

·研究报告·

## 马来良姜花柱卷曲运动的结构基础

罗银玲<sup>1, 2</sup>, 任盘宇<sup>1</sup>, 李庆军<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; <sup>2</sup>中国科学院研究生院, 北京 100039

**摘要** 山姜属(*Alpinia* L.)植物的花柱具卷曲运动的能力, 该属植物的野生种群有两种表型的个体, 其花柱运动方向相反。该文通过观察马来良姜(*Alpinia mutica* Roxb.)花柱的显微和超微结构来研究花柱卷曲运动的结构基础。结果表明两种表型的花柱解剖结构相同。花柱仅形态学上端区域(约占花柱总长度的25%)有卷曲运动能力, 其它区域不能运动。运动区近轴侧分布着几层直径较大、形状不规则、相对较短且细胞壁较薄的细胞, 远轴侧的细胞直径较小、狭长; 非运动区近轴和远轴侧的细胞都呈狭长形。花柱运动区域近轴侧和远轴侧细胞结构和细胞层数的不对称可能是导致花柱卷曲运动的结构原因。

**关键词** 马来良姜, 解剖结构, 花柱卷曲

罗银玲, 任盘宇, 李庆军 (2009). 马来良姜花柱卷曲运动的结构基础. 植物学报 44, 191–196.

早在19世纪, Darwin(1880)就详细地描述了多种植物的运动模式。随着研究的深入, 人们逐渐认识到, 尽管植物营固着方式生长, 但是其很多器官都能根据环境的变化做出相应的反应, 以更好地适应环境的变化, 或者更有效地获取资源。根据运动方向与外界刺激方向的关系, 植物运动可分为向性运动(tropic movement)和感性运动(nastic movement)。其中, 向性运动的运动方向和外界刺激方向紧密相关, 而感性运动的运动方向一般来说与其自身结构相关(任海云, 1995)。在植物的器官中, 根、茎、花序和叶片等器官都可以进行运动, 这些器官的运动方式与其自身的结构特点相关(Hart, 1990)。含羞草(*Mimosa pudica* L.)的感震性运动被认为与其叶枕的结构有很大的相关性(潘瑞炽, 2002), 从解剖结构上看, 含羞草复叶叶枕组织的上部及下部细胞的构造不同, 上部的细胞壁较厚而下部的较薄, 下部组织的细胞间隙也比上部的大(Toriyama and Satô, 1968; Fleurat-Lessard and Millet, 1984)。在外界因素影响下, 叶枕下部细胞的透性增大, 水分和溶质从液泡中透出, 排入细胞间隙, 因此, 下部组织细胞的紧张度下降, 组织疲软; 而上部组织此时仍然保持紧张状态, 复叶叶柄

即下垂。含羞草小叶的运动机理与此相同, 只是小叶叶枕的上部和下部组织中细胞的构造正好与复叶叶柄基部叶枕的相反。在透骨草(*Phryma leptostachya* L.)植物幼茎的感温性运动机理研究中, Endo和Miyauchi(2006)发现进行过弯曲运动的茎具有束间韧皮层(interfascicular libriform layers), 而直立生长的茎和未进行弯曲但具有弯曲能力的茎都没有这种结构, 从而认为透骨草茎的内部结构变化可以改变茎的柔韧程度。竹芋科植物能进行爆发性传粉, 它的花柱在受到外力作用后释放机关, 花柱会快速弯曲。Pischtschan(2006)研究发现, 竹芋科植物花柱具有弯曲能力的部位, 其细胞壁是多孔渗水的(porous), 而且在纵向上有较大的细胞间隙, 细胞壁上的这些孔(hole)很明显地把相邻的细胞连接起来, 使薄壁组织的细胞具有快速渗透的能力。以上研究结果均表明植物运动器官的组织结构与其运动行为紧密相关。

在植物界, 很多有花植物的花柱都具有运动能力。其中, 山姜属植物所具有的花柱卷曲性运动机制是一种主动避免植物近交的花柱运动形式(Li et al., 2001), 砂仁属的一些种如九翅砂仁(*Amomum maximum* Roxb.)

