

DOI:10.12171/j.1000-1522.20230330

百合与花韭花朵开放过程的解剖观察

逯久幸 朱晓仪 王珂珺 刘梦 许朵朵 赵理想 李永华 刘红利

(河南农业大学风景园林与艺术学院, 河南省优质花卉蔬菜种苗工程技术中心, 河南 郑州 450002)

摘要:【目的】花的开放过程伴随着各种花器官,特别是花瓣的协调运动,然而花瓣运动和花朵开放的机制尚不清楚。本研究通过对百合和花韭花朵开放的物理过程和表皮细胞解剖观察,探讨两者花瓣开放运动机理与解剖结构的异同。【方法】以东方百合“西伯利亚”和花韭“玫红”为试验材料,结合解剖学和生理学方法,测量不同开放时期的花瓣长度,统计细胞数量,并观察细胞的形态变化,分析影响花朵开放的影响因素。【结果】百合花朵开放过程分为 5 个时期(S1~S5),S1—S5 期花瓣长度逐渐增长且细胞形态发生明显变化。S1—S2 期细胞数量明显增长且内表皮细胞数量增长显著大于外表皮,但 S2—S5 期细胞数量增长不明显。花韭花朵开放过程分为 3 个过程(T1~T3),T1—T3 期花瓣长度和细胞形态均无明显变化,在 T1 和 T3 时期,内表皮细胞数量大于外表皮细胞数量,但 T2 期则相反。【结论】百合内外表皮细胞数量在 S2 期存在明显差异,促使百合花瓣突然绽放,S3、S4 和 S5 3 个时期内外表皮细胞数量差异较小,可能是由于细胞的膨胀生长导致花瓣进一步开放,直到花朵枯萎凋谢;花韭在 T2 时期外表皮细胞数量明显大于内表皮,在 T3 时期内表皮细胞数量明显大于外表皮,推测花瓣两侧细胞数量不对称增长是导致花韭在 T2 期花朵开放 T3 期闭合的原因。

关键词: 百合;花韭;开花过程;解剖观察;花瓣运动

中图分类号: S682.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2025)03-0107-09

引文格式: 逯久幸,朱晓仪,王珂珺,等.百合与花韭花朵开放过程的解剖观察[J].北京林业大学学报,2025,47(3):107-115. Lu Jiuxing, Zhu Xiaoyi, Wang Kejun, et al. Anatomical observation of blooming process of lily and Chinese leek flowers [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(3): 107-115.

Anatomical observation of blooming process of lily and Chinese leek flowers

Lu Jiuxing Zhu Xiaoyi Wang Kejun Liu Meng Xu Duoduo Zhao Lixiang
Li Yonghua Liu Hongli

(College of Landscape Architecture and Art, Henan Agricultural University, Henan High Quality Flower and Vegetable Seedling Engineering Technology Center, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: [Objective] The process of flower blooming is accompanied by the coordinated movement of various flower organs, especially petals, however, the mechanism of petal movement and flower blooming is still unclear. In this study, the physical process of flower blooming and epidermal cell anatomy of two different flowers of the same family, “lily” and “Leek”, were observed to understand the similarities and differences of blooming mechanism and anatomical structure of lily and leek petals. [Method] Using Oriental lily “Sibirica” and Isoetes “Rose-red” as experimental materials, the factors promoting the blooming of Oriental lily and isoetes were studied by measuring the length of petals, counting the number of cells and observing the morphological changes of cells in different blooming periods by anatomical and physiological methods. [Result] The blooming process of lily flowers can be divided into five stages: S1–S5 stage. The length of petals gradually increased and the cell morphology changed obviously in S1–S5 stage. The number

收稿日期: 2023-11-17 修回日期: 2025-01-08

基金项目: 河南省科技攻关(242102110268), 河南省高等学校重点科研项目(25A220001)。

第一作者: 逯久幸, 副教授。主要研究方向: 园林植物资源与育种。Email: lujiuxing@henau.edu.cn 地址: 450002 河南省郑州市河南农业大学文化路校区风景园林与艺术学院。

责任作者: 刘红利, 副教授。主要研究方向: 园林植物资源与育种。Email: liuhongli1221@sina.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

of cells increased significantly in S1–S2 stage and the number of inner epidermal cells increased significantly than that in outer epidermis, but the number of cells in S2–S5 stage didn't increase significantly. The flower blooming process was divided into three processes: T1–T3. There were no significant changes in petal length and cell morphology in T1–T3. The number of inner epidermal cells was greater than that of outer epidermal cells in T1 and T3, but the opposite was true in T2. [Conclusion] There were obvious differences in the number of epidermal cells inside and outside the lily in S2 stage, which promoted the sudden blooming of lily petals. The difference in number of epidermal cells inside and outside the lily in S3, S4 and S5 stages was small, which may be due to the expansion and growth of cells leading to further blooming of petals until the flowers withered and faded. The number of epidermal cells in the T2 stage was significantly greater than that in the inner epidermis, and the number of epidermal cells in the T3 stage was significantly greater than that in the T3 stage. It is speculated that the asymmetric growth of the number of cells on both sides of petals is the reason for the opening and closing of the flowers in T2 stage.

Key words: lily; Chinese leek; blooming process; anatomical observation; petal movement

花是被子植物的重要生殖结构,花的开放使雌蕊暴露在外,以利于传粉受精,是植物繁衍的关键步骤,对植物个体和子代的发育具有重要意义^[1-3]。植物的开花运动受到内部因素和外部环境因素的影响。花朵的开放过程伴随着各种花器官,特别是花瓣的协调运动^[2]。花瓣的运动方式分为3种类型:(1)水的吸收和流失引起的运动,与细胞伸长生长无关。如蝇子草属植物 *Silene saxifraga* 的花在白天闭合、夜晚开放,这种开闭现象是由于白天失水夜晚水分回流造成的^[4]。(2)花瓣特定区域的细胞死亡。如牵牛(*Pharbitis nil*)的花朵开放是由中脉两侧的细胞扩张差异造成的,而这种细胞扩张差异主要是由于花朵开放前 2 d 中侧内表皮细胞死亡而丧失细胞膨大能力造成的^[5]。(3)不同时期的生长速率。如高粱菜属(*Kalanchoe*)幼花的开放和闭合运动比老花更强^[6]。不同物种花朵开放的模式也不相同,一些植物的花开放后便不会闭合,直到花朵枯萎凋谢,花期结束。如马齿苋(*Portulaca oleracea*)的花期只有 1 d,早上花朵开放,晚上枯萎^[7]。而有些植物的花在一天的特定时间段开放和闭合,这种周期性的开放和闭合可以持续数日,直到花瓣枯萎脱落。如紫茉莉(*Mirabilis jalapa*)^[8-9]和睡莲(*Nymphaea tetragona*)^[10]。

