

植物开花 机理研究

李梅兰 著



中国农业科学技术出版社

植物开花机理研究

李梅兰 著

中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物开花机理研究/李梅兰著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2007.6

ISBN 978-7-80233-287-4

I. 植… II. 李… III. 植物生理学—开花—研究 IV. Q945.6

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 067957 号

责任编辑 徐 毅

责任校对 贾晓红

出版发行 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010) 68919704 (发行部) (010) 62150979 (编辑室)
(010) 68919703 (读者服务部)

传 真 (010) 62189012

网 址 <http://www.castp.cn>

经 销 者 新华书店北京发行所

印 刷 者 太原市今天西马彩色印刷有限公司

开 本 787mm×980mm 1/16

印 张 8

字 数 135 千字

版 次 2007 年 6 月第 1 版第 1 次印刷

定 价 18.00 元

本书由山西省自然科学基金(20041091)和校博士启动基金资助出版

内 容 提 要

本书从植物的形态发生、生理生化代谢和分子生物学等几个方面系统地介绍了植物开花研究的一些重要领域和最新研究进展,结合编者的研究方向重点叙述了植物春化研究的一些最新的重要研究成果和 DNA 甲基化与植物生长发育及春化的关系,并对与生产实践密切相关的植物的性别分化和赤霉素在开花中的作用作了简要的论述。该书是一本系统介绍植物开花机理研究方面的专著。全书共 7 章,包括:植物开花研究的主要种类和研究内容;植物花器官的形态建成;植物开花的生理生化代谢和分子生物学基础;植物春化作用的生理代谢和分子机理;DNA 甲基化与植物的生长发育;赤霉素与植物的开花;植物的性别分化和光周期对植物开花的诱导。

本书可供从事植物学研究的科研人员、大专院校相关专业的教师和学生及花卉园艺工作者阅读参考。

前 言

高等植物的生长发育是从种子萌发开始,经历幼苗、成株、生殖体形成、开花和结实,最后形成种子的一个过程。在植物的整个生活周期中,营养生长和生殖发育是必不可少的两个阶段,而中间的过渡是一个关键时刻,开花标志着生殖发育的开始。由于开花是植物生长发育的一个重要转折点,也是农业和园艺生产的基础,因此,进行开花研究具有重要的生产和实践意义。

形态学的研究表明,开花是植物从营养生长转变为生殖生长的一个形态上的标志,但真正的转折点是花芽分化。虽然植物有一年生、二年生和多年生之分,但它们的共同点是在开花之前都要达到一定年龄或是处于一定的生理状态,称为花熟状态;另外还要受到环境条件的调节。因此,植物的开花分为四个阶段:成花诱导、信号传导、花的发端(花芽分化)和花器官形成等,各个阶段按照它们的发生过程依次进行。植物开花前从接受开花诱导到花芽分化茎尖内部经过一系列生理生化的变化,称之为花芽的生理分化;然后才开始花芽分化的启动,即形态分化。从生理分化到形态分化的转折一直是人们致力研究的一个热点。

早在 19 世纪人们就开始进行开花机理方面的研究,最初的工作主要放在生理生化方面,并在此基础上提出了几个开花的模型,如碳/氮比理论、开花素模型和营养物质转移模型等,但由于最终不能圆满地解释这个机制,使该领域的研究走入困境,开花研究处于低谷阶段。1970 年以后随着分子生物学和分子遗传学研究的进步,人们将开花过程中的生理生化变化、花的形态变化与基因的表达联系起来,尤其是后者,即开花突变体及对应基因的鉴定,使这一领域的研究在近些年取得了迅猛的发展,从而建立了植物开花的多因子控制模型。

尽管近百年、尤其是近二十年来有关开花的研究很多,而且已经取得了长足的进展,人们对高等植物成花的机理有了更深入的认识,但是研究的结果只是以论文或综述的形式发表在各种学术期刊上;在教科书中,如

