

# 野生及栽培盾叶薯蓣(*Dioscorea zingiberensis*)的性别特征观察

王筱璐, 吴宝成, 周义峰, 杭悦宇<sup>①</sup>

[江苏省·中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014]

**摘要:** 对野生和栽培盾叶薯蓣(*Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright)的性别特征及变异状况进行了观察,并对栽培盾叶薯蓣母根状茎和子根状茎萌发植株的性别特征进行了比较。观察结果显示,在湖北武当山6个样地717株野生盾叶薯蓣中共有155株开花植株,其中雌株、雄株和雌雄同株分别有60、94和1株,雌雄株比例1:1~1:3,平均雌雄株比例1:1.57,每个根状茎一般具有1支缠绕茎。2004年至2006年的观察结果显示,2004年153株栽培盾叶薯蓣基株中雄株、雌株和雌雄同株分别有78、62和13株;2005年存活的基株中雌株和雄株数量明显减少,雌雄同株数量大幅增加,雄株、雌株和雌雄同株分别有35、19和88株;2006年成活的137株基株中有80株开花,其中雄株、雌株和雌雄同株分别有38、9和33株,雌株和雌雄同株数量大幅下降。随栽培年限的增加,每个基株的缠绕茎数由1~2支增加至5~6支。栽培过程中盾叶薯蓣的性别有较大幅度变异,雄株和雌株多数转变为雌雄同株,反向转变却较少,雄株和雌株间相互转变也较少。2005年存活并开花的基株中共有100株发生变异,在2006年有13株返变回原性别,有26株保持了2005年变异的性别,有11株变异为另一种性别;雄株、雌株和雌雄同株3年的总变异率分别达到80.77%、100.00%和46.14%。子根状茎萌发植株的性别与母根状茎有较大差异,总变异率达到约50%,其中母根状茎为雄性的其子根状茎萌发植株的性别总变异率最高(59.09%)。研究结果表明,野生盾叶薯蓣可能有性繁殖为主要繁殖方式,性系统简单清晰;栽培盾叶薯蓣复杂的性系统及大幅度的性别变异可能是由外部环境因子的影响造成的。

**关键词:** 盾叶薯蓣; 野生; 栽培; 性别; 变异

中图分类号: Q945.6<sup>+</sup>1; S567.23<sup>+</sup>9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2010)02-0015-06

**Observation on sex character of wild and cultivated *Dioscorea zingiberensis*** WANG Xiao-lu, WU Bao-cheng, ZHOU Yi-feng, HANG Yue-yu<sup>①</sup> (Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2010, **19**(2): 15-20

**Abstract:** The sex character and variation status of wild and cultivated *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright were observed, and the sex characters of plants germinated from parent and progeny rhizomes of cultivated *D. zingiberensis* were compared. The observation results show that there are 155 flowering plants including 60 gynoecey, 94 androecy and 1 monoecy in 717 investigated wild plants of *D. zingiberensis* in six plots of Wudang Mountain of Hubei Province, in which, the ratio of gynoecey to androecy is 1:1-1:3, and the average ratio of gynoecey to androecy is 1:1.57. And generally, there is one twining stem per rhizome. The observation results from 2004 to 2006 reveal that there are 78 androecy, 62 gynoecey and 13 monoecy in 153 cultivated genets in 2004. In 2005, the number of gynoecey and androecy in survival genets reduces obviously while the monoecy number increases greatly, and there are 35 androecy, 19 gynoecey and 88 monoecy, respectively. In 2006, there are 80 flowering genets including 38 androecy, 9 gynoecey and 33 monoecy in 137 survival genets, and the number of gynoecey and monoecy genets decreases greatly. The twining stem number per rhizome increases from 1-2 to 5-6 with prolonging of cultivation time. It is found that the sexual type of cultivated *D. zingiberensis* varies greatly

收稿日期: 2009-11-18

基金项目: 中国科学院植物园建设与分类项目(KSCXZ-YW-Z-028)

