

# 牡丹、芍药花芽分化的形态学研究

贺 丹, 高小峰, 吕博雅, 王雪玲, 何松林\*

(河南农业大学, 河南 郑州 450002)

**摘要:** 利用石蜡切片技术, 研究了牡丹品种凤丹白(*Paeonia ostii* ‘Fengdanbai’)和芍药品种粉玉奴(*Paeonia lactiflora* ‘Fenyunu’)花芽分化的过程和特点。结果表明: 牡丹花芽分化从6月初到9月中旬, 历时100 d左右; 芍药花芽分化从9月中旬开始, 终于翌年2月上旬, 历时140 d左右。两者花芽分化均可分为6个时期, 即花芽分化初期、苞片原基分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期以及雌蕊原基分化期。牡丹的花芽分化特点是连续和集中, 芍药的花芽分化特点是连续, 但是表现出2个分化高峰。

**关键词:** 牡丹; 芍药; 花芽分化; 形态学

中图分类号: S685.11 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)12-0117-05

## Morphology Research of Flower Bud Differentiation of Tree Peony and Herbaceous Peony

HE Dan, GAO Xiao-feng, LÜ Bo-ya, WANG Xue-ling, HE Song-lin\*

(Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract:** Paraffin section technology was used to investigate the flower bud differentiation process of tree peony Fengdanbai and herbaceous peony Fenyunu. The results showed that the flower bud differentiation process of tree peony started from early June to middle September, which lasted about 100 days; the flower bud differentiation process of herbaceous peony started from middle September to early February next year, which lasted about 140 days. Flower bud differentiation process of tree peony and herbaceous peony could be divided into six periods: early stage of flower bud differentiation, bract primordium differentiation stage, sepal primordium differentiation stage, petal primordium differentiation stage, stamen primordium differentiation stage and pistil primordium differentiation stage. The character of flower bud differentiation process of tree peony was continuous and concentrated; the character of flower bud differentiation process of herbaceous peony was continuous and showed two peaks of differentiation periods.

**Key words:** tree peony; herbaceous peony; flower bud differentiation; morphology

牡丹、芍药同为芍药科芍药属植物<sup>[1-2]</sup>, 被誉为“花中二杰”, 是我国的传统名花。牡丹是一种名贵的园林植物<sup>[3]</sup>, 花型齐全, 花色丰富, 花朵硕大而又富丽端庄、雍容华贵, 深受人们的喜爱; 芍药

是中国乃至世界栽培最悠久的花卉之一, 既有很高的药用价值<sup>[4-6]</sup>, 又有很高的观赏价值。芍药常被人们称为“花相”, 而牡丹常被人们称为“花王”<sup>[7]</sup>。

收稿日期: 2014-06-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(31272189); 国家科技成果转化项目(2012D0001018); 郑州市创新团队项目(10CXTD147); 河南农业大学博士启动基金项目(30600408)

作者简介: 贺 丹(1983-), 女, 河南新乡人, 讲师, 博士, 主要从事园林植物遗传育种。E-mail: dandan990111@163.com

\* 通讯作者: 何松林(1965-), 男, 河南郑州人, 教授, 博士, 主要从事园林植物研究。E-mail: hsl213@163.com

植物花芽分化研究开始较早,特别是苹果<sup>[8-9]</sup>、樱桃<sup>[10-11]</sup>、葡萄<sup>[12]</sup>等果树花芽分化的研究已相当普遍。近些年,对观赏植物花芽分化的研究也比较多。王彩云等<sup>[13]</sup>利用石蜡切片观察了桂花厚瓣金桂的花芽分化过程,把它分为 7 个时期:苞片分化期、花序原基分化期、花蕾原基分化期、顶花花萼分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊分化期,并指出苞片分化期和雄蕊分化期历时长,分化较慢,其他时期历时短,分化较快。宁云芬等<sup>[14]</sup>通过石蜡切片及电子扫描显微技术对新铁炮百合的花芽分化进行观察,结果表明:新铁炮百合在低温贮藏时生长点未进行花芽分化,栽植后 20~30 d 花芽分化开始进行,栽植后 50~60 d 花芽分化完成,整个花芽分化过程约需 40 d。

