

刘淑娟,周 华,杨爱红,等. 3 种瑞香花部性状的对比研究及对坐果的影响[J]. 江苏农业科学,2019,47(6):92–95.

doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2019.06.020

3 种瑞香花部性状的对比研究及对坐果的影响

刘淑娟,周 华,杨爱红,李彦强,余发新

(江西省科学院生物资源研究所/江西省观赏植物遗传改良重点实验室,江西南昌 330096)

摘要:通过 3 种瑞香属植物甘青瑞香、橙花瑞香和金边瑞香的花部性状调查、传粉昆虫观察,以及花粉胚珠比(P/O)和坐果率的统计分析,探究瑞香属植物柱头缩入式雌雄异位和花部性状的进化及适应意义。结果发现,3 种瑞香均为管状花结构,花药 2 轮,属柱头缩入式雌雄异位,需要特化的传粉者为其传粉;据 P/O 推测,橙花瑞香和金边瑞香的繁育系统为专性异交,而甘青瑞香为兼性异交;访花观察发现,3 种瑞香的传粉者均较稀少;坐果率统计结果表明,特殊的花部结构、异交为主的繁育系统结合传粉者的不足直接导致 3 种瑞香的低坐果率。

关键词:瑞香;花部性状;传粉;繁育系统;坐果率

中图分类号:Q944.58

文献标志码:A

文章编号:1002–1302(2019)06–0092–04

花部性状影响植物的传粉和交配格局,其适应意义一直是植物生殖生态学和进化生物学的热点之一^[1]。花部性状可分为花设计(floral design)和花展示(floral display)2 个层次^[2]。花设计包括花的颜色^[3]、形状^[4]、大小^[5]、对称性^[6]、花粉数量^[7]、花粉胚珠比^[8]、雌雄异位^[9–10]和雌雄异熟^[11]等;花展示包括花在某一时刻开放的数量和花在花序上的排列方式^[1,12–13]。两性花植物的花在形态学上具有多样化的适应方式,其主要目的是通过降低两性器官间干扰以及减少雄配子浪费而提高植物的雄性生育力^[13]。其中雌雄异位(herkogamy)是一种重要的花部适应机制,即通过花药和柱头在位置上的空间分离,是可显著降低同株异花授粉水平,从而影响植物交配格局的一种花部机制^[2]。3 种被普遍认知的雌雄异位方式是柱头探出式雌雄异位、柱头缩入式雌雄异位和互补式雌雄异位。在柱头探出式雌雄异位中,同一花中柱头的高度在花药的上方,这种异位方式在自然界中普遍存在^[2],几乎出现在所有科的开花植物中。互补式雌雄异位是柱头和花药在高度上互补异位,主要出现在一些特化的科属中,如报春花科(Primulaceae)报春花属(*Primula*)、紫草科(Boraginaceae)紫草属(*Lithospermum*)。在柱头缩入式雌雄异位中,柱头的高度位于花药的下方,这种方式不及柱头探出式雌雄异位普遍,但在瑞香科(Thymelaeaceae)、鸭跖草科(Commelinaceae)、百合科(Liliaceae)等较进化的科中都有出现。雌雄异位在动物传粉的植物中非常普遍,尤其是互补式雌雄异位和柱头探出式雌雄异位,在自然界中存在较多,对其进化及适应意义的研究也相当深入,但柱头缩入式雌雄异位