作者简介: 王筱璐(1982—),女,江苏南京人,硕士,主要从事植物繁育生物学研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: hangyueyu@21cn.com

during cultivation process, and most of androecy or gynoecy change into monoecy, while the opposite change is much less and changes of each other between androecy and gynoecy are infrequent. There are 100 variant genets in survival and flowering genets in 2005, and in 2006, 13 genets turn back to initial sexual type, 26 genets keep to the sexual type like that in 2005 and 11 genets change to another sexual type, the total variation rate of androecy, gynoecy and monoecy in three years is 80.77%, 100.00% and 46.14%, respectively. The sexual type of plants germinated from progeny rhizomes is greatly different to that of their parent rhizomes with the total variation rate about 50%, in which, the total variation rate of sexual type of progeny rhizome originated from androecy parent rhizome is the highest (59.09%). It's suggested that sexual reproduction may be the dominant reproduction way for wild *D. zingiberensis* with simple and clear sex system. The complex sex system and great variation of sexual type of cultivated *D. zingiberensis* may be caused by influence of external factors.

**Key words:** *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright; wild; cultivated; sex; variation

盾叶薯蓣 (*Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright)

隶属薯蓣科 (Dioscoreaceae) 薯蓣属 (*Dioscorea* L.) 根状茎组 (Sect. *Stenophora* Uline), 为中国特有种<sup>[1]</sup>, 主要分布在河南南部、湖北、湖南、陕西秦岭以南、甘肃天水以及四川等省海拔 100~1 800 m 的平地和高山区域。盾叶薯蓣花单性, 雌雄异株, 由于其根状茎内含有薯蓣皂苷元, 因此, 被认为是重要的甾体激素药源植物<sup>[2]</sup>。

已有研究证实, 盾叶薯蓣根状茎内的薯蓣皂苷元含量与其性别具有明显相关性, 如: 栽培盾叶薯蓣同年生和 2 年生雄株的薯蓣皂苷元含量显著高于雌株<sup>[3-4]</sup>; 雌雄同株的薯蓣皂苷元含量介于雌株和雄株之间且更接近于雄株<sup>[4]</sup>。由于性别与薯蓣皂苷元含量间具有一定的相关性, 因而, 对盾叶薯蓣的性别类型进行研究具有非常重要的意义。符策等<sup>[5]</sup>观察到产自广西的 1 年生栽培盾叶薯蓣的开花植株有 4 种性别类型, 即雌株、雄株、雌雄同株异序和雌雄同序异花, 其中雌株占 16.6%, 雄株占 82.7%。盾叶薯蓣在产业化栽培过程中完全以地下根状茎进行无性繁殖, 因此, 栽培盾叶薯蓣性别的多样化究竟是栽培过程中引起的变异还是物种固有的特性? 在栽培过程中性别是否会发生变化且如何变化? 这一系列的问题目前尚未见研究报道。

作者以盾叶薯蓣野生资源保存较好的湖北武当山区为研究区域, 观察了野生盾叶薯蓣植株的性别表现特征, 同时对栽培于江苏省·中国科学院植物研究所实验地内的盾叶薯蓣的性别特征进行了连续 3 年的观察, 并比较了母根状茎和子根状茎的性别特征差异, 以探索盾叶薯蓣在自然生境中的性别特点及栽培过程对盾叶薯蓣性别的影响, 为薯蓣属植物繁育系统的研究提供基础研究资料, 也为盾叶薯蓣的产业化生

产提供科学依据。

## 1 研究地概况和研究方法

### 1.1 野生盾叶薯蓣样地自然概况

目前, 野生盾叶薯蓣的主要分布地<sup>[6-7]</sup>为湖北武当山区, 因此, 本研究选择武当山分布的野生盾叶薯蓣进行性别特征观察。武当山地处北纬 32°23'、东经 110°68', 主峰海拔 1 612 m。据记载<sup>[8]</sup>, 海拔 900 m 以上的高山地带年均温 9.7 °C, 极端最高温 34.1 °C, 极端最低温 -18 °C, ≥10 °C 的年积温 2 831 °C, 无霜期 183 d, 年降雨量 1 125 mm; 海拔 155 m 的汉水河谷地带年均温 15.9 °C, 极端最高温 41.5 °C, 极端最低温 -12.4 °C, ≥10 °C 的年积温 4 926.7 °C, 无霜期 250 d, 年降雨量 850 mm。