目前,对牡丹、芍药远缘杂交的研究比较广泛<sup>[15-20]</sup>,两者的花期不遇是影响远缘杂交的一个重要因素,而花芽分化的进程直接关系花期的早晚。国内对牡丹、芍药花芽分化的研究主要集中在分化类型和分化进程上。王宗正等<sup>[21]</sup>利用解剖镜观察了牡丹花芽的形成和分化过程,指出花芽的发育有 3 个年周期,第 1 年周期产生子一代芽的原始体,第 2 年周期产生花原基,第 3 年周期产生种子及果实。王宗正等<sup>[22]</sup>还利用解剖镜观察了芍药花芽的结构和性质,并对花芽分化进程做了系统的观察研究,进一步讨论了芍药、牡丹花型的演化。黄凤兰等<sup>[23]</sup>利用石蜡切片技术对芍药花芽分化过程进行了显微观察,并指出雄蕊和雌蕊有瓣化现象。本研究主要通过石蜡切片技术及观察测量方法,对牡丹、芍药花芽分化过程进行探究和比较,以期为牡丹、芍药的栽培管理和杂交育种研究提供一定的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

试验于 2013 年 5 月—2014 年 3 月在河南农业大学实验基地进行。选用 5 年生的牡丹品种凤丹白和芍药品种粉玉奴为供试材料。

### 1.2 方法

牡丹花芽取自凤丹白,从 2013 年 5 月下旬开始至 10 月上旬结束,每 7 d 取材一次;芍药花芽取自粉玉奴,从 2013 年 8 月下旬开始至 2014 年 3 月上旬结束,每 7 d 取材一次。材料用 FAA 固定液固定 7 d 后脱水包埋,泰维 R-133 型轮转式切片机切片,

切片厚度 8~10  $\mu\text{m}$ ,番红、固绿双层染色,中性树胶封片,切片在 MoticBA310 型显微镜下观察并照相。石蜡切片制作方法参考李和平<sup>[24]</sup>的方法,番红染色时间略加改动,由原来的切片后染色改为材料脱水前染色。每次取 6 枚新鲜花芽置于坐标纸上测量照相。

## 2 结果与分析

### 2.1 牡丹花芽分化过程

据切片观察,牡丹的芽为混合芽,花芽分化始于 6 月初,终于 9 月中旬。大致分为 6 个时期:花芽分化初期、苞片原基分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期以及雌蕊原基分化期。

2.1.1 花芽分化初期 花芽分化初期主要是叶原基的形成期,此时,牡丹的芽处于营养生长阶段,顶端生长点较尖,细胞较小较稠密,在生长点的周围产生叶原基,叶原基呈三指状(图 1A)。此时的芽体较小,尚不饱满(图 1G)。

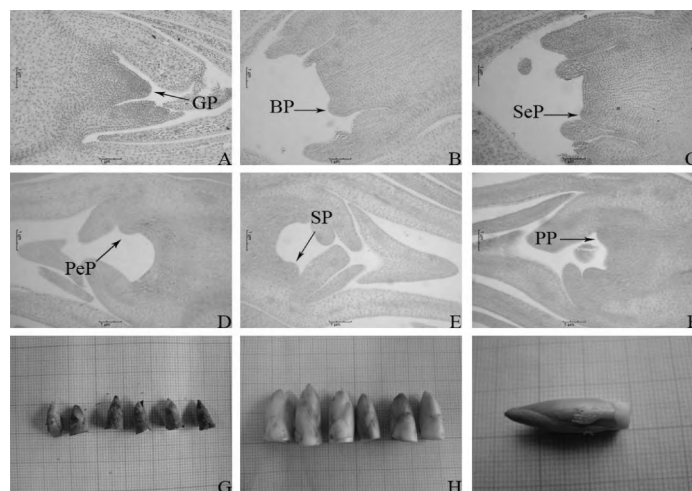
2.1.2 苞片原基分化期 6 月初,在营养条件及激素水平适宜的情况下,牡丹的芽由营养生长转入生殖生长,此时,顶端生长点开始变平变宽,生长点周围形成突起,即为苞片原基(图 1B),苞片原基呈一指状。

