

植物营养体胎生研究进展

艾星梅, 陈龙清, 李宇航, 辛宗洋, 谢欢

(西南林业大学园林园艺学院, 国家林业局西南风景园林工程技术研究中心, 昆明 650224)

摘要: 营养体胎生是植物体上的营养器官如胞芽、珠芽、不定芽、叶片等成熟后不脱落, 直接吸取母体营养继续生长发育, 在自然状态下脱离形成新的植株。营养体胎生植物的种类较多, 大多是在长期适应干旱、冷凉、高温等恶劣环境条件下进化出的结果, 是繁育途径的一个重要补充。与传统的无性繁殖方式相比, 繁殖系数较高, 可实现高效再生, 且病毒感染率较低, 在实际生产中具有重要的应用价值。从胎生器官的形态发育、生理生化、分子水平和再生繁殖特性 4 个方面进行了综述, 目前研究还处于起步阶段, 对引起胎生现象的本质还没有得到系统解答, 指出存在的不足, 并对未来的研究方向进行了展望, 关于营养体胎生形成机理的调控和重要功能基因的挖掘, 以及胎生苗如何适应新的环境变化也是未来的研究方向。因此, 研究营养体胎生适应性现象的本质及其进化将为植物种群的繁衍、规模化生产和应用、生物多样性保护等提供理论依据。

关键词: 营养体胎生; 形态解剖; 生理生化; 基因调控; 繁殖

doi: 10.11926/jtsb.4124

Research Progress of Vegetative Vivipary in Plants

AI Xing-mei, CHEN Long-qing, LI Yu-hang, XIN Zong-yang, XIE Huang

(College of Landscape and Horticulture, Southwest Landscape Architecture Engineering Research Center of State Forestry Administration, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: Vegetative vivipary in plants refers to some organs, such as gemmae, bulbils, adventitious buds and leaves, which don't fall off after maturation, they absorb the maternal nutrition directly and continue to grow and develop, then break off and form new plants in the natural state. There are many kinds of viviparous plants, most of which are the results of long-term adaptation to harsh environment, such as drought, cold and high temperature at long term, it is an important supplement of breeding pathway. Compared with the traditional asexual reproduction, vegetative vivipary has higher propagation coefficient and regeneration, lower rate of virus infection, so it has an important application value in production. The four aspects, including morphological anatomy, physiology and biochemistry, molecular biology and reproduction characteristics of viviparous organs, were reviewed. At present, the researches were still in the early stage and the nature of vivipary phenomenon has not been systematically explained, the shortcomings in current studies are pointed out and the future directions are prospected which conclude the regulation mechanism and important functional genes of vegetative vivipary, and how to adapt the new environmental change is also the future research direction of viviparous plants. So systematic studies of vivipary not only help to understand the nature and evolutionary process of adaptive phenomenon, but also provide a theoretical basis for population propagation, mass production and wide application, and biodiversity conservation of viviparous plants.

Key words: Vegetative vivipary; Morphological anatomy; Physical-biochemistry; Gene regulation; Reproduction

收稿日期: 2019-07-23

接受日期: 2019-10-09

基金项目: 云南省教育厅科研基金项目(2019J0197); 博士科研启动基金项目(111806); 国家林业局西南风景园林工程技术研究中心项目(2016-48)资助
This work was supported by the Research Fund Project of Department of Education of Yunnan Province (2019J0197); the Doctoral Research Initiation Fund (111806); and Southwest Landscape Architecture Engineering Research Center of State Forestry Administration (2016-48).

作者简介: 艾星梅, 女, 讲师, 主要从事园艺植物栽培生理与育种研究。E-mail: aixmei84@163.com

“胎生”起源于哺乳动物，然而在植物界中也有相似的繁殖方式，其后代直接在母体上萌发后自然脱落生长成为新的植株。植物胎生分为真胎生和假胎生。真胎生是有性生殖产生的种子成熟后吸取母体的营养继续生长，果实脱离母体前直接在植株上发芽的现象，即种子胎生，红树科(Rhizophoraceae)植物如红树(*Rhizophora apiculata*)、秋茄(*Kandelia obovata*)、角果木(*Ceriops tagal*)等就是典型的种子胎生植物^[1]。对于红树和蛇根草(*Ophiorrhiza mungos*)等植物而言，种子胎生现象是后代为了适应生存环境的一种表现^[2-3]。假胎生是植株体上的营养器官如胞芽、珠芽、不定芽、叶片等在母株上发育为幼芽，自然状态下脱离母体形成新的植株，又称为营养体胎生。它也是一种适应性繁殖策略，在龙舌兰属(*Agave*)植物中，有些种类只开花结果1次便死亡，不能通过有性繁殖产生后代，而营养体胎生的优势就更加明显，生殖失败或花发育不足会刺激小苞片上营养球的形成，确保在恶劣的环境条件下能够生存^[4]。因此，植物真胎生与假胎生有着遗传上和进化上的本质区别。为了适应不同的环境，进行胎生繁殖的植物往往具有多种繁殖方式，如珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)除了进行营养体胎生繁殖外，其花序上的小花在良好的自然条件下也能正常受精结实，长成有生活力的种子^[5]。此外，通过分株繁殖，还可大大提高郁金香(*Tulipa gesneriana*)或睡莲(*Nymphaea tetragona*)幼苗的繁殖系数^[6-7]。因此，营养体胎生是植物繁殖途径的重要补充，不但有利于种群的传播和扩散，增强植物对生态环境的适应性，还对生物多样性保护及生态平衡的发展具有重要作用。目前关于不同植物营养体胎生发育的研究已有相关报道，但仍存在一些问题待解决，本文从形态发育、生理生化、分子水平、再生繁殖特性等方面进行综述和展望。