### 1.2 实验材料

于 2006 年 6 月 30 日至 7 月 7 日 (盛花期) 在武当山共划定了具有典型性的 6 个样地 (包括 4 个样带和 2 个样方) 观察野生盾叶薯蓣的性别特征, 样地多位于林间小径两旁及公路两旁山坡上, 各样地的具体状况见表 1。

供试栽培盾叶薯蓣则于 2003 年秋引自湖北武当山, 共 153 株。挖取根状茎并栽培于江苏省·中国科学院植物研究所实验地内, 株距 0.8 m、行距 1 m, 地力均匀, 采取正常的田间管理措施。

### 1.3 观察方法

1.3.1 野生盾叶薯蓣性别特征观察 于 2006 年 6 月 30 日至 7 月 7 日分别对湖北武当山 6 个样地内的全部 717 株野生盾叶薯蓣进行观察, 并对开花植株的性别特征进行观察及统计。

表1 湖北武当山野生盾叶薯蓣样地概况

Table 1 Plot survey of wild *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright in Wudang Mountain of Hubei Province

样地号 No. of plot	样地类型 Type of plot	生境 Habitat	宽度/m Width	长度/m Length	海拔/m Altitude
1	样带 Transect	林间小径旁 Beside path in woods	5	2 500	1 150-1 250
2	样带 Transect	林间小径旁 Beside path in woods	5	2 000	1 150-1 300
3	样带 Transect	公路两旁山坡 Hillside next to road	5	14 000	900-1 200
4	样带 Transect	公路两旁山坡 Hillside next to road	5	4 000	750-900
5	样方 Quadrat	林间山坡上 Hillside in woods	15	25	1 200
6	样方 Quadrat	公路旁石坡上 Stone-slope next to road	30	30	1 100

1.3.2 栽培盾叶薯蓣性别特征观察 2004年至2006年连续3年于每年的3月份进行盾叶薯蓣栽种,每年12月份起出盾叶薯蓣的根状茎越冬贮藏,在每年的花期对植株的性别进行观察和统计,并计算2005年和2006年的性别变异率。其中,2005年的变异率统计以2004年相应性别的基株数为基数,2006年统计时仍以2004年相应性别的基株数为基数,并计算增加的变异率。在统计过程中,将死亡的植株视为未发生变异,不计入变异数进行统计。

另外,在每年起出盾叶薯蓣的根状茎时,将子根状茎(新生的1年生根状茎)另行贮藏并栽种,观察子根状茎萌发植株的性别,并与母根状茎萌发植株的性别进行比较。在进行盾叶薯蓣的性别观察和统计时,将引种的每个根状茎和每年新长出或断下并另行栽种的所有子根状茎以及其地上部分作为1个基株

(genet,以下简称株)进行统计。

## 2 结果和分析

### 2.1 野生盾叶薯蓣的性别特征

湖北武当山区野生盾叶薯蓣的每个根状茎约有8~10个指状分支,但通常仅有1个分支能长出缠绕茎。在野生状况下,武当山区的盾叶薯蓣常呈片状分布,但各分布区域相距较远,约几十至几百米,在分布区域内盾叶薯蓣的密度通常较小,以其中2个样地(2号样带和5号样方)的数据为参照进行估算,在100 m<sup>2</sup>面积内约有2~14株。

由武当山野生盾叶薯蓣的性别表型特征统计结果(表2)可见,调查区域内共有野生盾叶薯蓣717株,但仅有155株开花,约占观察植株总数的21.6%。

表2 湖北武当山野生盾叶薯蓣性别特征的观察结果

Table 2 Observation result of sex character of wild *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright in Wudang Mountain of Hubei Province

样地号 No. of plot	观察基株数 Number of genet observed	开花基株数 Number of flowering genet			合计 Total	雌雄株比例 Ratio of gynoecey to androecey
		雌株 Gynoecey	雄株 Androecey	雌雄同株 Monoecey		
1	54	3	9	0	12	1:3
2	67	7	7	0	14	1:1
3	436	37	61	0	98	1:1.65
4	89	9	10	0	19	1:1.11
5	52	2	4	0	6	1:2
6	19	2	3	1	6	1:1.5
合计 Total	717	60	94	1	155	1:1.57