收稿日期: 2008-04-17; 接受日期: 2008-06-06

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30225007)和中国科学院“百人计划”项目

\* 通讯作者, E-mail: qjli@xtbg.ac.cn

Pischtschan E (2006). Evolutionary Tendencies in Flowers of Marantaceae with Special Reference to the Style Movement Mechanism. PhD Thesis. Mainz: University of Mainz. pp. 35-48.

也具有花柱卷曲运动的能力(Cui et al., 1996; Ren et al., 2007)。具有花柱卷曲性的植物有2种表型, 它们的花柱在一天开花过程中分别进行2次方向相反的弯曲运动(图1)。其中下垂型花的花柱在凌晨开花时相对于花药向上卷曲(图1 A), 中午开始又向下卷曲(图1 B); 上举型花的花柱则与下垂型相反, 凌晨开花时先向下卷曲(图1 C), 中午开始向上卷曲(图1 D)。我们观察发现山姜属植物花柱卷曲运动的方向与外界环境中刺激的方向没有关系, 只是在发育的特定阶段相对于花药平面向上或向下运动。而且花柱卷曲运动只发生在花柱前端, 花柱靠近子房的一端并不具有卷曲的能力。据此推测山姜属植物花柱自身的结构决定了它的这种运动能力和运动方向。为了验证这一假设, 本研究采用马来良姜(*Alpinia mutica* Roxb.)为研究材料, 进行了以下研究: (1) 确定花柱能够发生卷曲的区域; (2) 观察2种表型花柱结构是否存在差异; (3) 比较花柱卷曲区域和不卷曲区域的解剖结构。通过这些研究, 期望了解山姜属植物花柱卷曲性的结构基础, 为进一步探讨其运动机制奠定基础。

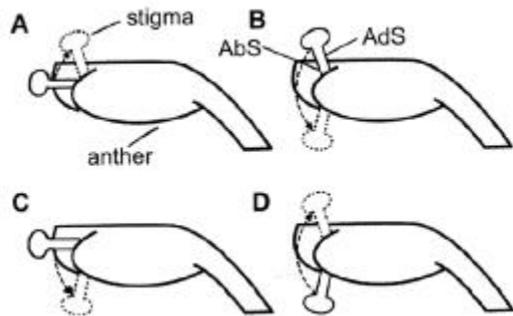


图1 山姜属植物花柱卷曲运动示意图

(A)和(C)分别显示下垂型和上举型花柱的第1次卷曲过程; (B)和(D)分别显示下垂型和上举型花柱的第2次卷曲过程。虚线箭头指示运动的方向, 实线和虚线的柱头分别表示每次花柱运动前和运动后的位置。

AdS: 近轴面; AbS: 远轴面

Figure 1 A sketch of style curvature in *Alpinia*

(A) and (C) indicate the first curvature of catanflexistyle and anflexistyle, respectively; (B) and (D) indicate the second curvature, respectively. The arrow with a dotted line indicates the direction of style movement. The stigma in solid line indicates the position of style before curvature, and that in dotted line indicates the position of style after curvature.

AdS: Adaxial side; AbS: Abaxial side

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

马来良姜(*Alpinia mutica* Roxb.)原产于马来西亚, 2001年从泰国引种后栽培在西双版纳热带植物园苗圃内, 野外无自然种群。该种植物为多年生草本, 株高1.8 m, 叶片长约40 cm, 宽约4 cm, 聚伞花序茎端顶生, 长约15 cm, 花序轴被短毛, 分支多而短, 每个分支上有2-3朵花, 花白色, 苞片花时脱落, 唇瓣黄色, 有红色脉纹。引种后的马来良姜每年有2个集中的花期, 第1次在6-8月, 第2次在10-12月。

观察发现山姜属植物的花柱, 在开花当天离体后, 只要将其插入水中保证其不脱水, 它们仍然可以进行正常的弯曲运动。因此本研究均采用离体花或花序完成。

### 1.2 花柱运动区域的确定

在花期内取当天开放的花, 在第1次花柱运动后和第2次花柱运动前, 用双面刀片从前端沿纵向把花药纵剖开不同长度, 然后从横向切除。根据花药被切除的程度分为5个水平, 即处理1-5, 分别代表花药一侧被切除约1/5、2/5、3/5、4/5和5/5, 使得原来在2个花粉囊中间夹着的花柱不同程度地游离出来, 以摆脱花粉囊的束缚, 然后把花的基部包裹在加有蒸馏水的脱脂棉中。每个处理重复5次, 记录花柱弯曲点的位置变化。