1 营养体胎生的形态发育

营养体胎生是植物长期适应干旱、冷凉、高温等恶劣环境的结果，进化出与传统无性繁殖方式不同的特征，是一种可遗传的性状，能将产生的优良性状固定下来。我国营养体胎生繁殖的植物种类较多，多数为草本植物，不同植物的营养体胎生发生部位具有较大的差异。珠芽着生于叶腋和叶柄基部，如半夏(*Pinellia ternata*)、卷丹百合(*Lilium*

lancifolium)、山药(*Dioscorea oppositifolia*)和珠芽椰子(*Cocos nucifera*)等；或花序和开花部位，如龙舌兰(*Agave americana*)和珠芽蓼等；胞芽着生于叶的上或下表皮，如胎生狗脊蕨(*Woodwardia prolifera*)和铁角蕨(*Asplenium trichomanes*)等；而落地生根(*Kalanchoë daigremontiana*)、睡莲、珠芽魔芋(*Amorphophallus bulbifer*)、青莢叶(*Helwingia japonica*)、百部(*Stemona japonica*)和叶籽银杏(*Ginkgo biloba*)等极少数植物以胎生苗、叶上花和叶上胚珠等方式再生。同类型的器官在营养体胎生发育过程中具有一定的相似性，半夏、卷丹百合、滴水珠(*Pinellia cordata*)和珠芽魔芋等珠芽的发育过程均经历启动期、膨大期和成熟期等3个时期，珠芽原基均由叶柄或叶腋表皮下的薄壁细胞不断分裂和分化形成^[8-11]，原基生长突破叶柄或叶腋表皮后分化形成具有生长点的珠芽结构，发育中的珠芽无根分化，其生长被动地终止于叶片衰老或倒苗，无明显的成熟发育过程，不具有胚，是无性营养繁殖体结构。

与珠芽不同，青莢叶的叶上开花现象源于叶柄与花柄的融合^[12]。叶籽银杏的叶生胚珠发端期在叶片上表现为“突起”状态，其结构主要为维管束、薄壁细胞和分泌腔^[13]；正常种子中种皮由缘纹孔管胞构成，而叶生种子的种皮是由缘纹孔管胞和螺旋纹管胞共同构成，这说明叶籽银杏保存了银杏系统发育的孑遗性状^[14]。胎生铁角蕨的叶片上表皮细胞垂周壁在光学显微镜下呈深波状，下表皮细胞呈不规则波状，气孔器呈无规则细胞型，与非胎生铁角蕨差异较大^[15]。Batygina等^[16]和 Garcés等^[17]均详细描述了落地生根胎生苗的发育过程，胎生苗形成于叶缘凹陷处，每个凹陷伸长并向外反转成“舌状体”，胎生苗原基的顶端分化为不定芽原基，不定根发生于近维管束附近的薄壁组织^[18]，具有器官发生和胚胎发生的特征^[19]。此外，热带睡莲也多以叶胎生的形式繁殖，在叶片和叶柄连接处的叶脐部位形成一团棉絮状的绵毛即胎点，之后形成胎芽，在生长过程中不断消耗母叶的营养并形成根系和胎生苗，成熟后脱离母体形成新的植株，但其形态发育的机理尚不清楚，有待于进一步研究。不同植物营养体胎生发育过程中的某些特化结构具有独特的功能，不仅丰富了植物的生物多样性，对形态发育机制进行深入研究还有利于追溯胎生的起源以及不同发育方式对不同环境的适应性。

2 生理生化变化

2.1 营养体胎生过程中的内含物质变化

大多数具有胎生现象的植物营养体器官在发育过程中不经过休眠, 直接吸取母体营养形成胎生苗。由于胎生苗的种类和发生部位不同, 其内含物质蔗糖、淀粉等的积累和相关酶活性的变化也存在着很大的差异。首先, 蔗糖是转移和生成淀粉的底物, 淀粉代谢活动是影响珠芽形态发生的关键。卷丹百合珠芽在启动期及膨大期的蔗糖代谢活跃, 蔗糖合成酶(SS)的合成方向和蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性均在成熟期与蔗糖含量呈明显正相关; 淀粉与3种淀粉合成酶(AGPP、SSS、SBE)也呈正相关, 说明相关酶活性的变化均可促进珠芽中蔗糖和淀粉的合成和积累^[8], 而淀粉的合成和积累可促进珠芽的启动^[20]。研究表明, 百合地下球茎形成时珠芽的玉米素核苷(ZR)的相对浓度、可溶性糖和淀粉含量均达到了峰值^[21]。与百合鳞茎相比, 珠芽的粗纤维和氨基酸、多酚、黄酮和皂苷的含量更高, 给珠芽的发育提供了营养物质^[22]。叶籽银杏叶生胚珠发育阶段, 细胞中积累淀粉粒, 蛋白质增多, 营养物质在中心密集, 边缘稀疏^[13]; 而落地生根叶缘在发育中形成大量的叶绿体和淀粉等营养物质, 具有较强的贮藏功能, 对胎生苗的正常生长起到了保障作用。与其他营养体胎生器官不同的是, 薯蓣属的山药、日本薯蓣(*D. japonica*)和黄独(*D. bulbifera*)等珠芽具有一定的休眠期, 2~5个月不等, 在脱离母体前珠芽的还原糖、可溶性蛋白质、淀粉和干物质含量均逐渐上升, 停止生长时达到最高值, 珠芽休眠期淀粉不断水解, 干物质含量逐渐降低, 为茎蔓和叶片的生长提供能量^[23-24]。营养体器官在胎生过程中既是源也是库, 一方面需要储备蛋白质和淀粉等营养物质; 另一方面, 蛋白质和淀粉等分解释放出能量供给珠芽和胎生苗生长发育的需要。因此, 探索营养体胎生器官发育过程中蔗糖、淀粉含量和相关酶活性的变化趋势, 为提高胎生苗的繁育系数和质量提供参考。