花朵的开放受到光照、温度等外部环境因素的调节^[11]。光照是植物花朵开放的主要刺激因素,如马齿苋(*Portulaca oleracea*)植物的花由黑暗转到光照条件下 1 h 花蕾便迅速开放^[12]。Bialeski 等^[10]发现光照是洋桔梗(*Eustoma grandiflorum*)花完全开放的必要条件,当持续黑暗长于 12 h,洋桔梗的花仅能部分打开,直到移到光照条件下才能迅速完全打开。温度也是影响植物花朵开放的重要环境因子。郁金香(*Tulipa gesneriana*)花瓣在早上温度升高时花瓣内表皮迅速增长,外表皮则不会,温度降至 10℃ 左右

时外表皮细胞迅速生长,低于内表皮细胞最佳生长温度,从而由花瓣两侧不对称生长引起花瓣的运动^[13]。蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)的花在温度升至 20℃ 时会保持开放,温度低于 15℃ 时花便会闭合^[14]。此外,植物激素如生长素、赤霉素、乙烯、脱落酸等也参与植物花朵开放的调控^[15-16]。

植物界呈现出多样的花朵开放模式,百合(*Lilium spp.*)以其大而雪白、芳香的花朵在国际切花市场上占有重要地位^[17-18]。花韭(*Ipheion uniflorum*)其花色众多,易种植,结球繁殖,适于花坛或岩石景观种植,观赏价值极高^[19]。百合花朵开放后,其花瓣呈现出一种持续开放的状态,直至自然枯萎凋谢,期间并不伴随花瓣的周期性闭合。花韭在开花后展现出一种独特的日节律性花朵开放行为,其花瓣在开放后不久便会在一天内自动闭合。百合与花韭在花朵开放模式上存在显著差异,然而促使其花朵开放的运动机理和解剖结构是否也存在差异尚不清楚。本研究通过对东方百合“西伯利亚”和花韭“玫红”花朵开放的物理过程和表皮细胞解剖观察,了解百合与花韭花朵开放运动机理和解剖结构的异同。

1 材料与方法

1.1 材料

百合品种为东方百合‘西伯利亚’(lily Oriental hybrid ‘Siberia’)^[20-22],于 2022 年 4 月购自郑州市陈砦花卉市场,取 50 枝生长状况良好,完全开放周径 13 ~ 16 cm 的切花瓶插保存于培养箱中((22 ± 2)℃ 16 h 光照/8h 黑暗)。每日 10:00 换置清水,水位线位于全株高 1/3^[23]。

花韭品种为花韭‘玫红’(*Ipheion uniflorum* ‘Charlotte Bish’),花苗于 2022 年 2 月购自郑州市陈砦花卉市场,将盆栽花苗置于培养箱中((22 ± 2)℃,

16 h 光照/8 h 黑暗), 于 3—5 月花期摘取花瓣备用。

1.2 方法

1.2.1 百合和花韭处理

选取生长健壮, 长势一致的百合和花韭花瓣。为了方便区分, 将百合整个花被片自下而上分为 3 个区域分别命名为 a 区、b 区、c 区, 花韭整个花被片自下而上分为两个区域分别命名为 a 区、b 区, 如图 1 所示。

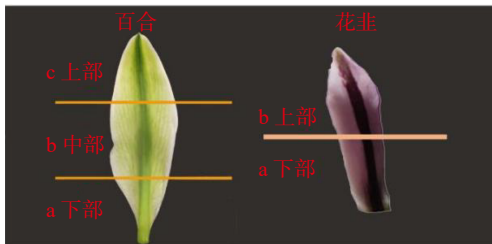


图 1 百合和花韭花瓣分区

Fig. 1 Partition of lily and Chinese leek petals

1.2.2 花朵开放阶段观察

选择长势大小一致的切花百合和花韭, 将其放在室温环境下, 使用相机每隔 1 h 对其进行拍照记录观察。将百合花朵开放过程分为 5 个时期, 分别为 S1 ~ S5 期^[24], 将花韭花朵开放过程分为 3 个时期, 分别为 T1 ~ T3 期。

1.2.3 花被长度测量

在花瓣的花梗基部与花瓣连接处使用刀片将花瓣完全切割下来, 使用游标卡尺(0.05 mm)紧贴花瓣基部, 测量花瓣的长度。百合花瓣内表皮的长度每隔 2 d 测量一次, 持续 14 d; 花韭花瓣内表皮的长度在一天之内每隔 2 h 进行测量, 持续 14 h。每个花瓣重复测量 3 次取平均值。

1.2.4 花瓣解剖结构观察

在百合花朵开放 S1 ~ S5 期 5 个时期和花韭花朵开放 T1 ~ T3 期 3 个时期, 每个时期使用刀片横切花瓣, 用镊子将百合花瓣 3 个区域和花韭 a 区的内外表皮撕下, 对不同区域的花瓣内外表皮制作玻片, 置于光学显微镜下观察细胞形状和统计细胞数量, 并计算细胞膨胀系数(前一花期/后一花期)。对

于花瓣基部形态的解剖学观察, 将上部, 即近轴表皮和维管束之间的薄壁组织定义为 ADSP; 底部, 即远轴表皮和维管束之间的薄壁组织定义为 ABSP^[25]。分别选取百合 S1 ~ S5 期 5 个花朵开放时期和花韭 T1 ~ T3 期的内层花瓣, 采用徒手切片法对基部中轴进行纵切, 放置在 20 倍体视显微镜下观察纵截面, 并计算纵截面 ADSP、ABSP 的厚度, 两者之间的比值和细胞数目。每个生物学重复 3 次。

1.2.5 数据分析

使用软件 Motic Image Plus 对细胞进行拍摄与测量, 运用 Photoshop、procreate 对细胞数量进行测算。使用 Excel 2007 对数据进行统计。使用 SPSS 和 Graphpad 9 对数据进行方差分析和图形的绘制。