在自然界中相对较少存在,对其适应意义的研究也少之又少。

瑞香科(Thymelaeaceae)瑞香属(*Daphne* Linn.)植物具有重要的观赏和利用价值,其开花量大,树形美观,花香浓郁,深受人们的喜爱,如甘青瑞香被作为绿化树种开发利用^[14],金边瑞香作为名贵的盆栽花卉进入千家万户^[15]。前期观察发现,瑞香属植物多为灌木,开花量大但坐果率低,其花具有典型的柱头缩入式雌雄异位的特点,管状小花,花药 2 轮分别位于花冠管的管口和中部,柱头位于花冠管的基部,但对此花部特征的存在及适应意义却尚不清楚,也无人研究。本研究对甘青瑞香、橙花瑞香和金边瑞香 3 种瑞香属植物的花部性状、繁育系统、传粉系统及其坐果率等进行调查研究,旨在为进一步了解瑞香属植物的生殖生物学特性及阐明柱头缩入式雌雄异位和相关花部性状的进化意义提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验所选材料为 3 种瑞香属植物,分别是金边瑞香(*D. odora* var. *marginata*,图 1–A),是瑞香的变种,常绿小灌木,叶片边缘淡黄色,中部绿色,是中国传统名花,世界名花。叶互生,纸质,长圆形或倒卵状椭圆形,花开早期外面淡紫色,内面肉红色,花开后期变为白色,数朵至十几朵组成顶生头状花序,花香浓郁,全国各大城市均有栽培。橙花瑞香(*D. aurantiaca* Diels,图 1–B),别名云南瑞香、黄花瑞香、万年青,矮小灌木,高 0.6~1.2 m,多分枝,枝短,幼时红褐色或褐色,老时棕褐色或褐色。生长于海拔 2 600~3 500 m 的石灰岩阴坡杂木林中或灌丛中。叶小,对生或近对生,密集簇生于枝顶,纸质或近革质。花橙黄色,管状小花,芳香,2~5 朵簇生于枝顶或部分腋生。产自四川西南部(乡城、会东)、云南西北部丽江–香格里拉一带。甘青瑞香(*D. tangutica* Maxim,图 1–D至图 1–F),又名唐古特瑞香、陕甘瑞香,产自山西、陕西、甘肃、青海、四川、贵州、云南、西藏。生于海拔 1 000~3 800 m 的润湿林中。常绿灌木,高 0.5~2.5 m,不规则多分枝;枝肉质,较粗壮,幼枝灰黄色,分枝短,较密,老枝淡灰色或灰黄色,微具光泽,叶迹较小,叶互生,革质,多集中在花序之下,条状

收稿日期:2018–02–01

基金项目:江西省科技支撑计划(编号:20151BBF60078);江西省科学院博士项目(编号:2014–YYB–01);江西省科学院普惠项目(编号:2014–XTPH1–01);南昌市优势科技创新团队(编号:2015CXTD005)。

作者简介:刘淑娟(1982—),女,安徽宿州人,博士,助理研究员,主要从事植物繁殖生态学研究。E–mail:liushujuan1115@126.com。

通信作者:余发新,博士,研究员,主要从事林木遗传育种等研究工作。E–mail:fxyu2000@126.com。

披针形或长圆状椭圆形。花开早期为外面紫色或紫红色,内面白色,花开后期变为白色,香味持久,头状花序生于小枝顶端。本研究对于橙花瑞香和甘青瑞香的野外试验部分是2015—2016年在云南省迪庆藏族自治州香格里拉县高山植物园(27°54′50″N,99°38′17″E,海拔3300 m)及其周边山上开展的,对于金边瑞香的研究是在江西省南昌市江西省科学院(115°59′32″E,28°41′57″N,海拔20 m)的花卉种植基地完成的。



A—金边瑞香; B—橙花瑞香; C—花的内部结构;
D—F—甘青瑞香的访花者: D、E—无效访花者甲虫和蝇;
F—有效访花者红腹熊蜂 (*Bombus friseanus*)