2.2 植物激素对营养体胎生的影响

许多植物激素都参与胎生过程的调控, 其中ABA和GA是两种最主要的激素。ABA可促进种子休眠, 抑制收获前萌发(PHS)。通过化学诱导增强ABA合成的限速酶即9-顺式-环氧类胡萝卜素双加

氧酶(NCED)基因的表达量, 成功抑制了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子的萌发; NCED RNA 干扰赤霉素(GA)生物合成基因可以修复种子对ABA的敏感性, 从而促进种子萌发^[25]。两者相互拮抗, 为胎生所必需^[26]。

当番茄(*Lycopersicon esculentum*)和拟南芥等作物的种子中缺乏GA时, 种子萌发慢, 萌发率低; 缺乏ABA或虽然ABA含量正常但种胚对ABA不敏感或敏感性降低时均表现出提前萌发或者未熟萌发的现象, 但ABA含量与胎生现象的发生也不是正相关, 还与果实内的渗透压有关^[27]。卷丹百合珠芽的发育与多种激素有关, 其中, ABA、JA有利于珠芽的成熟, CTK的高合成和低降解均导致卷丹百合上部叶腋珠芽的形成; IAA、ZR、GA₃对珠芽生长起促进作用, 但IAA过高会抑制珠芽的进一步形成^[8,20]。也有研究表明, IAA、DHZR、ZR和GA₃的含量在珠芽发育过程中不断上升能促进黄独珠芽膨大, 当珠芽完全变褐时仍在增加^[23]。此外, IAA和乙烯对落地生根叶片胎生苗根系的发育具有一定的影响, 只有当来自胎生苗顶芽的IAA积累到某一临界值时根系才开始发育, 乙烯则通过降低该临界值而使根系发育提早^[28]。IAA还控制着睡莲开花节律和球茎的发育, 若去除花蕾, 会导致花梗维管中IAA通量的减少, 促进营养球茎的生长^[29]。Kane等^[7]探讨了几种植物生长调节剂在促进睡莲胎生苗的形成和繁殖中的应用, 但并没有系统研究睡莲不同发育阶段内源激素的变化对胎生苗生长的影响。因此, 分析比较营养体胎生器官中所含激素的种类、数量和相互比例的变化, 有助于了解其在母株上发芽, 并能自然脱落、生根、生长为新植株的生理生化机理。

外源激素对营养体胎生器官的生长发育也具有重要的调控作用。研究表明, 外源GA能提高珠芽的质量, 使卷丹百合珠芽单株数量减少但增加单个珠芽的重量, 促进珠芽在母株上直接萌发; GA还会促使落地生根胎生苗的茎叶伸长, 但烯效唑矮化宽叶落地生根植株后完全抑制了胎生苗的生成; GA促进山药珠芽膨大, 而抑制剂矮壮素能增加山药地下根茎的产量^[30-31], 说明营养体胎生植物在发育过程中, 可以通过植物激素来调控不同器官的生长。此外, GA处理魔芋珠芽后, 其可溶性糖和可溶性蛋白质含量升高, 说明GA能促进有机物质的分解, 有利于珠芽的萌发^[32]。生长素(2,4-D)对落地生根胎生苗无性繁殖的影响较小, 起关键作用的是细

胞分裂素(6-BA),在发育过程中用 6-BA 处理的胎生苗叶片直径明显增大,而细胞分裂素抑制剂(PR)能完全抑制切割叶片上胎生苗的产生;2,4-D 的部分作用效果受 6-BA 拮抗,说明 2,4-D 和 6-BA 含量的动态平衡与相互作用是胎生苗正常发育的关键因素^[33]。独脚金内酯是在根茎中合成的一种新型植物激素,与生长素和细胞分裂素相互作用,控制植物的生长,其类似物 GR-24 延迟了卷丹百合珠芽的发生,抑制剂 Tris-108 能促进珠芽的生长发育,增加珠芽数量^[34]。此外, Liu 等^[35]对大叶落地生根施用 SA,在 4~8 h 内大幅提升胎生苗原基形成关键基因 *KdSOC1* 的表达量,比 GA 和 ABA 等的作用效果更为显著。ABA 在胎生苗发育的起始阶段有一个关键的积累期,决定胎生苗休眠程序的启动与否,较高含量的 ABA 可促进落地生根胎生苗的休眠;如果错过此时期,再施用外源 ABA 或 ABA 合成抑制物氟啶酮都无法影响胎生苗的生长^[31]。因此,激素之间的相互作用在营养体胎生发育过程中必不可少,但仍存在许多问题,如作用的部位、作用机制、运输方式等还需深入研究。

植物营养体胎生是在长期的进化过程中受不同因子不断积累的效应,引起形态解剖、生理代谢上的变化而有别于其他非胎生植物,使得胎生这一特殊繁殖方式更加适应恶劣的环境条件。因此,探索营养体胎生器官的发育机理,为胎生苗的育种提供参考。

