 II

WU Zexiu, et al. The flower bud differentiation process of *Allium sativum* and its anatomical structure and morphological characteristics changes

Plate II



See the explanation at the end of the text