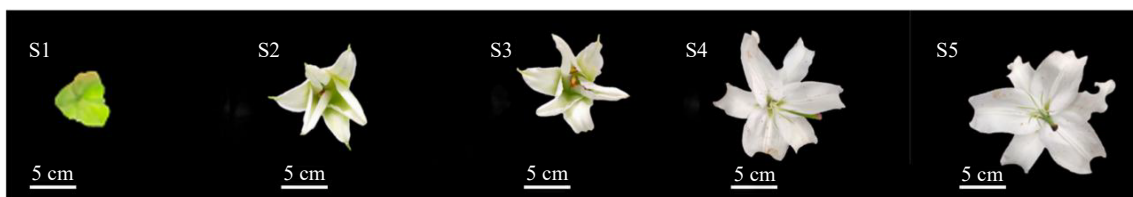
2 结果与分析

2.1 百合和花韭花朵开放的物理过程

百合花朵开放阶段分为 5 个时期, 分别命名为 S1 期(花瓣紧闭, 完全收拢状态)、S2 期(外侧花瓣微展, 表面颜色由绿渐渐向白色过度)、S3 期(6 枚花瓣完全分离, 花瓣先端微微外张)、S4 期(花瓣向外卷曲, 整体呈现白色, 开放角度小于 90°)、S5 期(花瓣展平, 向外卷曲程度较大)(图 2)。

百合花朵开放过程分为: 蕾期(图 3a~c), 花萼的边缘卡在花瓣中脉的凹槽中, 整个花蕾不能打开; 迸裂期(图 3d), 花瓣不断生长中脉变得细长, 逐渐解除对花萼边缘的束缚, 导致外层花瓣的突然迸裂; 迅速开放期(图 3e~g), 花瓣边缘生长比中脉生长快, 边缘产生的推力逐渐将中脉向外推, 导致中脉的顶部向外弯曲; 反卷期(图 3h~i), 花瓣张裂后, 花瓣中脉将花被片拉开, 使它们逐渐地反曲。

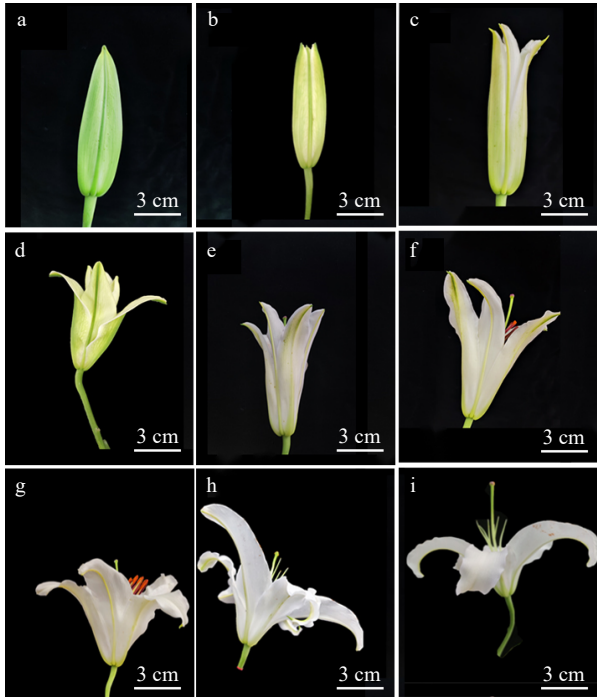
花韭花朵开放过程分为 3 个时期, 分别为 T1 期(花韭未展开时)、T2 期(花韭完全开放)、T3 期(花韭因外部原因重新闭合)。观察发现, 早上 7 点花韭处于花苞状态(图 4a), 上午 10 点气温升高至 22℃ 相对湿度为 35%, 花瓣完全开放, 开花角度最大可达 120°(图 4b)。夜晚 8 点温度降至 10℃ 时, 相对湿度为 47%, 花瓣由完全开放变为收拢状态, 开花角度维持在 30°左右(图 4c)。



S1. 蕾期; S2. 初开期; S3. 盛开前期; S4. 盛开后期; S5. 衰败期

图 2 百合 5 个花朵开放时期

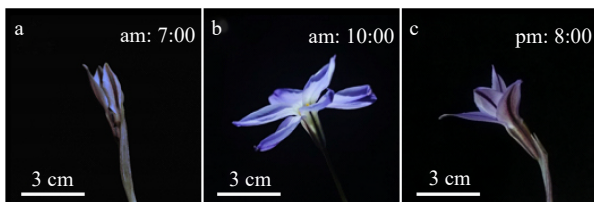
Fig. 2 Five blooming periods of lily flowers



a~c. 百合蕾期形态变化; d. 百合初开期形态变化; e~g. 百合盛花期形态变化; h~i. 百合花瓣反卷期形态变化

图3 百合花瓣开放形态变化

Fig. 3 Morphology changes of lily petals in blooming process



a. 花韭蕾期; b. 花韭盛花期; c. 花韭收拢期

图4 花韭花朵开放变化

Fig. 4 Blooming changes of Chinese leek flowers

2.2 百合和花韭花被片长度变化

百合花朵在开放过程中外层花被片的内表皮呈现逐步增长的趋势,从第6天开始花被片显著伸长(图5a)。花韭花朵开放过程中花瓣内表皮长度没有明显变化,几乎不伸长,在花被完全展开时其内表皮