3 分子水平研究

植物的形态差异和生理结构的变化甚至病变,细胞功能多样性等的决定性因子都是基因差异性表达的结果。基因通过控制一系列酶的活性来调控植物体内一切生化过程的方向和速度,还控制着植物激素的合成,调节植物个体发育的过程。即使是同一植物个体,尽管其基因组相同,但酶活性具有组织和器官特异性,导致营养体胎生植物有些叶腋组织产生珠芽,有些不产生珠芽,如百合、半夏和山药等。通过对这两种叶腋组织进行转录组测序和表达谱分析,结果表明,淀粉和糖代谢及植物激素信号转导通路在珠芽形成中发挥了重要作用^[20]。从半夏中筛选出多个与珠芽发育的相关基因,参与内源激素生物合成和信号转导相关的功能基因,如玉米素、生长素、茉莉酸、脱落酸等 4 种激素合成代

谢相关的基因在珠芽中的表达量均高于茎,而赤霉素则相反^[36]。彭斌^[37]在山药中获得了 23 个参与珠芽形成的候选基因,这些基因在长珠芽和不长珠芽组织中均表现出明显的差异性。Baskaran^[38]通过转录组测序,结果表明,在差异表达的基因中,胎生狗脊蕨的叶片和胎生芽有 6 997 个基因表达上调,39 912 个基因表达下调,其中转录因子分别有 75 个上调和 39 个下调,所有的下调基因与 112 个代谢通路有关,他们均参与淀粉和蔗糖代谢、次级代谢和激素合成等。此外,在假胎生狗脊蕨中还有一种增强植物抗逆能力的脱水蛋白,而在非胎生狗脊蕨中没有与孢子休眠、ABA、赤霉素和胎生相关的基因,通过 RT-PCR 技术验证这些重要功能基因的表达水平,说明营养体胎生植物具有较强的抗逆性。Yang 等^[39]对不同荷花(*Nelumbo nucifera*)品种根茎发育过程进行转录组分析,结果表明,大量基因在碳水化合物代谢和植物激素信号转导途径中显著富集,共筛选到 22 个参与光周期通路、淀粉代谢和激素信号转导的候选基因,可诱导根茎周长增大,为进一步研究根茎形成的分子机制奠定基础。因此,胎生繁殖基因表达与酶活性、激素合成密切相关,还有待于深入研究和阐明。

胎生植物的 DNA 中必然存在着胎生繁殖基因。目前,关于调控植物营养体胎生的基因及其功能的研究已有一些报道。落地生根叶片胎生苗的形态建成同时具有器官发生和胚胎发生的特征,相关基因主要有 *STM*、*LEC1*、*FUS3* 和 *SAHH*^[19],其中, *STM* 在胎生苗叶缘发生的起始部位、器官发生和胚胎发生中均有表达;但胎生苗的形成不需要 *KdLEC1* 基因, Garcês 等^[31]将功能完整的 *KdLEC1* 契合基因导入宽叶落地生根后,植株叶缘锯齿凹陷数量减少,胎生苗原基发育受阻;而 *KdLEC1* 蛋白功能丧失可使胎生苗绕过休眠、体细胞胚正常发育,对 ABA 的积累过程具有阻断效果; *KdSOC1* 基因能感知和传递不同光周期诱导和干旱胁迫刺激信号并参与落地生根胎生苗的形成^[35]。 *FUS3* 和 *SAHH* 基因在落地生根胎生苗发育过程中具有一定的作用,但具体功能还有待进一步研究^[19]。此外,白花虎眼万年青(*Ornithogalum thyroideum*)叶上珠芽产生过程中, *STM* 基因明显上调表达,细胞色素 *P450* 基因能促进胚胎开始发育和次生代谢产物的合成, *EMB* 则是胚胎发生初期叶绿体形成所必需的基因^[40]。卷丹百合腋生珠芽形成过程中, *LIAGO1* 仅在可形成

珠芽的上部叶腋表达,且在珠芽形成时表达量最高,而在不形成珠芽的下部叶腋几乎不表达,推测 *LIAGO1* 可能与卷丹百合珠芽的形成相关^[41]。对于某些参与激素生物合成和信号转导相关的不确定基因,通过转录组水平分析基因表达的差异性,可有效挖掘影响植物性状的相关功能基因,促进植物遗传育种的改良。然而,由于采样时期、基因组资源、信息分析、缺乏基因功能验证试验等的局限,多数研究只停留在转录组测序和表达谱分析水平,大多数序列没有功能注释,为珠芽和胎生苗的形成机制提供了分子数据,还需深入研究营养体胎生器官的形成机理。