植物学、植物生物学、植物生理学、植物遗传学等，由于篇幅有限，只能对开花机理进行一些简要的叙述，不能进行详尽而系统的论述。为了将近年来对植物开花研究的成果系统而全面地作一介绍，便于植物科研工作者和农业、园艺生产者进行参考，编者将近年来这方面研究的一些成果进行了综合，并结合自己的科研成果进行了相关领域的详细论述，希望能为相关领域工作者的工作和研究提供一些便利。

本书在编写过程中按照基本知识、生理生化代谢和分子水平等层次逐渐加深人们对开花研究的认识，并针对一些特别实用的专题进行专门论述，使读者对开花研究的了解由浅入深，既了解了开花研究的概况，又可以对某一方面深入进行一些探讨，而且尽量理论联系实际，希望对科研和生产有所帮助。但由于编者水平所限，书中不妥、缺点和错误之处一定不少，欢迎读者予以指正。

编者

2007年1月

目 录

第一章 开花研究的主要植物种类和研究方向	1
一、主要植物种类	1
1. 拟南芥	1
2. 金鱼草	3
3. 蓝猪耳	4
4. 其他	5
二、开花研究的主要方向	6
1. 花芽分化过程	6
2. 花期调节	6
3. 开花诱导及信号传导	6
4. 性别分化	7
5. 花色代谢	7
第二章 植物花器官的形态建成	9
一、花序的发育	9
二、花芽的发育	11
1. <i>LFY</i> 和 <i>AP1</i>	11
2. <i>CAL</i>	12
3. <i>AP2</i> 和 <i>UFO</i>	12
三、花器官的发育	13
四、花型的发育	15
第三章 植物开花的生理代谢及分子生物学基础	18
一、植物开花的生理代谢基础	18
1. 氮代谢加强	19
2. 糖分蓄积	21
3. 一些酶的活性增加	21

4. 激素含量及激素之间的平衡发生变化	22
5. 钙调素 (CaM) 含量发生变化	23
二、植物开花的分子生物学基础	25
1. 开花抑制途径	25
2. 自主开花途径	26
3. 光周期促进途径	27
4. 春化促进途径	27
5. 依赖于赤霉素的途径	28
6. 分生组织特性基因	28
7. 生殖生长维持基因	28
8. 花器官特性基因	29
第四章 春化作用的生理代谢及分子生物学基础	31
一、植物对春化诱导感受的时间、部位和信号传递	31
二、春化过程中的生理生化代谢变化	33
1. 核酸蛋白质代谢发生变化	33
2. 赤霉素和玉米赤霉烯酮的含量增加	36
3. 硝酸还原酶 (NR) 的活性发生变化	37
三、春化作用的分子生物学基础	37
1. DNA 甲基化与春化作用	37
2. 与春化反应有关的基因	43
四、研究展望	46
第五章 DNA 甲基化与植物的生长发育	47
一、DNA 甲基化的概念	47
二、参与植物 DNA 甲基化的酶及蛋白质	48
1. 甲基转移酶 I (METI, methyltransferase I)	48
2. 染色质甲基化酶 (Chromomethylase, CMT)	49
3. 重新甲基化酶	50
4. 其他甲基化酶	50
5. 蛋白质	50
6. 其他	51

三、5-甲基胞嘧啶(5-mC)在植物中的含量及分布	51
1. 5-甲基胞嘧啶在植物中的含量	51
2. 甲基化的位点	55
四、DNA 甲基化在植物生长发育中的作用	56
1. 在基因组的防御中起作用	56
2. 是植物正常生长发育所必需的	56
3. 与植物的春化作用及开花有关	58
4. 与转基因植物的基因沉默有关	59
5. 可调节植物内源基因的表达	61
五、DNA 甲基化模式的传递及遗传性	63
第六章 赤霉素与植物的开花	65
一、赤霉素是植物开花所必需的	66
二、赤霉素对不同类型植物开花的影响不同	68
三、赤霉素是开花过程中的一种信号分子	70
1. 赤霉素与光周期诱导	71
2. 赤霉素与春化作用	72
四、赤霉素与开花基因的调控	74
五、赤霉素参与花分生组织特性的维持	75
六、赤霉素参与花色素苷生物合成和花生长的调控	76
1. 赤霉素对花色素苷生物合成的调控	76
2. 赤霉素对花生长的调控	77
七、研究展望	77
第七章 植物的性别分化	79
一、植物性别分化的形态学特点	79
二、植物单性花的形成	80
三、环境条件与性别分化	82
1. 温度	82
2. 光照	82
3. 营养条件	82
四、植物激素与性别分化	83