在155株开花盾叶薯蓣植株中仅有1株为雌雄同株,并且位于同一根缠绕茎上,其余均为雌雄异株。此外,各样地雌雄株比例为1:1~1:3,平均雌雄株比例为1:1.57。

### 2.2 栽培盾叶薯蓣的性别特征及变异

2.2.1 栽培盾叶薯蓣的性别特征 连续3年在盛花

期对153株栽培盾叶薯蓣进行性别特征观察和统计,结果见表3。

由表3可见,2004年,雄株有78株,占基株总数的50.98%;雌株有62株,占基株总数的40.52%;雌雄同株有13株,仅占基株总数的8.50%;每个基株的缠绕茎数仅为1~2支。2005年,雄株和雌株数量大

表 3 2004 年至 2006 年栽培盾叶薯蓣性别特征的观察结果

Table 3 Observation result of sex character of cultivated *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright from 2004 to 2006

类型 Type	2004		2005		2006	
	株数 Number	比例/% Ratio	株数 Number	比例/% Ratio	株数 Number	比例/% Ratio
雄株 Androecy	78	50.98	35	22.87	38	24.84
雌株 Gynoecy	62	40.52	19	12.42	9	5.88
雌雄同株 Monoecy	13	8.50	88	57.52	33	21.57
未开花 Unflowering	0	0.00	11	7.19	57	37.25
死亡 Death	0	0.00	0	0.00	16	10.46
合计 Total	153	100.00	153	100.00	153	100.00

幅度减少,分别只有 35 和 19 株;雌雄同株的数量则大幅度增加,达到 88 株,占基株总数的 57.52%,比上一年的雌雄同株基株数量增加了近 6 倍;同时,有 11 株没有开花;每个基株的缠绕茎数略有增加,为 5~6 支。2006 年,有 16 株在冬季保存过程中死亡,故未栽种,其余 137 株成活植株中雄株数量略有上升,为 38 株;而雌株数量则继续下降,仅剩 9 株;雌雄同株 33 株;由于 2006 年未开花的基株数量明显增多(57 株),因而雌雄同株占基株总数的比例降至 21.57%,但仍占开花植株数的 41.25%;每个基株缠绕茎数与 2005 年相近,为 5~6 支。

2.2.2 栽培盾叶薯蓣的性别变异 栽培盾叶薯蓣成活基株的性别变异状况详见图 1。结果表明,在栽培条件下,盾叶薯蓣基株的性别随栽培年限的增长发生一定的变异,且变异幅度较大。

由图 1 可见,2004 年栽培的盾叶薯蓣中有 78 株为雄株,至 2005 年其中 22 株仍为雄株,8 株转变为雌株,40 株转变为雌雄同株,2005 年的总变异率达到 61.54%。到了 2006 年,2005 年未产生变异的雄株中又有 2 株转变为雌雄同株,变异率增加了 2.56%;而在 2005 年转变为雌株的盾叶薯蓣中又有 2 株返变为雄株,变异率又增加了 2.56%;2005 年变为雌雄同株的基株中分别有 8 株和 3 株转变为雄株和雌株,变异率分别增加了 10.26% 和 3.85%。

由图 1 还可以看出,2004 年栽培的盾叶薯蓣中有 62 株为雌株,到 2005 年其中 10 株仍为雌株,而有 11 株转变为雄株,38 株转变为雌雄同株,2005 年的总变异率高达 79.03%。在 2006 年,2005 年未变异的 10 株雌株中又有 2 株转变为雄株,1 株转变为雌雄同株,变异率总计增加了 4.84%;而在 2005 年变为雄株的基株中又有 3 株转变为雌雄同株,变异率增加了