图1 3种瑞香花部性状及传粉观察

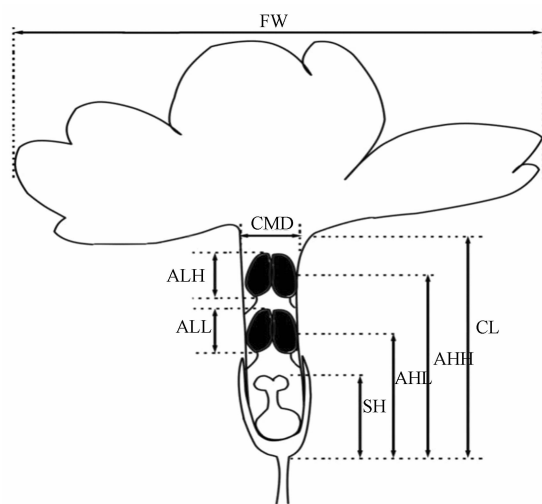
1.2 方法

1.2.1 花部特征测量 为了调查3种瑞香的花部结构,在各自盛花期分别随机选取50株个体,每株选取正在开放的单花1朵,用数显游标卡尺测其特征值,测量指标包括花宽、开口大小、花冠长、柱头高、上轮花药高、上轮花药长、下轮花药高、下轮花药长,并计算出上轮花药距柱头的距离和下轮花药距柱头的距离,所测得的平均值作为该花性状的表型值(图2)。

1.2.2 花粉产量及大小、胚珠产量的测定 野外收集来自不同植株的花药未开裂的花20~30朵,分别盛放于70%乙醇的2 mL离心管中保存,带回实验室。在试验室中农将每朵花的8个花药取出,放在小研钵中充分研碎,在容量瓶中稀释至5 mL,混匀,用移液器随机吸取5滴(每滴50 μ L)放于载玻片上,在100 \times 显微镜下数花粉的数量,将5滴的平均值乘以稀释倍数100,即为该花的花粉产量^[16]。之后将子房放在体视显微镜下解剖,并将胚珠均匀散开,统计胚珠数量。

对于花粉粒大小的测量,笔者先在显微镜下给花粉拍照,每个种选择70粒花粉,并在同一放大倍数下拍下参考标尺的照片,然后在IP 5.0软件下先测量参考标尺的长度,并计算出测量长度与实际长度的换算比例,然后测量花粉的长度,并用换算比例计算出花粉的实际大小,因花粉基本为圆形,用花粉直径作为衡量花粉粒大小的指标。

1.2.3 访花观察 在各自盛花期随机选取橙花瑞香、甘青瑞香、金边瑞香各1株,统计正在开放的花数,以30 min为1个时间段,从09:00至17:00记录来访昆虫的种类、访花数量、



CL—花冠长; AHH—上轮花药高; AHL—下轮花药高;
SH—柱头高; ALL—下轮花药长; ALH—上轮花药长;
CMD—开口大小; FW—花宽

图2 花部特征测量示意

访花行为以及访问单花的时间。当访花虫体接触到花药即为1次有效的访问。晚上访花观察从19:00至21:00,用红色的布罩着手电筒以减少光线对蛾类访花的干扰^[17],同白天观察方法一样,记录夜间访花者的种类和行为。访花观察每种均在60个时间段,30 h以上。

1.2.4 开花及坐果率统计 开花期随机标记3种瑞香各20株,盛花期统计其开花数,待种子成熟时再统计其结果数,计算其坐果率。

1.3 数据分析

所有数据统计分析、作图均采用SPSS 19.0软件,用One-Way ANOVA(单因素方差分析)进行物种间的方差分析与比较,统计数据用平均值 \pm 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 花部特征测量

3种瑞香的花均为管状结构,花冠管的长度分别为橙花瑞香(6.76 \pm 0.93) mm,甘青瑞香(8.05 \pm 0.75) mm,金边瑞香(13.73 \pm 1.29) mm;开口都比较小,大小分别为橙花瑞香(1.27 \pm 0.21) mm,甘青瑞香(1.54 \pm 0.29) mm,金边瑞香(2.01 \pm 0.44) mm;柱头位于花冠管的下部,花药2轮位于柱头的上方,下轮着生于花管筒的中部,上轮着生于花管筒的喉部稍下位置(图1-C)。单因素方差分析(One Way ANOVA)结果表明,3种瑞香的开口大小、花宽、花冠长、上轮花药高、上轮花药长、下轮花药高、柱头高均存在极显著差异($P < 0.01$),下轮花药长在3个种间不存在显著差异($F = 0.372$, $P = 0.69$),上、下轮花药与柱头的距离在3个种间均不存在显著差异(表1)。