长度最长,为28.4 mm,随后花瓣合拢,内表皮长度下降了1.29 mm(图5b)。

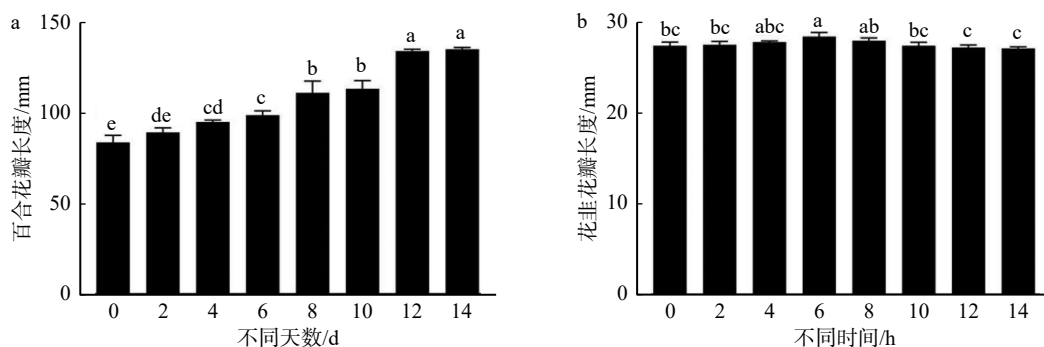
2.3 百合和花韭花朵开放过程解剖观察

2.3.1 花朵开放过程中内外表皮细胞形态观察

对百合和花韭花朵开放不同阶段内外表皮制作切片观察,发现百合花瓣S1期花被内表皮细胞呈近正方形,下半部有气孔分布,外表皮细胞形态较内表皮较为狭长,a至c区的细胞大小逐渐变大,细胞排列紧密(图6 S1A~B、图7 S1A~D)。S2期细胞成矩形,外表皮细胞呈现多边形,百合花瓣顶端裂开(图6 S2A~B)。S3期细胞形状发生明显变化,外表皮上部呈现拼图状,双侧呈波浪形,细胞之间孔隙更小细胞之间排列更加紧密(图6 S3A~S3B、图7 S3A~S3D)。S4期时外表皮自下而上的细胞形状均发生了相应的变化,呈现拼图状(图6 S4B、图7 S4B、S4D);内表皮细胞明显增大(图6 S4A、图7 S4A、S4C)。花韭T1~T3期内表皮的细胞长宽较为接近,外表皮细胞形态细长(图6 T1A~T3A、T1B~T3B)。与百合相比,花韭T1期至T3期花瓣内外表皮细胞形状未发生明显变化(图6)。

2.3.2 花朵开放过程中内外表皮细胞数量变化

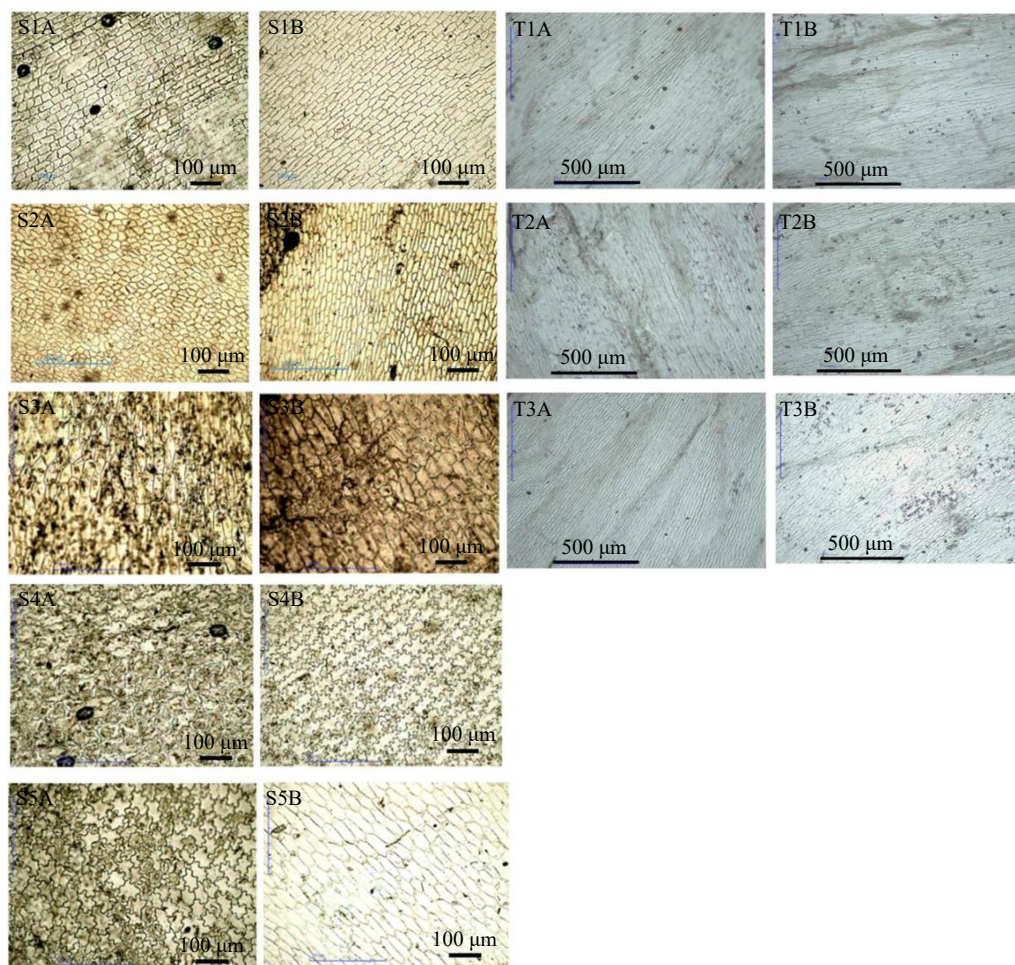
观察发现,百合花朵开放过程中S1期至S2期,内表皮细胞数目从454增至750,之后细胞数量急剧减少并逐渐趋于稳定(表1)。S2期至S3期花朵开放状态下,内表皮细胞膨胀系数为5.08(表2),在此阶段细胞急剧膨胀,细胞体积大幅度增加。且可发现自S2期之后内表皮细胞的膨胀系数总体上大于外表皮(表2),说明在花朵开放时,内表皮细胞体积增长比外表皮细胞大。花韭自T1期开放状态至T2期完全成花时,内表皮细胞数量减少,外表皮细胞数量增多,其内表皮膨胀系数(T1期/T2期)为1.75,外表皮细胞膨胀系数为0.82。自T2期完全成花状态下至T3期花瓣重新收拢时,内表皮细胞急剧增多,外表皮细胞数量减少,其内表皮膨胀系数为



不同小写字母表示不同时间段百合花韭开花长度差异显著($P < 0.05$)。

图5 百合和花韭外围花被片的长度变化

Fig. 5 Variation in perianth segment length of lily and Chinese leek



S1A. 内表皮 a 区; S1B. 外表皮 a 区; S2A. 内表皮 a 区; S2B. 外表皮 a 区; S3A. 内表皮 a 区; S3B. 外表皮 a 区; S4A. 内表皮 a 区; S4B. 外表皮 a 区; S5A. 内表皮 a 区; S5B. 外表皮 a 区; T1A. 内表皮 a 区; T1B. 外表皮 a 区; T2A. 内表皮 a 区; T2B. 外表皮 a 区; T3A. 内表皮 a 区; T3B. 外表皮 a 区

图6 百合和花韭 a 区内外表皮细胞变化

Fig. 6 Changes in inner and outer epidermal cells in region a of lily and Chinese leek