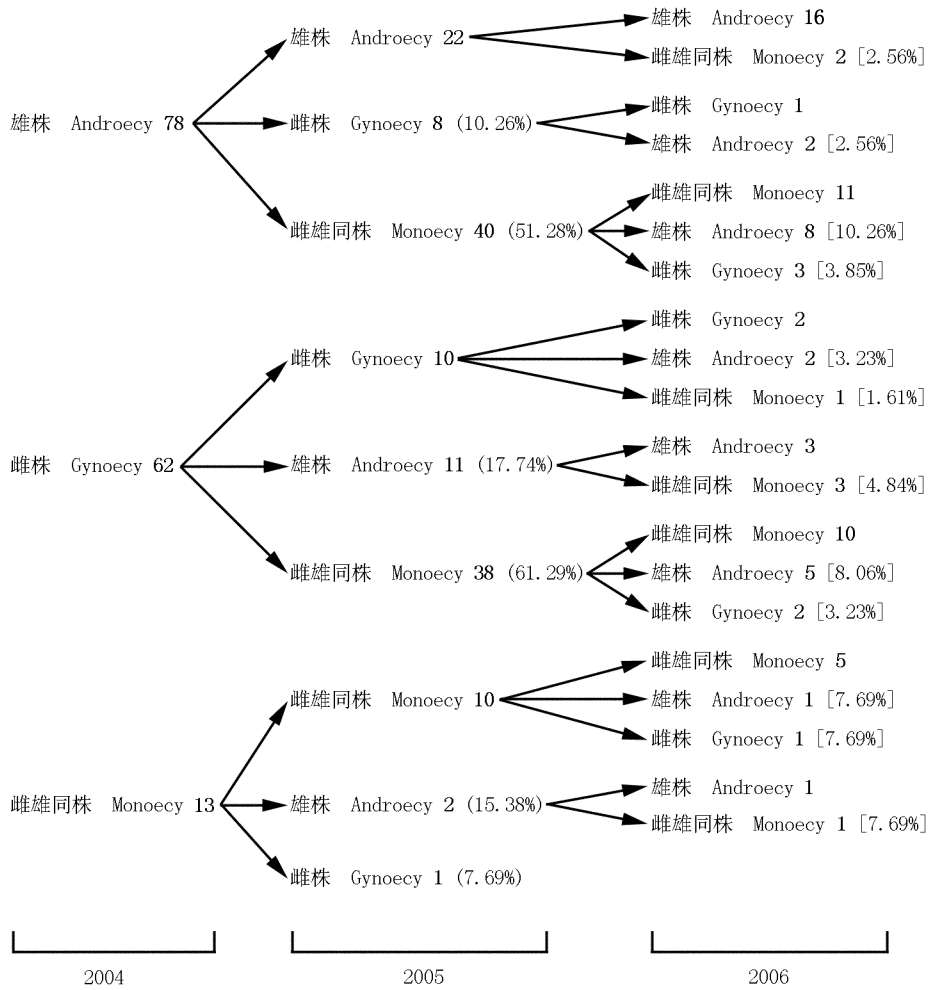
4.84%;在 2005 年变为雌雄同株的基株中分别有 5 株和 2 株转变为雄株和雌株,变异率分别增加了 8.06% 和 3.23%。

图 1 的统计结果还显示,2004 年栽培的盾叶薯蓣中雌雄同株的基株为 13 株,到 2005 年其中的 2 株转变为雄株,1 株转变为雌株,2005 年的总变异率为 23.07%;2005 年未变异的 10 株雌雄同株基株在 2006 年又各有 1 株分别转变为雄株和雌株,变异率总体上增加了 15.38%。此外,2005 年转变为雄株的基株中有 1 株在 2006 年又返变为雌雄同株,变异率增加了 7.69%。

总体而言,2005 年存活并开花的盾叶薯蓣基株中共有 100 株发生了变异,但在 2006 年有 13 株返变回原性别,有 26 株保持了 2005 年变异的性别,有 11 株变异为第 3 种性别。统计结果显示,栽培 3 a 后,盾叶薯蓣雄株的总变异率达到 80.77%,雌株的总变异率达到 100.00%,雌雄同株的总变异率达到 46.14%。