### 1.3 花柱解剖结构的观察

采用常规石蜡切片法(冯虎元和叶创兴, 2006)制作观察切片。用LEIKA RM2016切片机切片, 切片厚度为8-10  $\mu\text{m}$ 。在1%番红溶液中染色, 脱色后在Leica DM LAM型显微镜下观察, Leica DFC480照相记录。

### 1.4 花柱运动部位的超微结构观察

采用透射电镜观察花柱运动部位上下两侧细胞壁的厚度, 主要步骤为: 取当天开花的不同时期的花, 剥出花柱, 用3.5%的戊二醛溶液(0.05 mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>磷酸缓冲液, pH 7.8)常温下抽气固定30分钟, 然后放在固定液中过夜, 磷酸缓冲液清洗3次, 常规乙醇梯度脱水, 618环氧树脂包埋, LKB-V型超薄切片机切片, 醋酸双氧铀染色, JEM-

100CX 型透射电镜下观察和照相。

## 2 结果与讨论

### 2.1 花柱运动区域的确定

对上举型花柱而言, 如图2所示, 在处理1-3的情况下, 花柱弯曲点始终靠近切口处, 但是在处理4和5中则观察到, 花柱弯曲点不再靠近切口, 而是保持在被切除约3/5时的位置; 当花药被全部切除, 整个花柱都无机械阻力的情况下, 花柱的弯曲点仍然保持在切除3/5花药的位置(图2A)。对下垂型花柱而言, 由于在各种处理下花柱运动均没有受到阻碍, 花药被切除不同长度后, 下垂的弯曲部位也没有差异, 都是运动前弯曲部位的反向互补位置(图2B)。这些结果表明花柱卷曲运动只发生在花柱的形态学上端, 其它部分不具备卷曲运动的能力。

我们仔细观察了几种山姜属植物花柱的外形, 发现花柱上端运动区域和下端非运动区域的直径不同, 上端的直径稍大, 而下端非运动区域的直径较小。以马来良姜为例, 上举型花柱形态学上端的直径为  $0.83 \pm 0.08$  mm, 下端的为  $0.54 \pm 0.05$  mm; 而下垂型花柱则分别为  $0.85 \pm 0.07$  mm 和  $0.58 \pm 0.06$  mm。直径较大的为花柱的运动部位(curvature part), 直径较小的为花柱的非运

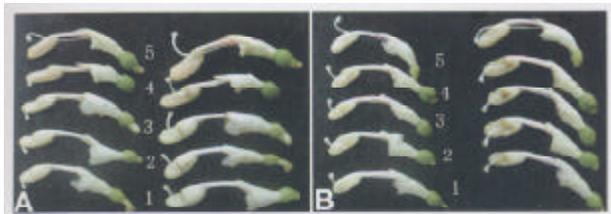


图2 马来良姜花柱在花药被切除不同长度后弯曲点位置的变化 (A) 上举型花柱; (B) 下垂型花柱  
数字代表一侧花药被切除的程度, 1-5 分别为 1/5、2/5、3/5、4/5 和 5/5 (全部) 的一侧花药被切除。

Figure 2 Change of curvature site after different parts of half anthers of *Alpinia mutica* were removed from excised styles

(A) Anaflexistylous morph; (B) Cataflexistylous morph  
The numbers denoted the degree of half anther remove. 1-5 represented 1/5, 2/5, 3/5, 4/5, 5/5 of half anther was removed, respectively.