0.44, 外表皮膨胀系数为 1.91, 内表皮膨胀系数小于外表皮(表 3)。

2.4 花朵开放过程基部纵截细胞学观察

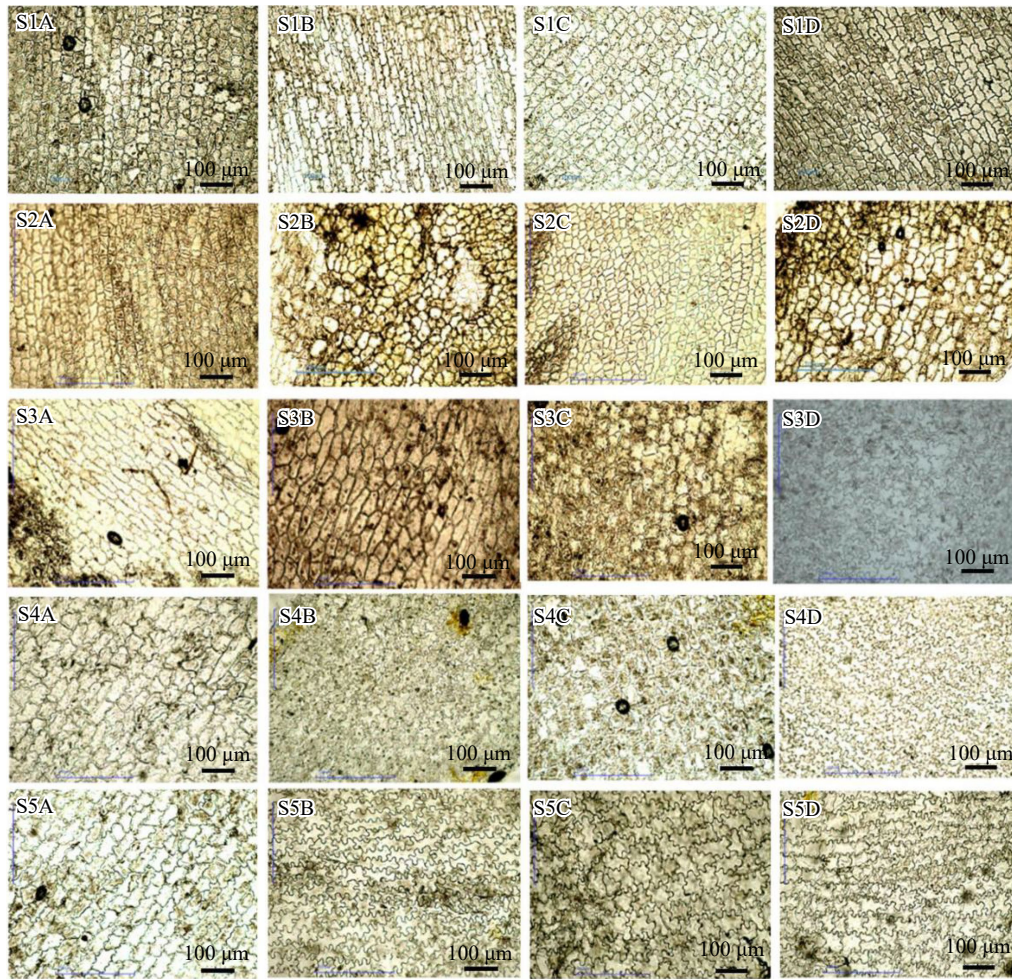
由图 8 可知, 百合花朵开放期间中轴距外表皮 (ABSP) 的距离区间在 0.9 ~ 1.8 mm 之间(图 8a), 距内表皮 (ADSP) 的距离区间在 1.3 ~ 2.6 mm 之间(图 8b), 整体上呈现显著上升的趋势。并且发现 S1 期至 S2 期, ADSP/ABSP 的比值显著性增长, 而后的每一时期, 比值均保持在 1.00 以上, 说明花朵不同开放阶段 ADSP 值均大于 ABSP, 即中轴距内表皮的距离大于中轴至外表皮(图 8d)。S1 期花朵开放状态下中轴至内表皮 (ADSP) 值处于 1.2 ~ 1.4 mm 之间, 当开放状态达到 S2 期时, ADSP 值激增, 涨幅约 0.6 mm, 并且在 S1 期过渡到 S2 期时, ADSP 细胞数量呈现显著性增长, 导致了在此时期花瓣由紧闭转变为顶端出现开口(图 8b、c), 表明百合花朵开放处于 S1 至 S2 期时, 基部细胞数量大量增长。

由图 9 可知, 花韭花朵开放期间中轴距内表皮

的距离 (ADSP) 整体上先增加后降低, 并且在 T2 期花朵完全开放状态下, ADSP 的厚度显著大于 T1 期和 T3 期, 即花朵完全展开时 ADSP 的厚度最大(图 9b); 花韭在花朵开放的 3 个阶段, 中轴距外表皮的距离 (ABSP) 没有明显的变化, 但是整体上 ABSP 的厚度显著大于 ADSP 的厚度(图 9a、b)。T3 期 ABSP 厚度大于 T1 期 T2 期, T2 期厚度与 T3 期相差较小。在花朵开放的过程中, ADSP 基部细胞数量较 T1 期相比呈现增长趋势(图 9c)。通过比较 ADSP 与 ABSP 比值, 发现 T2 期比值大于其余时期, 即 ADSP/ABSP 在花朵完全打开时期比值最大(图 9d)。

3 结论与讨论

开花标志着植物由营养生长到生殖生长的转变, 确保下一代的接种和物种的连续性^[26]。植物开花受内源性因素和外界环境因素的控制, 为了适应多样的生长环境, 被子植物进化出不同的花朵开放模式^[27]。在植物生长发育过程中, 花器官的细胞生



S1A. 内表皮 b 区; S1B. 外表皮 b 区; S2A. 内表皮 b 区; S2B. 外表皮 b 区; S3A. 内表皮 b 区; S3B. 外表皮 b 区; S4A. 内表皮 b 区; S4B. 外表皮 b 区; S5A. 内表皮 b 区; S5B. 外表皮 b 区; S1C. 内表皮 c 区; S1D. 外表皮 c 区; S2C. 内表皮 c 区; S2D. 外表皮 c 区; S3C. 内表皮 c 区; S3D. 外表皮 c 区; S4C. 内表皮 c 区; S4D. 外表皮 c 区; S5C. 内表皮 c 区; S5D. 外表皮 c 区