4 再生繁殖特性

植物的再生除了有性繁殖以外,通常采用鳞茎、块茎、根茎等进行无性繁殖,但切口长期暴露在空气中,与土壤直接接触导致病原菌不断积累,产量下降,生活力降低,品种退化严重。而营养体胎生器官如珠芽、胞芽、不定芽、叶片等产生新的植株病毒感染率较低,可实现高效再生,繁殖系数更大。因此,利用营养体胎生器官进行离体快繁,是植物丰富繁育系统,解决植物再生问题的重要途径之一,在实际生产中具有重要的作用。大量研究表明,脱离母体后的胎生幼苗生长速度比正常幼苗快,且具有更高的活力,尤其是在干旱逆境中的仙人掌科植物胎生苗表现得更加明显^[42-43]。淡黄花百合(*Lilium sulphureum*)叶腋处的珠芽产量是鳞茎的数倍,萌发率达 90%以上^[44],滴水珠的叶柄和叶片各着生一粒珠芽,萌发率达 75%以上^[10],成熟后均无需休眠直接萌发,可有效扩大种群的数量,提高生态适应能力。1株珠芽魔芋的叶面球茎数量为 10~60 个,尤其在遮荫环境下采用矮化剂抑制了地下球茎的顶芽优势,不但矮化了植株,使珠芽的平均产量增加了 65%~160%^[45],且珠芽的葡甘聚糖含量较高,因此,用叶面珠芽作为种植用种,不但改变了现有品种以小球茎或繁殖根作为种芋的传统低效途径,还可实现优质种苗的规模化生产,耐高温高湿,同时还能提高对细菌性软腐病的抗病水平^[46],具有较高的经济价值。薯蓣属的零余子作为繁殖材料进行播种,大大提高了繁殖系数,且商品性好,具有抗氧化、降血糖、调节免疫功能等多种功效,煮熟可直接食用,且多个物种具有相似的

胎生器官和功能,药用价值和食用价值都很高^[47]。落地生根的叶缘种苗、青菜叶属植物的叶上花和叶籽银杏的叶上胚珠、睡莲的叶脐胎生苗均为叶片表面的维管束分化和产生不定芽,从而形成新的植株。落地生根叶缘产生胎生苗的周期短、数量大,同步性较强,容易成活,具有很强的再生能力,尤其是在逆境胁迫下更容易促使落地生根胎生苗的生成^[35]。睡莲叶片胎生苗在营养充足、温度适宜的条件下,可以通过分株的方式产生 100 株以上的新苗,繁殖系数很大,生长速度快,甚至当年可二次开花,大大提高了观赏性,还能净化水体,具有较高的生态价值。因此,营养体胎生的繁育优势明显,但能否从亲缘关系相近的物种中诱导出类似的胎生器官,促进种群的传播和扩散,还有待于深入研究。

营养体胎生除了受本身的遗传因素影响外,温度、光照和大气 CO₂ 浓度等环境条件的变化也会影响营养体器官的萌发和幼苗的成活^[48]。研究表明,5.0℃层积处理有利于打破卷丹百合珠芽休眠,提早出苗,提高出苗率,增加单位面积小鳞茎的产量^[49]。室温处理能够促进卷丹百合珠芽根的生长,数量增多,但对打破休眠和发芽没有明显促进作用,相反温度越低打破休眠越快,对发芽的促进作用越明显。火炬树(*Rhus typhina*)利用早春林分环境中充足的光照、水分和营养进行光合作用,提前进行碳积累而迅速生长,为种群的更新和扩张创造了条件,增强了生存竞争力,但影响了本地植物的生长,具有入侵植物的特征^[50]。

虽然营养体胎生植物的种类较多,但大多是在长期恶劣的环境条件下进化出与传统无性繁殖方式不同的特征,其性状是可遗传的,长期进行多代繁殖仍可保持品种的优良特性,因此是繁育途径的一个重要补充,但在大面积的生产应用中具有一定的局限性,由于珠芽、胎生苗、鳞茎、球茎、块茎等均为营养贮藏器官,在生长发育过程中存在着激烈的养分竞争,若以收获产品器官为目的,势必要削弱营养体胎生器官的产量,因此,如何平衡营养器官和贮藏器官之间的相关性,以及同化产物是如何分配到不同器官中的,其原理尚不清楚,还有待于进一步研究。

5 展望

目前,对营养体胎生繁殖器官的形态解剖、生理生态、分子水平以及再生繁殖等方面已有一些研

究, 但引起胎生现象的本质并没有得到系统解答。营养体胎生是适应生态环境的一种重要机制, 其发生过程中胎生器官与母体组织之间存在怎样的联系呢? 首先, 营养体胎生器官发生在不同植物的不同部位, 有些物种具有相似的胎生器官和功能, 但往往侧重研究发育部位本身的形态结构变化, 其发生机理尚不明确。其次, 生境和亲缘关系相近的物种并非都发生胎生现象, 在长期的进化过程中, 起关键作用的生境因子和遗传因子是如何进行调控的? 第三, 对营养体胎生植物的研究大都停留在叶片、珠芽等转录组测序和表达谱分析上, 就胎生发育不同阶段的具体调控基因及其分子机制还有待深入研究。目前, 对营养体胎生的研究还处于起步阶段, 关于如何调控营养体胎生的形成机理和挖掘重要功能基因还需深入研究, 尤其是在不断变化的环境条件下, 胎生苗如何适应新的环境而发生变化也是未来的研究方向。