动部位(non-curvature part), 在2种表型中两者的差异都达到极显著水平(t检验: 上举型  $t = 17.068$ ,  $P < 0.01$ ; 下垂型  $t = 13.798$ ,  $P < 0.01$ )。2个表型花柱运动区域占整个花柱的长度, 上举型为  $25.49 \pm 1.19\%$ , 下垂型为  $25.55 \pm 1.53\%$ , 没有显著差异(t检验:  $t = 0.183$ ,  $P > 0.05$ )。2种表型的花柱, 花柱运动区域的部位和长度都相同, 即位于花柱顶端, 约占花柱总长度的25%。

### 2.2 两种表型花柱解剖结构比较

以花柱中间的花柱道为界, 将花柱分为近轴侧(adxial side, AdS)和远轴侧(abxial side, AbS)。对上举型花柱而言, 开花前因为花柱还没有进行弯曲, 所以花柱本身没有弧度; 开花时花柱首先向下弯曲, 所以近轴侧在弧度的外侧; 开花过程中花柱逐渐向上弯曲, 到下午开花过程结束前, 远轴侧又在弧度的外侧。而下垂型花柱的运动方向以及同一时刻的近轴、远轴侧则与上举型花柱相反。结果表明, 山姜属植物2种表型的花柱, 虽然运动方向相反, 但是它们在解剖结构上没有差异(图3-5)。2种表型花柱运动区域的结构都存在明显的不对称性(图3, 4), 近轴侧有2个维管束, 远轴侧有1个(图4D); 除此之外, 近轴侧和远轴侧的细胞形状也有很大差异(图3C)。远轴侧的细胞狭长, 形状比较规则, 直径为  $5-10 \mu\text{m}$ , 长度为  $60-90 \mu\text{m}$ , 细胞层数较少, 9-12层; 近轴侧在紧邻花柱道处也具有与远轴侧结构相同类型的细胞, 但是除了这类细胞之外, 近轴侧还分布有8-10层细胞, 其形状相对不太规则, 直径  $8-20 \mu\text{m}$ , 长度为  $20-40 \mu\text{m}$ 。另外在花柱运动的后期, 2种表型的花柱道中, 都可以观察到明显的花粉管束穿过其中(图3C, F)。

2种表型花柱非运动区域的结构也相似, 在花柱道两侧, 除了表皮之外, 就是几层狭长的细胞(图5)。马来良姜2种表型花柱在同一时刻其运动方向相反, 但不论是运动部位还是非运动部位, 2种表型的结构却是相同的。这与2种类型的花柱在一天的开花过程中都要完成2次卷曲运动有关, 上举型花柱刚开花时花柱伸长并向下弯曲, 中午开始花柱继续伸长并改变运动方向, 向上弯曲; 而下垂型花柱刚开花时花柱伸长并向上弯曲, 中午时分其长度达到最大值, 在随后的下垂过程中花柱并不再继

续伸长。由此可见, 2种表型的山姜属植物, 它们的花柱运动在结构基础上是相同的, 而且都要进行2次卷曲运动, 只是当一个表型上举的时候另外一个表型下垂, 反之亦然。

### 2.3 花柱运动和非运动部位结构的比较

2种表型花柱的相同部位在结构上没有差别, 但是同一花柱不同部位的结构是有区别的(图6)。花柱的形态学下端, 即靠近子房一侧的非运动部位, 近轴和远轴两侧的细胞结构相似, 都是狭长形细胞, 细胞层数相对较少, 直径较小, 细胞排列紧密(图6C, E)。而花柱的形态学上端, 即靠近柱头一侧的运动部位, 远轴侧只有9-12层细胞, 直径5-10  $\mu\text{m}$ , 长度60-90  $\mu\text{m}$ , 呈狭长形(图6A, D); 近轴侧的细胞层数较多, 除靠近花柱道侧有与远轴侧相似的细胞外, 还有8-10层形状不规则的细胞, 直径8-20  $\mu\text{m}$ , 长度20-40  $\mu\text{m}$ (图6A, D)。运动部位和非运

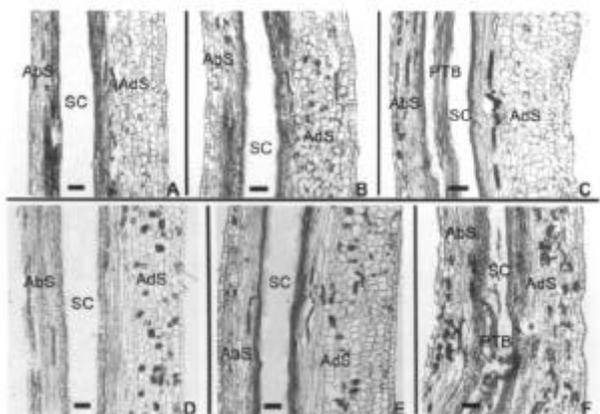


图3 马来良姜2种表型花柱的运动部位在不同发育阶段的纵切面 (A)、(B)和(C)分别显示上举型花柱在开花前、花柱弯曲运动和运动后的结构; (D)、(E)和(F)为下垂型花柱在这3个阶段的结 构。