2.2.3 栽培盾叶薯蓣母根状茎及子根状茎的性别变异 在 2004 年起出栽培盾叶薯蓣根状茎时,从 52 个根状茎上断下 1 年生根状茎作为子根状茎,保存越冬后,于次年进行种植。在 2005 年盾叶薯蓣的花期观察子根状茎萌发植株的性别表型并与对应的母根状茎萌发植株的性别进行比较,结果见表 4。

由表 4 可见,共有 26 个子根状茎萌发植株的性别与其母根状茎萌发植株有差异,总体变异率达到约 50%。其中,母根状茎萌发植株为雄株的,其子根状茎萌发植株的总变异率最高,达到 59.09%;母根状茎萌发植株为雌株的,其子根状茎萌发植株的总变异率也较高,达到 50.00%;母根状茎萌发植株为雌雄同株的,其子根状茎萌发植株的总变异率相对较低,仅为 41.67%。



文字后的数值表示基株数量 The values behind words represent the genet number; 圆括号和方括号中的百分率分别表示 2005 年的变异率和 2006 年增加的变异率 The percentages in parentheses and square brackets represent the variation rate in 2005 and variation rate increased in 2006, respectively.

图 1 2004 年至 2006 年栽培盾叶薯蓣成活基株性别变异状况  
Fig. 1 Sex variation status of survival genets of cultivated *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright from 2004 to 2006

表 4 栽培盾叶薯蓣同一基株母根状茎及子根状茎的性别变异状况  
Table 4 Survey of sex variation between parent rhizome and progeny rhizome from same genet of cultivated *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright

母根状茎 Parent rhizome		子根状茎 Progeny rhizome		变异率/% Variation rate
性别 Sex	数量 Number	性别 Sex	数量 Number	
雄株 Androecy	22	雄株 Androecy	9	22.73
		雌株 Gynoecy	5	
		雌雄同株 Monoecy	8	
雌株 Gynoecy	6	雌株 Gynoecy	3	50.00
		雌雄同株 Monoecy	3	
雌雄同株 Monoecy	24	雌雄同株 Monoecy	14	16.67
		雄株 Androecy	4	
		雌株 Gynoecy	6	

### 3 讨 论

通常情况下,野生盾叶薯蓣的分布密度较低,雌雄植株分布较均匀;根状茎呈不规则指状生长,延伸广度远小于地上部分的平均株距;1个根状茎只生长出1支缠绕茎,没有出现由于根状茎逐年增生而在1个基株上生长出多个单株的情况,因此,有性繁殖是野生盾叶薯蓣的主要繁殖方式。薯蓣科是比较原始的单子叶植物,在薯蓣科中演化较原始的属(如 *Avetra* Perrier. 等)具有两性花<sup>[9]</sup>,而野生盾叶薯蓣所在的根状茎组在薯蓣属中的演化地位最原始<sup>[10]</sup>,也有两性花向单性花过渡的种类,如马肠薯蓣 (*D. simulans*)

Prain et Burkill)<sup>[11]</sup>, 因此, 在野生状况下盾叶薯蓣出现极少量的雌雄同株个体可认为是残存的原始性状。

野生盾叶薯蓣性型表达明确、性系统简单, 而栽培盾叶薯蓣与野生盾叶薯蓣相比出现了明显不同的性别表型。随着生长年限的增加, 栽培盾叶薯蓣同一根状茎的地上缠绕茎数明显增加, 平均可达 5~6 支, 形成一个较大的分支系统, 性别表达也由原来的单性别表达逐年转变, 出现同株内(包括同一基株内和母根状茎与子根状茎间)很高比例的性别转变: 雌雄单性异株向雌雄同株转变的较多, 其反向转变却较少, 雌株和雄株间的相互转变逐年减少, 特别应该注意的是雌性基株数量减少较多。