图 7 百合 b 区 c 区内外表皮细胞变化

Fig. 7 Changes in epidermal cells in area b and c of lily

表 1 百合各个时期视野中细胞数目

Tab. 1 Number of cells in the visual field at different periods of lily

时期	内表皮a	内表皮b	内表皮c	外表皮a	外表皮b	外表皮c
S1	454.00 ± 55.03 b	335.00 ± 71.13 b	325.00 ± 56.79 b	472.00 ± 217.15 a	303.00 ± 15.72 b	378.00 ± 11.13 a
S2	750.00 ± 58.39 a	418.00 ± 60.06 a	479.00 ± 119.93 a	561.00 ± 60.02 a	353.00 ± 43.13 a	406.00 ± 25.17 a
S3	148.00 ± 19.08 c	204.00 ± 17.35 c	208.00 ± 32.74 c	162.00 ± 11.53 b	141.00 ± 12.29 c	113.00 ± 11.36 c
S4	131.00 ± 10.15 c	110.00 ± 18.19 d	149.00 ± 18.52 c	163.00 ± 10.82 b	117.00 ± 18.68 c	154.00 ± 24.06 b
S5	163.00 ± 32.51 c	104.00 ± 17.35 d	105.00 ± 27.84 c	192.00 ± 4.36 b	125.00 ± 6.56 c	138.00 ± 10.82 bc

注: 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

表 2 百合内外表皮的膨胀系数 (前一花期/后一花期)

Tab. 2 Expansion coefficients of inner and outer epidermis of lily (the previous blooming stage/the later blooming stage)

时期	内表皮a	内表皮b	内表皮c	外表皮a	外表皮b	外表皮c
S1 ~ S2	0.60 ± 0.45 b	0.80 ± 0.07 c	0.69 ± 0.06 c	0.83 ± 0.31 b	0.87 ± 0.16 b	1.26 ± 0.08 b
S2 ~ S3	5.08 ± 1.20 a	2.04 ± 0.12 a	2.29 ± 0.27 a	3.39 ± 0.40 a	2.50 ± 0.22 a	2.68 ± 0.31 a
S3 ~ S4	1.14 ± 0.20 b	1.87 ± 0.15 a	1.40 ± 0.35 b	1.00 ± 0.12 b	1.13 ± 0.11 b	0.75 ± 0.16 c
S4 ~ S5	0.82 ± 0.17 b	1.06 ± 0.06 b	1.47 ± 0.35 b	0.85 ± 0.07 b	0.94 ± 0.17 b	1.11 ± 0.78 b

表3 花韭不同时期内外表皮细胞数

Tab. 3 Number of inner and outer epidermis cells of Chinese leek at different stages

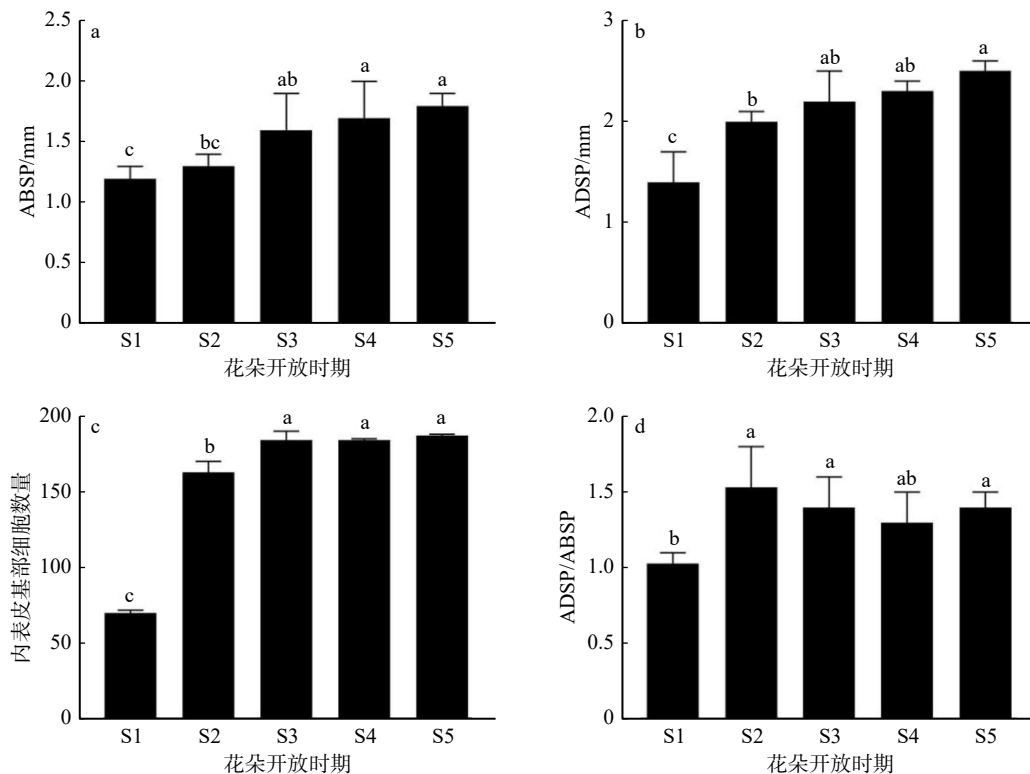
时期	内表皮下1/2	外表皮下1/2
T1	583.00 ± 15.72 a	495.00 ± 7.81 a
T2	332.00 ± 31.05 b	603.00 ± 15.72 a
T3	748.00 ± 146.04 a	316.00 ± 97.00 b

长在不同方面协调着花朵的开放和关闭^[28]。花瓣内表皮与外表皮细胞的差异生长,膨胀和收缩影响花的开放与闭合,Yamada等^[29]发现玫瑰(*Rosa rugosa*)在花朵开放早期外表皮细胞数量增加速率低于内表皮细胞数量增长速率,花朵开放的后期细胞面积的增加比细胞数量的增加速率快,在玫瑰花开放的后期主要依赖于细胞的膨胀生长。Norikoshi等^[30]也发现花朵的细胞数量在花朵开放前期停止增加,后期花朵开放依赖于细胞的膨胀生长。通过对百合和花韭花朵开放过程的观察发现,百合在花朵开放早期S1~S2期,内表皮细胞数量急剧增加且大于外表皮细胞数量,之后细胞数量急剧减少并逐渐趋于稳定。花朵开放后期S3~S5期,细胞体积增加,且内表皮细胞的膨胀速率大于外表皮细胞。S1期至S5期ADSP/ABSP比值均在1.00以上,这进一步表明花瓣由于基部的不对称生长,花瓣整体受力向外

翻转,呈现外翻特征。花韭在T1~T2期花朵开放状态下外表皮细胞数量大于内表皮细胞数量,在花朵开放后期T3期内表皮的细胞增长速率大于外表皮的细胞增长速率,推测正是因为这一差异引起花韭花朵前期开放和后期闭合现象。这与前人研究观察到的现象一致。