AdS: 近轴面; AbS: 远轴面; SC: 花柱道; PTB: 花粉管束。Bar=100  $\mu\text{m}$

Figure 3 Longitudinal sections of curvature part of *Alpinia mutica* styles at different developmental stages

(A), (B) and (C) indicate the anatomical structure of anaflexistyles at three stages—before flowering, before curvature and after curvature, respectively; (D), (E) and (F) indicate the anatomical structure of cataflexistyles at the same stages.

AdS: Adaxial side; AbS: Abaxial side; SC: Style channel; PTB: Pollen tube bundle. Bar=100  $\mu\text{m}$

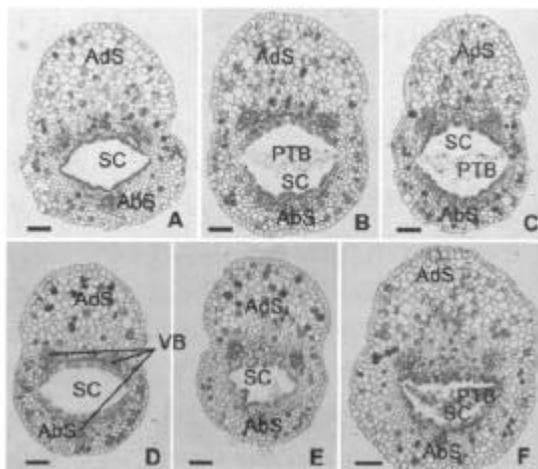


图4 马来良姜2种表型花柱的运动部位在不同发育阶段的横切面 (A)、(B)和(C)分别显示上举型花柱在开花前、花柱弯曲运动前和运动后的结构; (D)、(E)和(F)是下垂型花柱在这3个阶段的结 构。

VB: 维管束; 其它缩写见图3。Bar=100  $\mu\text{m}$

Figure 4 Transverse sections of curvature part of *Alpinia mutica* styles at different developmental stages

(A), (B) and (C) indicate the anatomical structure of anaflexistyles at the three stages—before flowering, before curvature and after curvature, respectively; (D), (E) and (F) indicate the anatomical structure of cataflexistyles at the same stages.

VB: Vascular bundle; other abbreviations see Figure 3. Bar=100  $\mu\text{m}$

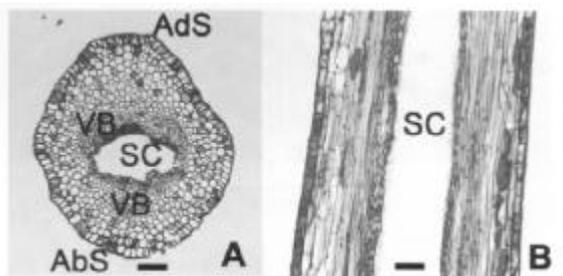


图5 马来良姜2种表型花柱非运动部位的解剖结构

(A) 横切; (B) 纵切。

图中缩写见图3和图4。Bar=100  $\mu\text{m}$

Figure 5 The anatomical structure of non-curvature part of ana- and cata-flexistylous morph in *Alpinia mutica*

(A) Transverse section; (B) Longitudinal section Abbreviations see Figure 3 and Figure 4. Bar=100  $\mu\text{m}$