2.1.3 萼片原基分化期 6 月下旬,随着苞片的生长,顶端生长点向下凹陷呈杯状,在其内侧形成突起,即萼片原基(图 1C),萼片原基也呈一指状,通常为 1 轮。

2.1.4 花瓣原基分化期 7 月上中旬,随着萼片的伸长,顶端生长点继续变宽、扩大向下凹陷呈杯状的花托盘,在花托盘的内侧边缘形成突起,即花瓣原基(图 1D),由外向内呈同心圆交错产生,外轮较大,内轮较小。

2.1.5 雄蕊原基分化期 8 月中下旬,随着花瓣原基向内层层分化,花瓣原基不断伸长,花托盘进一步凹陷呈深杯状,在花瓣原基基部出现圆滑的颗粒状突起,即为雄蕊原基(图 1E)。此时的芽体已比较饱满,外层芽鳞部分革质化(图 1H)。

2.1.6 雌蕊原基分化期 9 月中旬,雄蕊原基慢慢伸长,以同心圆的形式包裹着花托盘,在花托盘的底部出现数个较大的突起,即为雌蕊原基(图 1F),雌蕊原基慢慢生长呈圆锥形。此时,芽体已非常饱满,外层芽鳞全部革质化,呈现红褐色(图 1I)。



A. 花芽分化初期( $\times 40$ ); B. 苞片原基分化期( $\times 40$ ); C. 萼片原基分化期( $\times 40$ ); D. 花瓣原基分化期( $\times 40$ ); E. 雄蕊原基分化期( $\times 100$ ); F. 雌蕊原基分化期( $\times 100$ ); G. 花芽分化初期的芽; H. 雄蕊原基分化期的芽; I. 雌蕊原基分化期的芽; GP: 生长点; BP: 苞片原基; SeP: 萼片原基; PeP: 花瓣原基; SP: 雄蕊原基; PP: 雌蕊原基

图 1 牡丹花芽分化过程

## 2.2 芍药花芽分化过程

据切片观察,芍药的芽同样为混合芽,花芽分化始于 9 月中旬,终于翌年 2 月上旬。大致可以分为 6 个时期:花芽分化初期、苞片原基分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期以及雌蕊原基分化期。

**2.2.1 花芽分化初期** 芍药开花过后,生理状态逐渐由营养生长向生殖生长过渡,花芽分化初期也是营养生长向生殖生长的过渡期,此时,主要是叶原基的形成期,顶端生长点较尖,呈锐角(图 2A)。芽体较小,由芽鳞紧紧包裹,着生在根基部,尚未露出地面(图 2G)。