五、大分子标记物与性别分化	84
六、性别分化的遗传控制	85
1. 雌雄异株植物	86
2. 雌雄同株植物	88
七、研究展望	89
第八章 光周期对植物开花的诱导	91
一、光周期诱导研究的历史	91
二、植物光周期反应的类型	93
三、接受光周期诱导的部位	93
四、光周期作用的机理	94
1. 光周期反应的过程	94
2. 光周期途径中的基因	95
3. 植物的“开花素”	96
五、研究展望	99
参考文献	100
缩略词	117

第一章 开花研究的主要植物种类 和研究方向

高等植物的开花不论对植物本身还是对人类都是非常重要的。对植物来讲,开花是植物生活史上的一个质变过程,是个体发育的一个中心环节。对人类而言,色彩斑斓的花朵不仅美化了人们的生活环境,而且是果实和种子产生的前提,而种子和果实是农业生产的基础。因此,进行植物的开花研究具有重要的生产和实践意义。正因如此,开花研究一直是植物和农业科研的一个研究热点,而且研究的植物种类和内容也比较广泛。不过,综合研究的方向和涉及的植物种类,主要着重于几个方面和几种模式植物中,这里将几种主要研究植物的生物学特性和生长发育特点以及现在开花研究的主要方向作一下简要的介绍,以便于相关的人员对开花的研究有一个大概的了解。

一、主要植物种类

1. 拟南芥

拟南芥 (*Arabidopsis Thaliana*) 又称鼠耳芥,属十字花科拟南芥属,是广泛分布于欧洲、亚洲、非洲、澳洲和北美洲地区的一年生野生小草,在我国除华南地区均有分布(王绍明和李学禹,2001)。

拟南芥植株小,成熟个体高度为 15~30cm,具莲座状小叶,因此,占用空间小,生长条件易于控制,适于在室内开展研究工作。此外,拟南芥生育周期短,种子播后 2~3 天就可以萌发,20 天左右开花结实,40 天左右第一个种荚中的种子就已成熟并可收获。因此,从播种到结籽只需 6~8 个星期,一年可以种植几代,这样,短期内就可以完成对后代的遗传分析。

在开花结果习性上,拟南芥具备显花植物的所有特征。主茎顶端为无限花

序,主茎上产生分枝,并从主茎基部产生次生茎。花小,直径约 1mm,白色,花瓣四瓣,四强六雄蕊,子房具两心皮。是典型的自花授粉植物,基因高度纯合,易于建立稳定的遗传品系。此外,拟南芥远缘杂交还可育,对于深入了解其他植物的基因功能有很大的益处。另外其生态类型也比较多,可以根据不同的研究目的选择不同的生态型。而且拟南芥结种多,每个角果结 30~60 粒种子,每株能产生少则几千粒,多则可达 50 000 粒左右的种子,可为子代性状分析提供足够的群体。图 1-1 即为拟南芥植株和花朵的外部形态和结构。