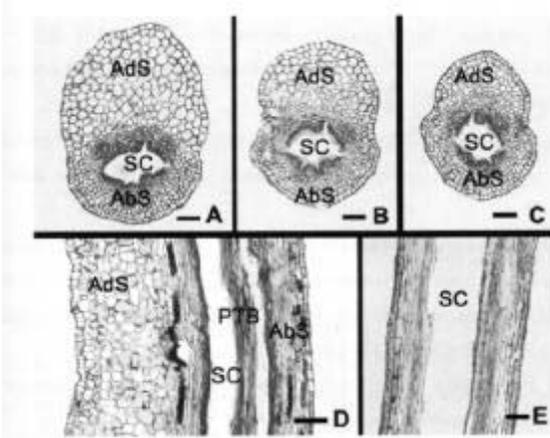


图6 马来良姜花柱不同部位的解剖结构

(A) 花柱运动部位横切图; (B) 花柱运动和非运动部位的过渡区横切图; (C) 花柱非运动部位横切图; (D) 花柱运动部位纵切图; (E) 花柱非运动部位纵切图

图中缩写参见图3。Bar=100 μm

Figure 6 The anatomical structure of different parts of style in *Alpinia mutica*

(A) Transverse section of curvature part; (B) Transverse section of transition part between curvature and non-curvature part; (C) Transverse section of non-curvature part; (D) Longitudinal section of curvature part; (E) Longitudinal section of non-curvature part

Abbreviations see Figure 3. Bar=100 μm

动部位之间的花柱状态处于过渡水平(图6B)。总之,花柱运动部位比非运动部位结构复杂,主要体现在细胞类型较多,细胞层数近轴和远轴侧存在差异(图6A, D),而非运动部位结构简单,细胞类型单一,近轴和远轴侧细胞层数相似(图6C, E)。

除了细胞类型和层数的差异之外,花柱运动部位近轴和远轴侧细胞细胞壁的厚度也有差异,近轴侧外围靠近表的细胞壁较薄(图7B, D),而远轴侧细胞的细胞壁较厚(图7A, C),比近轴侧外围细胞约厚2-3倍。

花柱运动只发生在花柱的形态学上端约25%距离处,这个位置以下的花柱不具有卷曲能力。与之相对应,这两个部位的解剖结构存在明显的差异,与非运动部位相比,运动部位近轴面比远轴面多了8-10层直径较大、长度较短、细胞壁较薄的细胞,这些细胞位于近轴侧的表皮下方(图6A, D);而非运动部位近轴和远轴侧

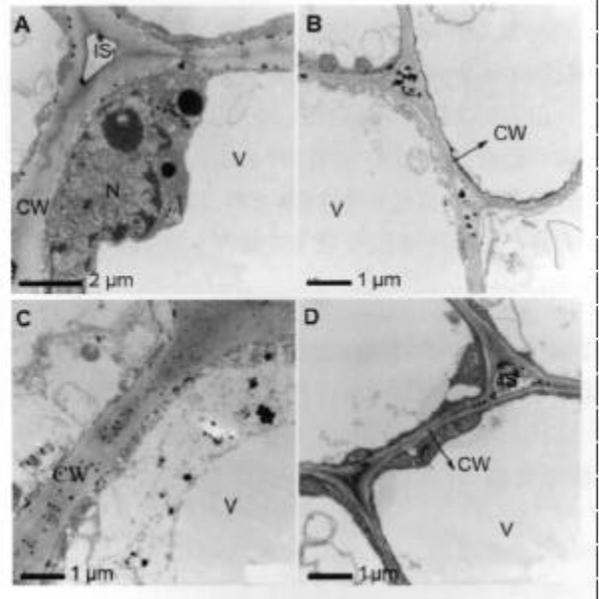


图7 马来良姜花柱运动部位上下侧的透射电镜图片, 示细胞壁厚度

(A) 上举型花柱远轴侧细胞的超微结构; (B) 上举型花柱近轴侧直径较大细胞的超微结构; (C) 下垂型花柱远轴侧细胞; (D) 下垂型花柱近轴侧直径较大细胞

CW: 细胞壁; V: 液泡; N: 细胞核; IS: 细胞间隙

Figure 7 The transmission electronmicrographs of curvature part of *Alpinia mutica* style, displaying the thickness of cell wall

(A) Ultrastructure of abaxial cell of anaflexistyle; (B) Ultrastructure of long-diameter cell in adaxial side of anaflexistyle; (C) Ultrastructure of abaxial cell of cataflexistyle; (D) Ultrastructure of long-diameter cell in adaxial side of cataflexistyle  
CW: Cell wall; V: Vacuole; N: Nucleus; IS: Intercellular space