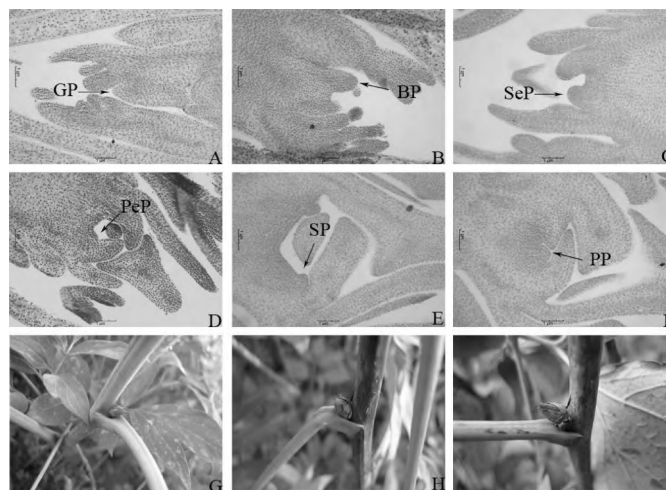
**2.2.2 苞片原基分化期** 9 月中旬,芽鳞变得宽大

厚实,芽体变松。此时的顶端生长点变得宽而平,似馒头状,周围向上产生突起,形成苞片原基(图 2B)。

**2.2.3 萼片原基分化期** 10 月上旬,芽体生长较快,芽鳞间有较大空隙。苞片原基逐渐伸长,顶端生长点向下凹陷,周围形成突起,产生萼片原基(图 2C)。

**2.2.4 花瓣原基分化期** 10 月中下旬,芽体比较饱满,芽子呈淡红色(图 2H)。萼片伸长,顶端向内弯曲,生长点继续凹陷呈杯状花托盘,在萼片原基的内侧出现花瓣原基(图 2D)。

**2.2.5 雄蕊原基分化期** 翌年 1 月下旬,芽体明显饱满,芽鳞呈现红色。花瓣原基伸长呈弯月形,尖端向外微翘,花托盘凹陷呈深杯状,在花瓣原基基部、花托盘内侧出现雄蕊原基(图 2E)。



A. 花芽分化初期( $\times 40$ ); B. 苞片原基分化期( $\times 100$ ); C. 萼片原基分化期( $\times 100$ ); D. 花瓣原基分化期( $\times 100$ ); E. 雄蕊原基分化期( $\times 100$ ); F. 雌蕊原基分化期( $\times 100$ ); G. 花芽分化初期的芽; H. 花瓣原基分化期的芽; I. 雌蕊原基分化期的芽; GP: 生长点; BP: 苞片原基; SeP: 萼片原基; PeP: 花瓣原基; SP: 雄蕊原基; PP: 雌蕊原基

图 2 芍药花芽分化过程

2.2.6 雌蕊原基分化期 翌年 2 月上旬,芽体膨大明显,侧芽中已能观察到叶原基(图 2I),芽体露出地面,呈深红色。雄蕊生长呈长柱形,在花托盘的底部出现数个较大的圆形突起,即雌蕊原基(图 2F)。

### 3 结论与讨论

通过对牡丹、芍药芽的切片观察及测量,发现牡丹、芍药的芽都为混合芽,花芽分化都是在营养生长末期开始,分化过程大致分 6 个时期:花芽分化初期、苞片原基分化期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期以及雌蕊原基分化期。

牡丹花芽分化历时 100 d 左右,苞片原基从 6 月初开始分化,萼片原基从 6 月下旬开始分化,花瓣原基从 7 月上中旬开始分化,雄蕊原基从 8 月中下旬开始分化,雌蕊原基比雄蕊原基出现稍晚,从 9 月中旬开始分化。这与王莲英<sup>[25]</sup>的试验结果基本一致,个别时期提前一些,可能是由于郑州地区秋季平均气温高于北京,温度对牡丹花芽分化的启动时间有很大的影响<sup>[26]</sup>。

芍药花芽分化历时 140 d 左右,苞片原基从 9 月中旬开始分化,萼片原基从 10 月上旬开始分化,花瓣原基从 10 月中下旬开始分化,雄蕊原基从翌年 1 月下旬开始分化,雌蕊原基从翌年 2 月上旬开始分化。这与何小弟等<sup>[27]</sup>、黄凤兰等<sup>[23]</sup>的试验结果略有出入,雄蕊原基分化期早于何小弟等<sup>[27]</sup>的试验结果,但晚于黄凤兰等<sup>[23]</sup>的试验结果,这可能与气候环境及品种特性有关,何燕红等<sup>[28]</sup>对孔雀草花芽分化和花药发育的研究也表明,孔雀草的花芽分化起始时间和持续时间与品种和播种季节有关,孔雀草在秋季播种开花更早。雄雌蕊原基的出现期发生于第 2 年的春天,几乎同时出现或雌蕊原基略晚于雄蕊原基出现,这与王宗正等<sup>[22]</sup>的试验结果比较一致。

牡丹的花芽分化比较连续和集中,从 6 月到 9 月基本分化完成,而芍药的花芽分化既连续又表现出 2 个分化高峰,即 9、10 月以及翌年的 1、2 月,这可能是 10 月以前气温较适合花芽分化,10 月到翌年 1 月气温较低,花芽分化比较缓慢,1 月以后气温回升,花芽分化加快。黄冬华等<sup>[29]</sup>对金边瑞香花芽分化的研究也指出,金边瑞香的花芽分化时期长达 7 个月,由于受温度的影响,分化进程也表现出 2 个分化高峰。