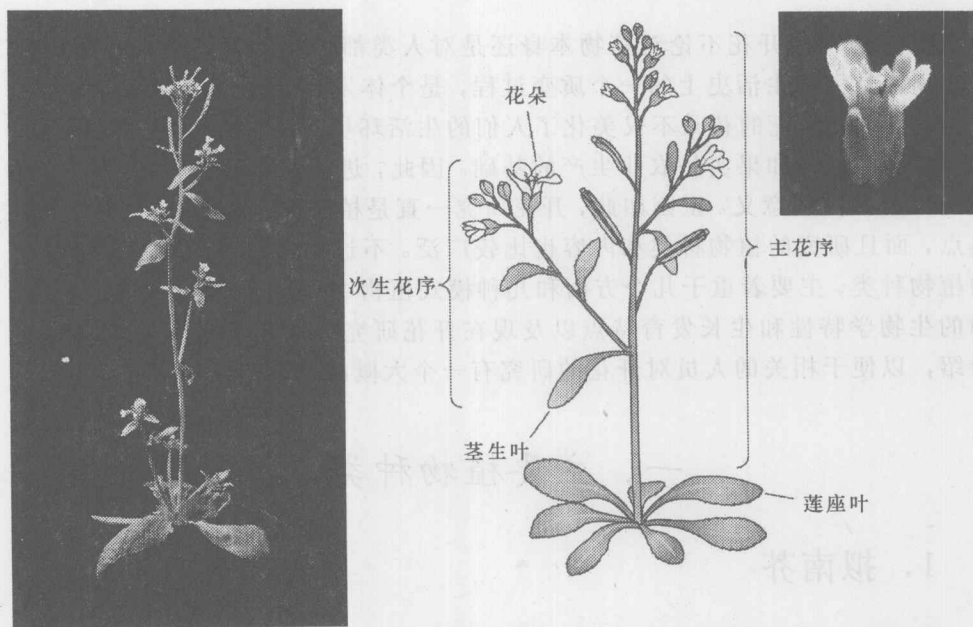


图 1-1 拟南芥植株和花的形态结构

在遗传特征上,拟南芥基因组小,仅有 5 对染色体,核基因组为 116 000kb,是迄今为止高等植物中基因组最小的物种之一;而且基因组中重复序列较少,叶绿体基因组中高度重复序列或回文重复序列仅有 10%~14%,中度重复序列为 23%~27%,50%~55%为单拷贝序列。核基因组中单拷贝序列的比例更高,是高等植物中单拷贝基因序列比例最高的,80%的 DNA 基本上是用来构建单拷贝基因的 (Leutwiler 等, 1984; Pruitt 和 Meyerowitz, 1986)。由于在基因组中编码某一具特定功能产物的基因拷贝只有一个,当该基因变异后由

于丧失的功能得不到额外拷贝基因的补偿就会导致很显著的植物个体形态差异,因此,其基因易于被诱变和进行功能分析,有利于从事深入的分子生物学研究。由于拟南芥具备以上生物学和遗传学特征,在 20 世纪 30 年代即成为遗传学研究的材料,并逐渐成为植物生物学研究各个领域的模式植物,被誉为植物界的果蝇。1996 年各国科学家联合组建了拟南芥基因组测序机构,分别于 1999 年和 2000 年底在英国《Nature》上发表了第二号、第四号和第一号、第三号、第五号染色体的序列分析结果(Lin 等;Mayer 等,1999;Theologis 等;Salanoubat 等;Tabata 等,2000),这标志着拟南芥完整基因组的测序工作已经完成(Arabidopsis Genome Initiative,2000)。绘制出的拟南芥基本基因图谱覆盖了全基因组 125Mb 中的 115.4Mb,经分析共含有 25 498 个基因,对应于 11 000 个蛋白质家族,成为植物科学史上的一个里程碑。目前以拟南芥为材料进行的研究已经深入到植物生长发育的各个领域和各个水平,是基因功能明确最多的一种植物(Curti 等,2000;Sebastien Aubourg 等,2005)。

基于拟南芥基因组和其他植物基因组的同源性,通过对拟南芥基因组的深入研究和分析,人类能够更详尽地了解开花植物独特的代谢过程及各种机制。还可以利用拟南芥基因图谱和基因功能研究的结果来确定其他植物中的有价值基因,并将其应用到农业和园艺生产实践中。在开花研究中,许多已有的研究结果来自于拟南芥,包括以后章节中提到的花器官形成的 ABC 模型、开花的生理生化模型和各个开花路径相关的基因克隆等分子生物学方面的研究,尤其是突变体的筛选和利用为开花研究的深入提供了一个成熟的研究模型和研究系统。