的细胞都是较狭长的细胞(图6C, E)。在马来良姜花柱的运动部位,由于近轴侧细胞层数比远轴侧的多,且细胞壁相对远轴侧较薄,花柱的卷曲运动可能与两侧水分在细胞间的转移有关,因为细胞层数少、细胞壁厚的一侧(远轴)在得到或丧失水分的过程中,细胞体积的变化幅度与细胞层数多、细胞壁薄的一侧(近轴)不一样,使得两侧组织的伸缩难易程度不同,从而导致花柱的卷曲运动。总的来说,花柱无运动能力的一端,其细胞类型在近轴侧和远轴侧是一样的,而花柱具运动能力的一端,其细胞类型在两侧存在不对称性。这种结构上的不对

称性导致花柱两侧在卷曲运动中生长速率产生差异 (allometric growth), 可能是花柱卷曲运动的结构基础。

山姜属植物的花柱卷曲运动, 其运动时间和运动方向都很特殊。这种同一时刻2种表型花柱运动方向相反的现象, 除了与其自身结构相关之外, 也与它们的基因表达时序和信号转导有关, 需要进行深入的生理学和分子生物学研究。

**致谢** 中国科学院西双版纳热带植物园杨淑霞、段友爱、李靖及孙杉等在实验中给予了帮助, 在此一并感谢。

### 参考文献

- 冯虎元, 叶创兴 (2006). 植物学实验指导. 北京: 清华大学出版社. pp. 201-205.
- 潘瑞炽 (2002). 植物生理学 (第四版). 北京: 高等教育出版社. pp. 237-240.
- 任海云 (1995). 植物的感性运动. 生物学通报 30(9), 30-32.
- Cui XL, Wei RC, Huang RF (1996). A study on the breeding system of *Amomum tsao-ko*. Proceedings. Fam. Zingiberaceae. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press. pp. 288-296.
- Darwin CR (1880). The Power of Movement in Plants. London: John Murray. pp. 1-272.
- Endo Y, Miyauchi T (2006). Themonasty of young main stems of *Phryma leptostachya* (Phrymaceae). J Plant Res 119, 449-457.
- Fleurat-Lessard P, Millet B (1984). Ultrastructural features of cortical parenchyma cells ('motor cell') in stamen filaments of *Berberis canadensis* Mill. and tertiary pulvini of *Mimosa pudica* L. J Exp Bot 35, 1332-1341.
- Hart JW (1990). Plant Tropism and Other Growth Movement. London: Unwin Hyman. pp. 1-34.
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY, Bai ZL (2001). Flexible style that encourages outcrossing. Nature 40, 432-432.
- Ren PY, Liu M, Li QJ (2007). An example of flexistylis in a wild cardamom species (*Amomum maximum* (Zingiberaceae)). Plant Syst Evol 267, 147-154.
- Toriyama H, Satō S (1968). Electron microscope observation of the motor cell of *Mimosa pudica* L. I. A comparison of the motor cell before and after stimulation. Proc Jpn Acad 44, 702-706.

## Structural Fundamentals of Style Curvature in Flexistylous *Alpinia mutica*

Yinling Luo<sup>1,2</sup>, Panyu Ren<sup>1</sup>, Qingjun Li<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

<sup>2</sup>Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

**Abstract** The styles of *Alpinia* have the ability to curve. The natural population of this genus has two morphs, the styles of which move towards opposite directions. We researched the structural fundamentals of the style curvature by micrography and electron ultramicrography. The anatomy of the two morphs was the same. The apical part (about 25% of total length) can curve, and other part cannot. The abaxial side of the curvature part had long and narrow cells. The adaxial side, besides containing these cells, also contained some cells with larger diameter, irregular shape, short length and thin cell wall. The cell type in the two sides of the non-curvature part was similar: long and narrow. The differences in cell structure and magnitudes of cell layers between adaxial and abaxial sides may be the structural fundamentals of style curvature.

**Key words** *Alpinia mutica*, anatomical structure, style curvature

Luo YL, Ren PY, Li QJ (2009). Structural fundamentals of style curvature in flexistylous *Alpinia mutica*. Chin Bull Bot 44, 191-196.

\* Author for correspondence. E-mail: qjli@xtbg.ac.cn