在牡丹、芍药远缘杂交中,由于二者的花期不遇给育种工作带来很大困难,特别是在以芍药为父本的反交中,一般需要将上年的芍药花粉保存至下年使用,花粉活力大大降低,杂交亲和性受到很大影

响,本试验对牡丹、芍药花芽分化进行研究,以期能人为给予其适当的气候环境,达到提前或延迟开花的目的,从而为远缘杂交育种工作提供一定的理论依据和技术支持。

#### 参考文献:

- [1] 王荣花,刘雅莉,李嘉瑞.不同发育阶段牡丹和芍药切花开花生理特性的研究[J].园艺学报,2005,32(5):861-865.
- [2] 苑庆磊,于晓南.牡丹、芍药花文化与我国的风景区园林[J].北京林业大学学报:社会科学版,2011,10(3):53-57.
- [3] Beruto M, Lanteri L, Portogallo C. Micropropagation of tree peony (*Paeonia suffruticosa*) [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2004, 79: 249-255.
- [4] 周强,栗占国.白芍总苷的药理作用及其在自身免疫性疾病中的应用[J].中国新药与临床杂志,2003,22(11):687-691.
- [5] 何峰,牟景丽,郑林,等.赤芍与辛芍组方中没食子酸、芍药内酯苷在大鼠体内的药动学比较[J].中国药理学通报,2014,30(2):275-278.
- [6] 陈琦,陈素红,吕圭源,等.芍药提取物对老年自发性高血压大鼠血压、血脂以及肝功能的影响[J].浙江中医药大学学报,2013,37(2):187-192.
- [7] 高志民,王雁,王莲英.牡丹、芍药繁殖与育种研究现状[J].北京林业大学学报,2001,23(4):75-79.
- [8] 曹尚银,张秋明,朱志勇,等.苹果花芽孕育蛋白质组学初步分析[J].中国农业科学,2007,40(10):2281-2288.
- [9] 王晓玲.苹果花芽生理分化期间多胺与激素的关系[D].石家庄:河北农业大学,2005.
- [10] 刘婧,孙培琪,史作安,等.甜樱桃花芽形态分化敏感期的研究[J].华北农学报,2011,26(增刊):287-289.
- [11] 王玉华,曲桂敏,沈向,等.欧洲甜樱桃 (*Cerasus avium* (L.) Moench) 花芽分化的研究[J].山东农业大学学报:自然科学版,2001,32(3):373-376.
- [12] 赵文东,孙凌俊,徐静,等.薄膜温室葡萄花芽分化规律的研究[J].果树学报,2006,23(1):9-12.
- [13] 王彩云,高莉萍,鲁涤非,等.‘厚瓣金桂’桂花花芽形态分化的研究[J].园艺学报,2002,29(1):52-56.
- [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] 肖佳佳.芍药属杂交亲和性及杂种败育研究[D].北京:北京林业大学,2010.
- [16] 何桂梅.牡丹远缘杂交育种及其胚培养与体细胞胚发生的研究[D].北京:北京林业大学,2006.
- [17] 侯甲男.牡丹芍药组间远缘杂交及‘凤丹’多倍体诱导初探[D].郑州:河南农业大学,2013. (下转第 124 页)

### 3.3 庙岛植物区系的温带特征明显

该地区温带分布属所占比例较全国同型属所占比例高,为 52.4%,优势现象明显;从种的分布类型成分(温带成分占 79.8%)来看,也证明了这一点。

### 3.4 庙岛植物区系具有一定的古老性

这与东亚植物区系的本质特征是一致的,世界性单型属和少型属占区系总属数的 11.8%,它们多为演化上比较原始的类群。

### 3.5 滨海植物区系成分丰富

庙岛群岛作为独立的海岛地理单元,与大陆长期隔离后,由于受海岛独特的生态环境影响拥有较多的滨海植物,如肾叶打碗花(*Calystegia soldanella*)、单叶蔓荆、砂引草(*Messerschmidia rosmarini-folia*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、滨藜(*Atriplex patens*)、筛草(*Carex kobomugi*)、攀缘天门冬(*Asparagus brachyphyllus*)、紫花补血草、珊瑚菜(*Glehnia littoralis*)、蒙古鸦葱(*Scorzonera mongolica*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)等。

### 3.6 庙岛种子植物种的生活型分析

庙岛种子植物种的生活型组成特点是高位芽植物、地面芽植物、1 年生植物和隐芽植物占总数的比例均较大,而地上芽植物占的比例较小。

#### 参考文献:

- [1] 赵善伦,吴志芬. 山东植物区系地理[M]. 济南:山东地图出版社,1997:158-194.
- [2] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. 云南植物

研究,1979(增刊):1-139.