2. 金鱼草

金鱼草(*Antirrhinum majus* L.)又名龙头花、龙口花、洋彩雀,英文名 Snapdragon,为玄参科金鱼草属植物。金鱼草原产地中海,由地中海沿岸引至北欧和北美,现在世界各地广为栽培。金鱼草为多年生草本,但常作一、二年生花卉栽培。植株的株高 20~27 厘米,叶片长圆状披针形。总状花序,花冠筒状唇形,基部膨

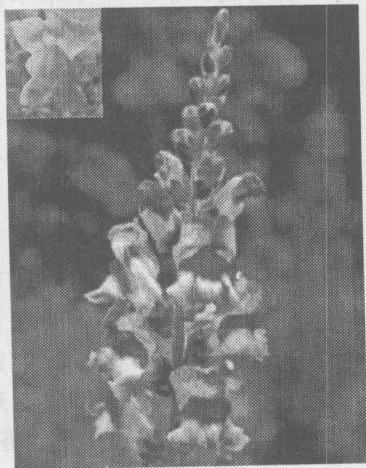


图 1-2 金鱼草花序

大成囊状，上唇直立，2裂，下唇3裂，开展外曲，因此，花形奇特，似金鱼，故得名（图 1-2）。此外金鱼草花色浓艳，有白、淡红、深红、肉色、深黄、浅黄、黄橙等色。可以说除蓝色外，其余各色齐全。另外，其花期长，是园林中最常见的草本花卉。

在生长发育特性方面，金鱼草需要阳光充足，但要防止温度过高的危害，属于长日照花卉，日照时间大于 12 小时有利花芽分化，尤其是中高茎品种。

因金鱼草色彩丰富，近年来培育出很多多倍体品种及优良的一代杂种，不仅花大而密、色彩艳丽、茎秆粗壮高大，而且耐寒性、抗病性都强，既可以进行盆花生产，又可以作为切花使用，在花卉生产中占有重要的地位。因此，开花研究中以花卉作物作为试材进行开花研究，金鱼草就成为了首选的种类。目前金鱼草一系列花分生组织特性基因及光信号诱导基因已经克隆出来（Amaya 等，1999；Schwaz-Sommer 等，1990）。金鱼草的研究结果为拟南芥的一些研究结果进行了补充和发展，共同为开花研究的深入进行奠定了基础。另外金鱼草还是研究植物花色素苷代谢途径的模式植物。

3. 蓝猪耳

蓝猪耳（*Torenia fournieri* Linden）又名夏堇、虎口仔，是玄参科蓝猪耳属（翼萼属）的一年生草本植物。它原产于印度支那半岛，主要分布于亚洲、非洲的热带和亚热带地区，喜欢温暖湿润的气候，不耐寒，适宜作为花坛和地被植物用于夏季花卉的栽培，是一种重要的夏季观花植物。随着近年来育种新技术的应用，许多新花色、花型和株型的品种产生并受到人们的普遍欢迎。除作为重要的夏季观赏花卉以外，由于生长周期短、容易再生、种子小数量多、适合热带气候且具备特殊的裸露胚囊（Tetsuya 等，1998），蓝猪耳还是一种理想的植物细胞分化、花



图 1-3 蓝猪耳植株及花朵的形态

器官发育和授粉受精研究的模式植物。日本科研工作者利用分子育种技术已经成功地进行了蓝猪耳花色、花型的改良和花期的延长 (Aida, 1998; 2000a; 2000b; 2001)。我国目前蓝猪耳再生体系和高效稳定的遗传转化体系已经建立 (李梅兰等, 2005a; 2006), 而且利用该体系进行了一些功能基因组方面的研究。因此, 蓝猪耳将成为热带花卉植物开花机理、花器官发育、授粉受精及花色代谢研究的理想材料。