参考文献

- [1] ZHOU X X, CAI L L, FU M P, et al. Progress in the studies of vivipary in mangrove plants [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2016, 40(12): 1328–1343. doi: 10.17521/cjpe.2016.0087.
周晓旋, 蔡玲玲, 傅梅萍, 等. 红树植物胎生现象研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1328–1343. doi: 10.17521/cjpe.2016.0087.
- [2] CHEN L Z, WANG W Q. Ecophysiological responses of viviparous mangrove *Rhizophora stylosa* seedlings to simulated sea-level rise [J]. *J Coast Res*, 2017, 33(6): 1333–1340. doi: 10.2112/jcoastres-d-16-00131.1.
- [3] DINTU K P, SIBI C V, RAVICHANDRAN P, et al. Vivipary in *Ophiorrhiza mungos* L.: A rare phenomenon in angiosperms [J]. *Plant Biol*, 2015, 17(1): 294–295. doi: 10.1111/plb.12233.
- [4] ABRAHAM-JUÁREZ M J, HERNÁNDEZ C R, SANTOYO V J N, et al. Functionally different PIN proteins control auxin flux during bulbil development in *Agave tequilana* [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(13): 3893–3905. doi: 10.1093/jxb/erv191.
- [5] ZOU Y. Research the flowering and viviparous propagation of *Polygonum viviparum* L. [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2009: 25–33.
邹园. 珠芽蓼的开花结实与胎生繁殖 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2009: 25–33.
- [6] MIAO Y Y, ZHU Z B, GUO Q S, et al. Dynamic changes in carbohydrate metabolism and endogenous hormones during *Tulipa edulis* stolon development into a new bulb [J]. *J Plant Biol*, 2016, 59(2): 121–132. doi: 10.1007/s12374-016-0456-y.
- [7] KANE M, KAUTH P. Use of plant growth regulators to enhance viviparous waterlily propagation [J]. *Acad J*, 2006, 21(4): 7–10.
- [8] FAN J P, WANG B, YAN F X, et al. Morphological characteristics and physiological changes of bulbils development in *Lilium lancifolium* [J]. *J NE Agric Univ*, 2019, 50(2): 18–27. doi: 10.19720/j.cnki.issn.1005-9369.2019.2.0003.
樊金萍, 王冰, 阎凤霞, 等. 卷丹百合珠芽发育形态特征及生理变化研究 [J]. *东北农业大学学报*, 2019, 50(2): 18–27. doi: 10.19720/j.cnki.issn.1005-9369.2019.2.0003.
- [9] YANG P P, XU L F, XU H, et al. Morphological and anatomical observation during the formation of bulbils in *Lilium lancifolium* [J]. *Caryologia*, 2018, 71(2): 146–149. doi: 10.1080/00087114.2018.1449489.
- [10] ZHU Y Y, LUO R, CHEN H L, et al. Bulbil development of *Pinellia cordata* [J]. *Guihaia*, 2018, 38(2): 225–232. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201704007.
朱燕燕, 罗睿, 陈海丽, 等. 滴水珠珠芽发育过程研究 [J]. *广西植物*, 2018, 38(2): 225–232. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201704007.
- [11] LUO R, DU Y S, SUN Y Y, et al. Morphological observation and anatomical study on bulbil development of *Pinellia ternata* [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2014, 34(9): 1776–1781. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2014.09.1776.
罗睿, 杜禹珊, 孙莹莹, 等. 半夏珠芽发育过程的形态学和解剖学研究 [J]. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1776–1781. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2014.09.1776.
- [12] SUN C. Morphological observation and preliminary study of several genes of *Helwingia* Willd. [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013: 12–16. doi: 10.7666/d.Y2394775.
孙骋. 青荚叶的形态学观察及其几个基因的初步研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013: 12–16. doi: 10.7666/d.Y2394775.
- [13] HAN C J, XING S Y, DONG Z K, et al. Studies on histochemistry of the developmental epiphyllous ovule in *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* [J]. *Acta Hort Sin*, 2011, 38(5): 817–824. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2011.05.030.
韩晨静, 邢世岩, 董章凯, 等. 叶籽银杏叶生胚珠的发育组织化学研究 [J]. *园艺学报*, 2011, 38(5): 817–824. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2011.05.030.
- [14] SUN X, LI S M, XING S Y, et al. Observation on ultrastructure of sclerotesta and endotesta from normal seeds and epiphyllous seeds of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Makino [J]. *Acta Hort Sin*, 2009, 36(11): 1561–1567. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2009.11.002.
孙霞, 李士美, 邢世岩, 等. 叶籽银杏正常种子与叶生种子中种皮及内种皮超微结构观察 [J]. *园艺学报*, 2009, 36(11): 1561–1567. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2009.11.002.
- [15] WANG R X, LU S G. Leaf micromorphology of 12 species of Aspleniaceae and its taxonomic significance [J]. *Guihaia*, 2010, 30(6): 748–

752. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2010.06.006.
- 王任翔, 陆树刚. 中国西南地区铁角蕨科植物叶表皮微形态及其系统学意义 [J]. 广西植物, 2010, 30(6): 748–752. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2010.06.006.
- [16] BATYGINA T B, BRAGINA E A, TITOVA G E. Morphogenesis of propagules in viviparous species *Bryophyllum daigremontianum* and *B. calycinum* [J]. Acta Soc Bot Pol, 1996, 65(1–2): 127–133. doi: 10.5586/asbp.1996.022.
- [17] GARCÊS H M P, CHAMPAGNE C E M, TOWNSLEY B T, et al. Evolution of asexual reproduction in leaves of the genus *Kalanchoë* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(39): 15578–15583. doi: 10.1073/pnas.0704105104.
- [18] YUAN Q, HU G F, HU B Z. Anatomical studies on development of the viviparous seedlings of *Bryophyllum daigremontianum* [J]. J NE Agric Univ, 2006, 37(3): 321–324. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369.2006.03.008.
- 袁强, 胡国富, 胡宝忠. 落地生根胎生苗发育解剖学研究 [J]. 东北农业大学学报, 2006, 37(3): 321–324. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369.2006.03.008.
- [19] JIANG W T, ZENG H M. Research progress on plantlet development and relevant genes of *Kalanchoë daigremontiana* [J]. Biotechnol Bull, 2016, 32(7): 13–20. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.07.002.
- 蒋文婷, 曾会明. 落地生根胎生苗发育及其相关基因研究进展 [J]. 生物技术通报, 2016, 32(7): 13–20. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.07.002.
- [20] YANG P P, XU L F, XU H, et al. Histological and transcriptomic analysis during bulbil formation in *Lilium lancifolium* [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1508. doi: 10.3389/fpls.2017.01508.
- [21] ZHANG Y, YONG Y B, WANG Q, et al. Physiological and molecular changes during lily underground stem axillary bulbils formation [J]. Russ J Plant Phys, 2018, 65(3): 372–383. doi: 10.1134/S1021443718030172.
- [22] ZHU Y, WANG W, LI Q, et al. Study on nutritional ingredient and active contents of the bulbil and bulb of *Lilium brownii* var. *viridulum* [J]. Curr Biotechnol, 2016, 6(5): 336–340. doi: 10.3969/j.issn.2095-2341.2016.05.05.
- 朱昀, 王未, 李倩, 等. 百合珠芽与鳞茎营养成分及活性成分研究 [J]. 生物技术进展, 2016, 6(5): 336–340. doi: 10.3969/j.issn.2095-2341.2016.05.05.
- [23] LONG W H, WANG Q, XIAO G L, et al. Variation of endogenous hormone and carbohydrate contents in growing bulbils of *Dioscorea bulbifera* [J]. J Yunnan Agric Univ, 2013, 28(2): 283–286. doi: 10.3969/j.issn.1004-390x(n).2013.02.025.
- 龙雯虹, 王琼, 肖关丽, 等. 黄独珠芽生长期内源激素及糖类物质含量的变化 [J]. 云南农业大学学报, 2013, 28(2): 283–286. doi: 10.3969/j.issn.1004-390x(n).2013.02.025.
- [24] LONG W H, GUO H C, GAO X, et al. Relationship between variation of carbohydrate in bulbils and vine elongating, leaf expansion about *Dioscorea* [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2009, 29(6): 1187–1192. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.06.019.
- 龙雯虹, 郭华春, 高星, 等. 3种薯蓣属植物珠芽糖类含量变化与茎叶生长的关系 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(6): 1187–1192. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.06.019.
- [25] NONOGAKI M, NONOGAKI H. Prevention of preharvest sprouting through hormone engineering and germination recovery by chemical biology [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 90. doi: 10.3389/fpls.2017.00090.
- [26] SHU K, LIU X D, XIE Q, et al. Two faces of one seed: Hormonal regulation of dormancy and germination [J]. Mol Plant, 2016, 9(1): 34–45. doi: 10.1016/j.molp.2015.08.010.
- [27] WANG X, ZHANG L L, XU X C, et al. Seed development and viviparous germination in one accession of a tomato *rin* mutant [J]. Breed Sci, 2016, 66(3): 372–380. doi: 10.1270/jsbbs.15149.
- [28] KULKA R G. Hormonal control of root development on epiphyllous plantlets of *Bryophyllum (Kalanchoe) marnierianum*: Role of auxin and ethylene [J]. J Exp Bot, 2008, 59(9): 2361–2370. doi: 10.1093/jxb/em106.
- [29] KE M Y, GAO Z, CHEN J Q, et al. Auxin controls circadian flower opening and closure in the waterlily [J]. BMC Plant Biol, 2018, 18(1): 143. doi: 10.1186/s12870-018-1357-7.
- [30] GONG M X, LUO H L, YUAN H J, et al. Effects of exogenous gibberellin and paclobutrazol on tuber expansion and bulbil formation of Chinese yam [J]. Acta Hort Sin, 2015, 42(6): 1175–1184. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2014-1090.
- 龚明霞, 罗海玲, 袁红娟, 等. 外源赤霉素和多效唑对山药块茎膨大和零余子形成的影响 [J]. 园艺学报, 2015, 42(6): 1175–1184. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2014-1090.
- [31] GARCÊS H M P, KOENIG D, TOWNSLEY B T, et al. Truncation of leafy cotyledon1 protein is required for asexual reproduction in *Kalanchoë daigremontiana* [J]. Plant Phys, 2014, 165(1): 196–206. doi: 10.1104/pp.114.237222.
- [32] LU H Y, WANG D, PAN J Q, et al. Effects of GA₃ treatment on germination of *Amorphophallus bulbifer* seed [J]. J Agric, 2017, 7(2): 59–62.
- 陆红叶, 王迪, 潘嘉琦, 等. 赤霉素对珠芽魔芋种子萌发的影响 [J]. 农学学报, 2017, 7(2): 59–62.
- [33] ZHONG T X. Analysis of gene expression and isolation genes of plantlet formation in *Kalanchoë daigremontiana* leaves [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015: 31–38.
- 钟天秀. 大叶落地生根胎生苗差减cDNA文库的构建及相关基因的克隆 [D]. 北京: 北京林业大学, 2015: 31–38.