2.2 花粉、胚珠产量

3种瑞香的单花花粉产量存在较大差异,分别为橙花瑞香8059粒,甘青瑞香488粒,金边瑞香14369粒,而其胚珠数都只有1个,因此P/O分别为橙花瑞香8059,甘青瑞香488,金边瑞香14369,也存在较大差异(表2)。根据Cruden的标准^[18],P/O为2.7~5.4时,其繁育系统为闭花受精;P/O

表 1 3 种瑞香的花部特征

类别	开口大小(mm)	花宽(mm)	花冠长(mm)	上轮花药高(mm)	上轮花药长(mm)
甘青瑞香	1.54 ± 0.29	12.80 ± 1.10	8.05 ± 0.75	7.39 ± 0.76	1.45 ± 0.18
橙花瑞香	1.27 ± 0.21	6.90 ± 0.90	6.76 ± 0.93	7.00 ± 0.88	1.32 ± 0.21
金边瑞香	2.01 ± 0.44	11.36 ± 1.82	13.73 ± 1.29	7.98 ± 1.02	1.42 ± 0.25
ANOVA 比较结果 $F=48.050, P<0.01$ $F=322.7, P<0.01$ $F=432.9, P<0.01$ $F=12.701, P<0.01$ $F=5.862, P<0.01$					
测量特征	下轮花药高(mm)	下轮花药长(mm)	柱头高(mm)	上轮花药与柱头距离(mm)	下轮花药与柱头距离(mm)
甘青瑞香	4.92 ± 0.66	1.41 ± 0.22	3.02 ± 0.61	3.15 ± 0.83	0.93 ± 0.59
橙花瑞香	4.80 ± 0.78	1.43 ± 0.21	2.54 ± 0.38	2.91 ± 0.70	0.78 ± 0.54
金边瑞香	5.46 ± 0.87	1.46 ± 0.25	3.37 ± 0.61	3.27 ± 0.53	0.89 ± 0.55
ANOVA 比较结果 $F=10.621, P<0.01$ $F=0.372, P=0.69$ $F=22.847, P<0.01$ $F=2.222, P=0.113$ $F=6.949, P=0.39$					

注:表中数据为平均值 ± 标准差。

表 2 花粉、胚珠产量及坐果率统计

类别	胚珠比相关				花粉大小		自然坐果率	
	花粉数量(粒)	相应胚珠数(个)	胚珠比(P/O)	样本量(个)	大小(μm)	样本量(个)	坐果率(%)	样本量(个)
甘青瑞香	488	1	488	26	28.75	70	2.10	20
橙花瑞香	8 059	1	8 059	25	27.98	70	1.09	20
金边瑞香	14 369	1	14 369	20	26.01	70	0	20
ANOVA	$F=415.48,$	$F=415.48,$	$F=415.48,$	$F=415.48,$	$F=20.139,$	$F=20.139,$	$F=5.648,$	$F=5.648,$
比较结果	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$

为 18.1 ~ 39.0 时,繁育系统为专性自交;P/O 为 31.9 ~ 396.0 时,繁育系统为兼性自交;P/O 为 244.7 ~ 258 8.0 时,繁育系统为兼性异交;P/O 为 2 108.0 ~ 195 525.0 时,繁育系统为专性异交。据此标准判断,橙花瑞香和金边瑞香的繁育系统为专性异交,而甘青瑞香为兼性异交。花粉产量在 3 个种间也存在显著差异,且表现出花粉产量越大,花粉越小的趋势。