植物花朵开放也受到外部环境因子的影响,温度是影响植物花朵开放的主要影响因子^[31]。Hou等^[32]发现将早上开花晚上闭合的龙胆属(*Gentiana*)植物从外界环境温度为7℃移到环境温度为42℃的条件下,花朵会在短时间内迅速开放。Bieleski等^[33]发现郁金香(*Tulipa gesneriana*)和番红花(*Crocus sativus*)外部环境温度降至8℃以下时花瓣会闭合,当环境温度升至15℃以上花瓣便会再次开放。观察花韭的花朵开放运动,发现在上午10:00气温升高至22℃相对湿度为35%,且T1~T2期中轴至内表皮细胞ADSP的厚度增厚,促使花瓣开放,花朵开放角度最大为120°。当夜晚温度降至10℃时花瓣又从T2~T3转变,由完全开放变为收拢状态,花朵开放角度维持在30°左右。观察到花韭花朵随温度变化开放和收拢,推测温度可能是影响花韭花瓣开放的重要影响因子。

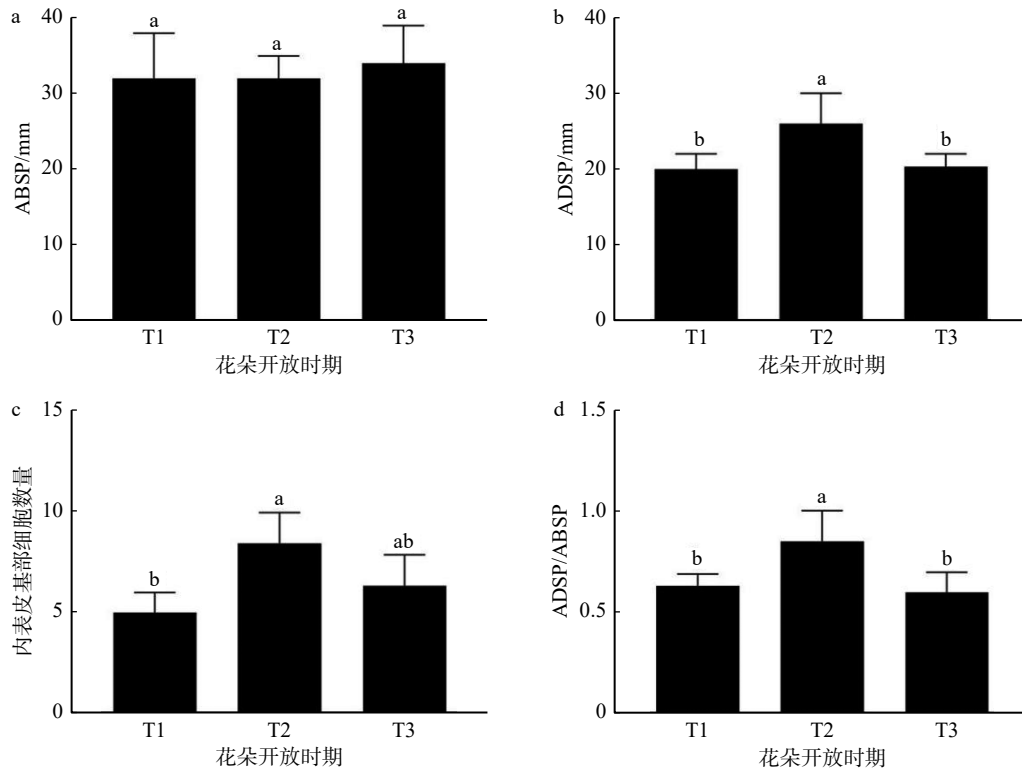
本研究对百合和花韭花朵的开放进行形态观察和解剖分析,发现两种花卉的开放都伴随着细胞的



不同小写字母表示不同时间段参数差异显著($P < 0.05$)。ABSP.花瓣中轴距外表皮的距离; ADSP.花瓣中轴距内表皮的距离。下同。

图8 百合细胞参数统计

Fig. 8 Statistics in lily cell parameters



不同小写字母表示不同时间段花韭细胞参数的差异显著($P < 0.05$)。

图9 花韭花瓣细胞参数统计

Fig. 9 Statistics in cell parameters of Chinese leek petals

生长,不同之处是百合在花朵开放过程中伴随着强烈的细胞增长现象,推测正是由于百合在开放过程中细胞数目发生了变化,所以在外界环境发生变化时百合并不能闭合响应;花韭的开放过程基本不涉及细胞的大量分离,数目未明显变化,所以花韭才能响应温度的变化发生闭合现象。但是植物的花朵开放运动受到多种因素的共同调控,植物花瓣的伸长生长和开放运动还受到多种植物激素的影响,同时碳水化合物的变化特别是葡萄糖和蔗糖的累积都具有渗透调节作用,调控细胞生长^[33-34]。本研究只在解剖学和细胞学层面对花朵开放运动进行了初步探讨,为进一步从环境因素、外源激素和花朵开放调控基因方面的研究提供基础的依据。

参考文献

- [1] Tomoko N, Takamasa S, Yumiko T, et al. Jasmonic acid facilitates flower opening and floral organ development through the upregulated expression of SIMYB21 transcription factor in tomato[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2018, 82(2): 292-303.
- [2] Chenxia C, Qin Y, Yaru W, et al. Ethylene-regulated asymmetric growth of the petal base promotes flower opening in rose (*Rosa hybrida*)[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(4): 1229-1251.
- [3] Zhang H, Xue F, Guo L, et al. The mechanism underlying asymmetric bending of lateral petals in *Delphinium* (Ranunculaceae)[J]. *Current Biology*, 2024, 34(4): 755-768.
- [4] Halket A C. The flowers of *Silene saxifraga* L.: an inquiry into the cause of their day closure and the mechanism concerned in effecting their periodic movements[J]. *Annal Botany*, 1931, 45(1): 15-36.
- [5] Kaihara S, Takimoto A. Physical basis of flower-opening in *Pharbitis nil*[J]. *Plant Cell Physiology*, 1981, 22(2): 20-31.
- [6] Karvé A, Engelmann W, Schoser G. Initiation of rhythmical petal movements in *Kalanchoë blossfeldiana* by transfer from continuous darkness to continuous light or vice versa[J]. *Planta*, 1961, 56: 700-711.
- [7] Liu R, Gao Y K, Fan Z P, et al. Effects of different photoperiods on flower opening, flower closing and circadian expression of clock-related genes in *Iris domestica* and *I. dichotoma*[J]. *Journal of Plant Research*, 2022, 135(2): 351-360.
- [8] Xu X J, Gookin T, Jiang C Z, et al. Genes associated with opening and senescence of *Mirabilis jalapa* flowers[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(8): 193-201.
- [9] 周兵, 闫小红, 雷艺涵, 等. 紫茉莉开花过程中花色和花色素的变化规律[J]. *植物研究*, 2019, 42(3): 475-482.
- Zhou B, Yan X H, Lei Y H, et al. Variation of flower color and pigment contents of *Mirabilis jalapa* during flowering[J]. *Plant Research*, 2019, 42(3): 475-482.
- [10] Bielecki R, Elgar J, Heyes J, et al. Flower opening in Asiatic lily is a rapid process controlled by dark-light cycling[J]. *Annals of Botany*, 2000, 86(6): 1169-1174.
- [11] Lae-Hyeon C, Jinmi Y, Gynheung A. The control of flowering time by environmental factors [J]. *The Plant Journal: ForCell and*