- [34] LIU Y P, DU Y P, LI Z L, et al. The effects of strigolactone and its inhibitor on the growth and development of *Lilium lancifolium* bulbils [J]. Mol Plant Breed, 2018, 16(8): 2656–2663. doi: 10.13271/j.mpb.016.002656.
- 刘玉平, 杜运鹏, 李增良, 等. 独脚金内酯及其抑制剂对卷丹珠芽生长发育的影响 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(8): 2656–2663. doi: 10.13271/j.mpb.016.002656.
- [35] LIU C, ZHU C, ZENG H M. Key *KdSOC1* gene expression profiles during plantlet morphogenesis under hormone, photoperiod, and drought treatments [J/OL]. Genet Mol Res, 2016, 15(1): gmr.7579. doi: 10.4238/gmr.15017579.
- [36] YE D, YANG Z L, LI D H, et al. Transcriptome analysis of *Pinellia* bulbil based on high-throughput sequencing technology [J]. J Zhejiang Sci-Technol Univ (Nat Sci), 2017, 36(2): 282–288. doi: 10.3969/j.issn.1673-3851.2017.03.022.
- 叶德, 杨支力, 李东海, 等. 基于高通量测序半夏珠芽转录组研究 [J]. 浙江理工大学学报(自然科学版), 2017, 36(2): 282–288. doi: 10.3969/j.issn.1673-3851.2017.03.022.
- [37] PENG B. Genuine authentication of yam based on molecular markers and study on genes of bulbil based on transcriptome [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016: 79–87.
- 彭斌. 山药基源植物分子鉴别体系建立与珠芽相关基因的转录组分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016: 79–87.
- [38] BASKARAN X R. First insights on next-generation sequencing and biochemical analysis of an apomictic fern for vivipary character [D]. Guangzhou: Sun Yat-Sen University, 2016: 45–105.
- [39] YANG M, ZHU L P, PAN C, et al. Transcriptomic analysis of the regulation of rhizome formation in temperate and tropical lotus (*Nelumbo nucifera*) [J]. Sci Rep, 2015, 5: 13059. doi: 10.1038/srep13059.
- [40] JIANG F X, WEI P W, WU S, et al. Transcriptome analysis insights into bulblet on leaf surface in *Ornithogalum thyrsoides* [J]. Mol Plant Breed, 2017, 15(2): 519–531.
- 姜福星, 魏丕伟, 吴生, 等. 白花虎眼万年青叶上珠芽的转录组分析 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(2): 519–531.
- [41] YANG P P, XU H, XU L F, et al. Cloning and expression analysis of *LIAGO1* in *Lilium lancifolium* [J]. Acta Hort Sin, 2018, 45(4): 784–794. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2017-0601.
- 杨盼盼, 徐华, 徐雷锋, 等. 卷丹 *LIAGO1* 基因的克隆及表达分析 [J]. 园艺学报, 2018, 45(4): 784–794. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2017-0601.
- [42] ARAGÓN-GASTÉLUM J L, FLORES J, YÁÑEZ-ESPINOSA L, et al. Advantages of vivipary in *Echinocactus platyacanthus*, an endemic and protected Mexican cactus species [J]. J Arid Environ, 2017, 141: 56–59. doi: 10.1016/j.jaridenv.2017.01.012.
- [43] CASILLAS-ÁLVAREZ P, REYES-OLIVAS Á, SÁNCHEZ-SOTO B H, et al. Differential germination associated with facultative vivipary in *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Climatic correlations in marginal populations in Sinaloa, Mexico [J]. Acta Bot Mex, 2018, 123: 51–66. doi: 10.21829/abm123.2018.1250.
- [44] LI T, LI S Q, LUO R. Morphological observation and anatomical study on bulbil development of *Lilium sulphureum* [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2012, 32(1): 85–89. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2012.01.014.
- 李腾, 李少群, 罗睿. 淡黄花百合珠芽发育过程的形态学与解剖学研究 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 85–89. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2012.01.014.
- [45] ZHANG D H, WANG Q P. High yielding cultural practices for producing bulbils from *Amorphophallus bulbifer* by dwarfing [J]. J Trop Agric, 2017, 37(9): 11–16. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2017.09.003.
- 张东华, 汪庆平. 珠芽魔芋叶面球茎的丰产栽培技术 [J]. 热带农业科学, 2017, 37(9): 11–16. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2017.09.003.
- [46] WU X, YANG M, LIU J N, et al. Identification and evaluation of resistance of *Amorphophallus* spp. to *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* [J]. Subtrop Plant Sci, 2018, 47(2): 176–180. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2018.02.016.
- 吴旭, 杨敏, 刘佳妮, 等. 珠芽魔芋对细菌性软腐病的抗性鉴定研究 [J]. 亚热带植物科学, 2018, 47(2): 176–180. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2018.02.016.
- [47] FENG Y, BAI M, MIAO M S. Discussion on the medicinal use of bulbil [J]. China J Chin Med, 2019, 34(3): 509–512. doi: 10.16368/j.issn.1674-8999.2019.03.121.
- 冯昱, 白明, 苗明三. 零余子药用探讨 [J]. 中医学报, 2019, 34(3): 509–512. doi: 10.16368/j.issn.1674-8999.2019.03.121.
- [48] THINH N C, KUMAGAI E, SHIMONO H, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on bulbil germination and early seedling growth in Chinese yam under different air temperatures [J]. Plant Prod Sci, 2017, 20(3): 313–322. doi: 10.1080/1343943X.2017.1346477.
- [49] ZHANG K. Development and anthocyanidin accumulation of bulbil on *Lilium lancifolium* Tunb. [D]. Xining: Qinghai University, 2017: 28–36.
- 张恪. 卷丹百合珠芽发育与花青素的积累研究 [D]. 西宁: 青海大学, 2017: 28–36.
- [50] XU Y F, XU D Y, GUO W Z, et al. Characteristics of the formation and morphological anatomy of the adventitious buds on the horizontal lateral root of *Rhus typhina* [J]. Bull Bot Res, 2016, 36(3): 348–353. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2016.03.005.
- 许玉凤, 徐丹阳, 郭文铮, 等. 火炬树横走侧根不定芽的发生及其形态解剖学特性的研究 [J]. 植物研究, 2016, 36(3): 348–353. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2016.03.005.