2.3 访花观察

3 种瑞香的访花者均较少,橙花瑞香偶尔有食蚜蝇和蝇类访问,而夜间访花的蛾类虽然访问频率也比较低,观察期间仅看到 2 头或 1 头访问 3 朵花,另 1 头访问 2 朵花^[19];甘青瑞香偶尔也有甲虫和蝇类的到访(图 1 - D、E),整个访花观察仅看到 1 头红腹熊蜂(图 1 - F)访问甘青瑞香,而且在同一株上连续访花 10 朵以上;金边瑞香因开花时期为一年中最冷的冬天,传粉昆虫稀少,整个访花观察中没有看到任何访花者。食蚜蝇和蝇类虽然访花,但在花上驻留的时间短,且它们的喙部也较短,而瑞香属花的花管均比较长(橙花瑞香长 6.76 mm,甘青瑞香长 8.05 mm,金边瑞香长 13.73 mm)且柱头位于花管基部,所以食蚜蝇和蝇类不能为瑞香属花传粉,为无效的传粉者。蛾类及熊蜂因其口器较长,可以同时接触到花药和柱头,并为其传粉,被视为有效的传粉者,但蛾类及熊蜂一般都在同一株植物上访问数朵花,这也容易造成自花花粉在柱头的落置,导致花粉浪费。

2.4 坐果率统计

对每种瑞香 20 株个体的开花及坐果率统计结果显示,甘青瑞香的单株开花数均在 100 朵以上,而其平均自然结果数只有每株 2 个,其平均自然坐果率不到 2.1%,而橙花瑞香的单株开花量更大,在几百甚至上千朵,而其平均自然结果数只有 9 个,其坐果率不到 1.1%,金边瑞香没有发现结果,因此其坐果率为 0。

3 结论与讨论

花部特征分析表明,3 种瑞香结构相似,为典型的管状花,

花的开口较小,只有 1 ~ 2 mm,这种结构限制了访花者的行为,使一些短吻的访花者类型如蝇类和食蚜蝇类均不能有效地进行传粉。短吻的传粉者不能访问管状花,因为短吻无法伸进管状花中吸取花的报酬(指基部的花蜜);而长吻的熊蜂则能从各种形态的花中取食花蜜,因而在许多传粉网络中成为泛化传粉者^[20]。从植物的角度看,具有特殊结构(特化)的花往往被特定的传粉者访问,而泛化的花则会吸引多种传粉者^[21]。不可否认,植物花部构造对传粉者的适应施加了选择压力,特化的花是植物从花部结构上过滤掉一些访花者的繁殖策略。而花药 2 轮排列,且柱头位于最基部,同一花内上轮花药、下轮花药和柱头高之间没有重叠,单个物种在 3 个特征间也表现出明显的分层现象(图 3),属于柱头缩入式雌雄异位。柱头、花药在空间结构上的分离,对其适应意义的理解应该是避免雌雄功能的干扰^[22-24],而不是仅仅作为一种避免自交的机制^[2,24]。

花粉胚珠比为判断植物繁育系统类型提供了重要依据^[18,25],可用于确定植物繁殖系统和定量评定其形态学特征。3 种瑞香花粉产量大,尤其是橙花瑞香和金边瑞香,而胚珠只有 1 个,具有明显的异交物种特征,按照 Cruden 的花粉胚珠比的观点,3 种瑞香的 P/O 结果均显示了较高的自交不亲和性,橙花瑞香和金边瑞香为专性异交,而甘青瑞香为兼性异交,橙花瑞香的结论与人工授粉的结果相一致^[18],这进一步降低了利用自身花粉受精的可能。也进一步证实了雌雄异位的主要功能是避免雌雄功能的干扰,而不是仅仅作为一种避免自交的机制^[2,24]。雌雄异位和自交不亲和性的同时存在被认为是避免自交和提高物种适合度的重要保障^[24,26-27],这在异型花柱植物中表现的尤为突出,如报春花属植物^[28]。

3 个瑞香物种坐果率统计结果表明,坐果率都相当低,甘青瑞香的不到 2.1%,橙花瑞香的不到 1.1%,金边瑞香的基本为 0。这与 3 种瑞香的访花观察结果相一致,甘青瑞香偶尔有熊蜂访问,但访问频率很低,观察 30 h 仅看到 1 头,访花 10 朵以上;橙花瑞香观察到了夜间访花的蛾类,但访问频率更低,观察 30 h,一共只访问了 5 朵花,而金边瑞香整个访花