4. 其他

由于粮食作物在农业生产中的重要性, 有关小麦、水稻、玉米等植物生长发育机理方面的研究已经相当深入, 而且遗传机理方面的研究也比较清晰明了, 其中开花机理也是一个重要的方面。在春化机理研究方面, 冬小麦春化机理的研究已经取得了一些进展, 我国科学家利用 mRNA 差别显示技术已经克隆了春化相关的基因 (赵大中等, 1999), 这为单子叶植物的研究提供了一个不同于拟南芥的植物模型。

水稻在世界的粮食产业中占有重要的地位, 因此, 成为植物研究的一个重要的材料, 到 2002 年 9 月, 我国科学家宣布出色地完成了“水稻基因组工作框架图”的工作, 通过对水稻基因组序列分析, 从无到有, 开发了重复序列识别及注释系统, 为今后的大型植物基因组的序列分析奠定了重要基础。另外通过对水稻全基因组序列分析, 不仅可以获得大量的水稻遗传信息, 而且还有助于全面了解小麦、玉米等其他禾本科农作物的基因组, 从而带动整个粮食作物的遗传机理与基础应用研究。Kyoizuka 等 (2000) 从水稻中已经克隆了与拟南芥 ABC 模型分别对应的各类水稻花器官特性基因, 通过基因表达的原位杂交分析, 提出在水稻中也存在与拟南芥相似的 ABC 模型。

玉米由于是雌雄同株异花植物, 由于其特殊的花器官结构也已经成为了性别分化研究的一个模式植物。另外由于烟草也是一种进行植物研究的模式植物, 因此, 利用烟草进行的开花研究也有一些 (Amaya 等, 1999)。

大多数园林观赏植物的观赏部位是植株的花朵, 因此, 进行花卉植物的成花机理和花期调控研究具有重要的生产实践意义。而进行成花进程以及花期调控和花色代谢方面研究的主要对象是观赏植物本身, 如郁金香、月季、矮牵牛、菊花等观花植物, 因此, 开花研究的大部分应用研究是在观赏植物中进行的。

二、开花研究的主要方向

1. 花芽分化进程

植物花的发育是植物从营养生长向生殖生长转变的结果,在这个转变过程中,相应的分生组织属性也经历了从营养型向生殖型的转变。这个转变过程对于植物的开花研究起着至关重要的作用,因为人们要研究导致分生组织属性发生改变的生理生化机制和遗传机理,就必须以形态分化为基础,建立一个成熟稳定的实验系统,然后在此基础上进行深入的研究。利用拟南芥和金鱼草已经分离了一系列花分生组织特性基因和花器官形成基因,这些都是基于这些植物开花进程的详细而深入了解的基础上进行的。在许多园艺植物中,由于这项研究还未深入进行,因此,花芽分化的形态学研究还是一个主要的组成部分,只有在此基础上才能进行相关生理代谢和遗传学的分析。

2. 花期调节

随着国民经济的发展,人民生活水平的不断提高,人们不仅对花卉的需求量增加,而且对花卉的周年供应也有了迫切的要求。因此,实行花卉反季节栽培,保证周年生产和节假日供应成为园艺工作者面临的一个重要问题,也为生产者提高经济利益提供了契机。在观赏植物的开花研究中,主要的研究内容就是如何进行花期的调节,使植物提早或推迟开花,以满足市场和消费者的需求。

3. 开花诱导及信号传导

植物的成花是内、外因子共同协调的结果。在高等植物的茎尖分生组织转换为花分生组织的过程中,外界环境信号也起着决定的作用,分别为:日长(光周期)和低温(春化作用),其他环境因子对开花有一定的影响,但并非决定因子。在植物的成花过程中,植物首先接受外界环境的诱导,然后进行信号的传导。当植物的生理代谢变化达到适宜开花的程度,即开始花的发端形成花原基,随后形成花器官。植物从花的诱导到花的发端一直是科研工作者研究的一