植物的性别表达是一个极其复杂的、受到许多内在因素和外界因子共同影响的基因表达调控的过程。目前, 相关专家已在水稻(*Oryza sativa* L.)<sup>[12]</sup>、玉米(*Zea mays* L.)<sup>[13]</sup>和拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]<sup>[14]</sup>等多种植物中找到特异的性别表达基因。有学者对环境因子影响瓜类性别表现进行了研究, 结果显示: 较低的温度(尤其是夜温)和较短的日照能够促进瓜类的雌花分化, 而较高的温度和较长的日照则能够促进雄花分化; 此外, 土壤中的养分、水分和空气中的气体成分也会影响瓜类作物的性别表现<sup>[15]</sup>。如果不考虑自然条件下发生频率极低的体细胞遗传突变, 盾叶薯蓣同一基株的母根状茎与子根状茎间以及不同年份同一基株的性别表现, 理论上应该是完全相同的<sup>[16]</sup>, 但在栽培条件下却出现了复杂的性系统及大幅度的性别变异, 这些变异可能是由于外界环境中生物或非生物因子的影响导致性别分化与表达的不稳定而造成的, 但是这些生物或非生物因子中哪一种或哪几种起决定性作用? 是否导致栽培盾叶薯蓣在遗传结构上也发生了变异? 这些问题仍需进一步深入的研究和探讨。

#### 参考文献:

[1] Ding Z Z, Gilbert M G. Dioscoreaceae[M]//Wu Z Y, Raven P H. Flora of China; Vol. 24. Beijing: Science Press, St. Louis:

Missouri Botanical Garden Press, 2000: 276-297.

- [2] 丁志遵, 王意成, 周雪林, 等. 甾体激素原料植物——盾叶薯蓣的单株筛选[M]//南京中山植物园. 南京中山植物园研究论文集: 1980. 南京: 江苏科学技术出版社, 1981: 81-86.
- [3] 谭远友, 余展深, 齐迎春, 等. 栽培盾叶薯蓣中皂甙元含量与质量的动态变化[J]. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 2000, 18(1): 17-18.
- [4] 曹玉芳, 王太霞, 胡正海. 盾叶薯蓣根状茎不同部位和不同生长期薯蓣皂元含量的差异性研究[J]. 中草药, 2004, 35(5): 562-566.
- [5] 符策, 陆祖正, 周婧, 等. 盾叶薯蓣开花结果调查[J]. 广西热带农业, 2005(1): 10-12.
- [6] 李军超, 李向民, 郭晓思, 等. 盾叶薯蓣研究进展[J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 1842-1848.
- [7] 徐成基. 中国薯蓣资源[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2000: 1-349.
- [8] 朱延钧, 杨立华, 张国才. 武当山盾叶薯蓣生态环境及其分布规律[J]. 资源开发与市场, 1998, 14(3): 124-125, 142.
- [9] 万金荣, 丁志遵, 秦慧贞. 薯蓣科植物地理学的研究[J]. 西北植物学报, 1994, 14(2): 128-135.
- [10] 杭悦宇, 徐珞珊, 史德荣, 等. 中国薯蓣属植物地下茎淀粉粒形态特征及其分类学意义[J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(4): 1-8.
- [11] 杭悦宇. 中药薯蓣类的基源、鉴定及质量评价研究[D]. 南京: 中国药科大学药学院, 2007: 30-34.
- [12] 陈锐, 高之桢, 詹树萱, 等. 2个水稻花发育相关 MADS-box 基因的全序列 cDNA 克隆及结构分析[J]. 复旦学报: 自然科学版, 2003, 42(4): 570-575.
- [13] Schmidt R J, Veit B, Mandel M A, et al. Identification and molecular characterization of ZAG1, the maize homolog of the *Arabidopsis* floral homeotic gene AGAMOUS[J]. The Plant Cell, 1993, 5: 729-737.
- [14] Tzeng T Y, Chen H Y, Yang C H. Ectopic expression of carpel-specific MADS box genes from *Lily* and *Lisianthus* causes similar homeotic conversion of sepal and petal in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2002, 130(4): 1827-1836.
- [15] 邵宏波, 姜恩来, 初立业. 高等植物的性别表达及其调控: 外界因子对植物性别表达的影响[J]. 四川师范大学学报: 自然科学版, 1992, 13(4): 275-279.
- [16] Vance R R. Clonal organisms: population biology and evolution of clonal organisms[J]. Science, 1987, 235: 1264.