- Molecular Biology, 2017, 90(4): 708–719.
- [12] Ichimura K, Suto K. Environmental factors controlling flower opening and closing in a *Portulaca* hybrid[J]. *Annal Botany*, 1998, 82(1): 67–70.
- [13] Mari I, Mutsumi T. Trehalose plus chloramphenicol prolong the vase life of tulip flowers[J]. *HortScience*, 2019, 36: 946–950.
- [14] 张建, 周存宇, 费永俊. 温度和授粉影响东北蒲公英花开闭的初步研究 [J]. *湖北农业科学*, 2016, 55(4): 931–934.
Zhang J, Zhou C Y, Fei Y J. Preliminary study on effects of temperature and pollination on flower opening and closing of *Taraxacum ohwianum*[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2016, 55(4): 931–934.
- [15] van Doorn W G, van Meeteren U. Floweropening and closure: a review[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54: 1801–1812.
- [16] van Doorn W G, Kamdee C. Flower opening and closure: an update [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 5749–5757.
- [17] Cao L, Liu D Y, Jiang F, et al. Heterologous expression of LiSEP3 from oriental liliu hybrid ‘Sorbonne’ promotes the flowering of *Arabidopsis thaliana* L.[J]. *Molecular Biotechnology*, 2022, 64(10): 1120–1129.
- [18] Sui J J, Cao X, Yi M F, et al. Isolation and characterization of gene in anther development of lily (oriental hybrids)[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2020, 48(4): 257–269.
- [19] 岳娟, 刘雅莉, 娄倩, 等. 花韭表型观察与解剖结构分析 [J]. *北方园艺*, 2013(11): 104–106.
Yue J, Liu Y L, Lou Q, et al. Phenotype observation and anatomical structure analysis of Chinese leek[J]. *Northern Horticulture*, 2013(11): 104–106.
- [20] 胡晓聪, 王可, 孙亮. 东方百合‘西伯利亚’LoNAC48基因的克隆、表达及功能分析 [J]. *农业生物技术学报*, 2024, 32(6): 1297–1306.
Hu X C, Wang K, Sun L. Cloning, expression and functional analysis of LoNAC48 gene in liliu oriental hybrid ‘Siberia’[J]. *Chinese Journal of Agricultural Biotechnology*, 2024, 32(6): 1297–1306.
- [21] Yuechong Y, Lan W, Manyi L, et al. Abahd acyltransferase contributes to the biosynthesis of both ethyl benzoate and methyl benzoate in the flowers of *Lilium* oriental hybrid ‘Siberia’[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 60–69.
- [22] 刘艳梅. 几种东方百合烯萜合酶基因 (TPS) 生物信息学对比分析 [J]. *分子植物育种*, 2024(9): 1–11.
Liu Y M. Bioinformatics comparative analysis of oriental lily terpenoid synthase genes (TPS)[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024(9): 1–11.
- [23] 吴中军, 王露. 植物生长调节剂对切花百合瓶插期间花瓣内源激素含量的影响 [J]. *经济林研究*, 2018, 36(2): 161–168.
Wu Z J, Wang L. Effect of plant growth regulators on endogenous hormones content of vase period in cut lily flowers[J]. *Research of Economic Forestry*, 2018, 36(2): 161–168.
- [24] 张英杰, 吕英民. 百合花的开放机制 [C]. 中国园艺学会. 中国观赏园艺研究进展, 2012: 143–147.
Zhang Y J, Lü Y M. The opening mechanism of lily flower [C]. Chinese Society for Horticultural Science. *Advances in Chinese Ornamental Horticulture Research*, 2012: 143–147.
- [25] Elgar H J, Woolf A B, Bielecki R L. Ethylene production by three lily species and their response to ethylene exposure [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 1999, 16(3): 257–267.
- [26] Kiyotoshi T. Stress-induced flowering: the third category of flowering response[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(17): 25–34.
- [27] Yi X W, Gao H B, Yi Y, et al. Differentially expressed genes related to flowering transition between once- and continuous-flowering roses[J]. *Biomolecules*, 2021, 12(1): 58.
- [28] Xu C, Lei S, Chen Y Q, et al. Arabidopsis HSP70-16 is required for flower opening under normal or mild heat stress temperatures[J]. *Plant Cell & Environment*, 2019, 42(4): 1190–1204.
- [29] Yamada K, Norikoshi R, Suzuki K, et al. Cell division and expansion growth during rose petal development[J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2009, 78(3): 356–362.
- [30] Norikoshi R, Imanishi H, Ichimura K. Changes in cell number osmotic potential and concentrations of carbohydrates and inorganic ions in *Tweedia caerulea* during flower opening[J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2013, 82(1): 51–56.
- [31] McClung R C, Lou P, Hermand V, et al. The importance of ambient temperature to growth and the induction of flowering[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016(7): 1266.
- [32] Hou Q Z, Zhao X, Pang X, et al. Why flowers close at noon? A case study of an alpine species *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae) [J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(1): e8490.
- [33] Bielecki R, Elgar J, Heyes J. Mechanical aspects of rapid flower opening in Asiatic lily[J]. *Annals of Botany*, 2000, 86(6): 1175–1183.
- [34] Muñoz P, Briones M, Munné-Bosch S. Photoinhibition and photoprotection during flower opening in lilies[J]. *Plant Science*, 2018, 27(2): 220–229.

(责任编辑 范娟
责任编委 戴思兰)