- [3] MacArthur R H, Wilson E O. The theory of island biogeography[M]. New Jersey: Princeton University Press, 1967.
- [4] Elliman T. Vascular flora and plant communities of the Boston Harbor islands[J]. Steuben Maine: Northeastern Naturalist, 2005, 12(3): 49-74.
- [5] 王国名. 浙江舟山群岛种子植物区系的研究[J]. 浙江林学院学报, 1998, 15(2): 181-186.
- [6] 施得法. 台州列岛植物区系的研究[J]. 浙江林学院学报, 1996, 13(1): 48-52.
- [7] 宋国元, 曹同, 姚建新. 杭州湾滩浒岛种子植物区系的研究[J]. 广西植物, 2005, 25(1): 1-7.
- [8] 咎启杰, 廖文波, 陈继敏, 等. 广东内伶仃岛植物区系的研究[J]. 西北植物学报, 2001, 21(3): 507-519.
- [9] 山东植物志编辑委员会. 山东植物志[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1986: 280-564.
- [10] 王荷生, 张德镗. 华北地区种子植物区系研究[J]. 云南植物研究, 1995(增刊): 32-54.
- [11] 李锡文. 中国种子植物区系成分分析[J]. 云南植物研究, 1983, 17(4): 13-16.
- [12] 张伟, 赵善伦. 山东维管植物特有种的生物多样性分析[J]. 山东农业大学学报, 2000, 31(4): 363-368.
- [13] 臧德奎. 山东省特有植物的研究[J]. 植物研究, 1994, 14(1): 48-57.
- [14] 应俊生, 张玉龙. 中国种子植物特有属[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [15] 王伯荪, 余世孝, 彭少麟. 植物群落学实验手册[M]. 广州: 广东教育出版社, 1996.

(上接第 120 页)

- [18] 张栋. 牡丹远缘杂交及部分杂交后代的 AFLP 分子标记鉴定[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [19] 荆丹丹, 刘政安, 李新旭, 等. 牡丹远缘杂种‘和谐’育性的初步研究[J]. 林业科学, 2011, 47(10): 59-62.
- [20] 郝青, 刘政安, 舒庆艳, 等. 中国首例芍药牡丹远缘杂交种的发现及鉴定[J]. 园艺学报, 2008, 35(6): 853-858.
- [21] 王宗正, 章月仙. 牡丹花芽的形态发生及其生命周期的观察[J]. 山东农业大学学报, 1987, 18(3): 9-16.
- [22] 王宗正, 章月仙. 从芍药的花芽分化试论芍药的花型形成和演化[J]. 园艺学报, 1991, 18(2): 163-168.
- [23] 黄凤兰, 牛红云, 孟凡娟, 等. 芍药花芽分化过程的显微研究[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(30): 57-61.

- [24] 李和平. 植物显微技术[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2009.
- [25] 王莲英. 牡丹品种花芽形态分化观察及花型成因分析[J]. 园艺学报, 1986, 13(3): 203-207.
- [26] 莫宁捷, 吕长平, 成明亮, 等. 菏泽牡丹引种到长沙地区后的花芽分化[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2008, 34(2): 193-195.
- [27] 何小弟, 张远兵, 王静, 等. 芍药花芽形态分化的解剖学观察初探[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(3): 719-720, 722.
- [28] 何燕红, 艾叶, 吴颖, 等. 孔雀草花芽分化和花药发育[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(2): 18-24.
- [29] 黄冬华, 周超华, 魏国汶, 等. 金边瑞香花芽形态分化研究[J]. 园艺学报, 2003, 30(3): 349-351.