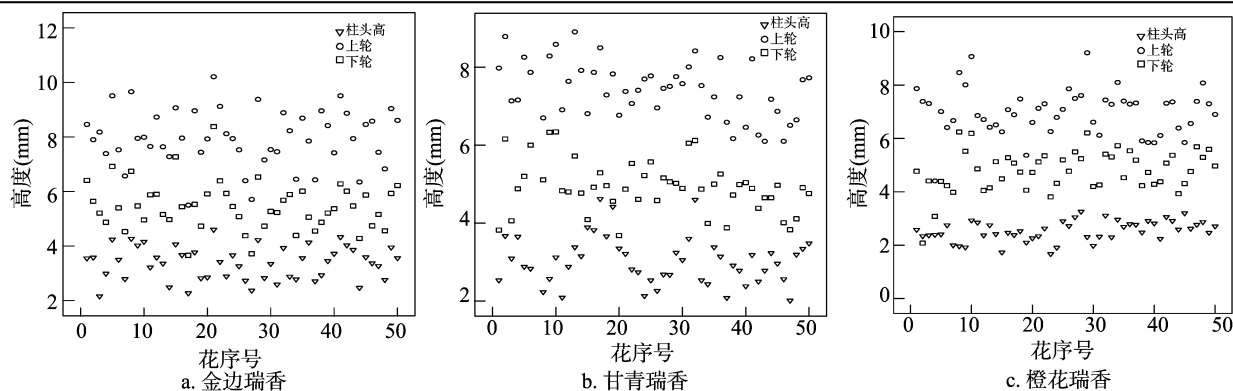


图3 3种瑞香柱头、花药高散点图

观察期间没有看到有效传粉者。这与另外 2 种瑞香属植物 *D. rodriguezii* 和 *D. gnidium* 的访花及坐果率统计结果相似,坐果率也都在 5% 以下^[29]。可见瑞香属中花部结构的特殊性、自身繁育系统的限制(自交不亲和)结合有效传粉者的不足是该属植物坐果率低的主要原因。

参考文献:

- [1] 阮成江,姜国斌. 雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展[J]. 植物生态学报,2006,30(2):210-220.
- [2] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态[M]. 北京科学出版社,2004:311-315.
- [3] Zufall R A, Rausher M D. Genetic changes associated with floral adaptation restrict future evolutionary potential[J]. Nature,2004,428(6985):847-850.
- [4] Dafni A, Kevan P G. Flower size and shape: implications in pollination[J]. Israel Journal of Plant Sciences,1997,45(2/3):201-212.
- [5] Johnson S G, Delph L F, Elderkin C L. The effect of petal - size manipulation on pollen removal, seed set, and insect - visitor behavior in *Campanula americana*[J]. Oecologia,1995,102(2):174-179.
- [6] Neal P R, Dafni A, Giurfa M. Floral symmetry and its role in plant - pollinator systems; terminology, distribution and hypothesis [J]. Annual Review of Ecology and Systematics,1998,29:345-373.
- [7] Thien L B, Azuma H, Kawano S. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms [J]. International Journal of Plant Sciences,2000,161(6,S):S225-S235.
- [8] Jacquemart A L. Floral traits of Belgian Ericaceae species; are they good indicators to assess the breeding systems? [J]. Belgian Journal of Botany,2003,136(2):154-164.
- [9] Paillet T, Humeau L, Figier J, et al. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae) [J]. Biological Journal of the Linnean Society,1998,64(3):297-313.
- [10] Jesson L K, Barrett S. Solving the puzzle of mirror - image flowers [J]. Nature,2002,417(6890):707.
- [11] Bertin R I, Newman C M. Dichogamy in angiosperms[J]. Botanical Review,1993,59(2):112-152.
- [12] Robertson A W, Macnair M R. The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *myosotis* and *mimulus*[J]. Oikos,1995,72(1):106-114.
- [13] Sch B. Mating strategies in flowering plants; the out - crossing selfing paradigm and beyond[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences,2003,358(1434):991-1004.
- [14] 阿德安,杨宝山. 野生甘青瑞香人工驯化[J]. 青海农林科技,2008(3):70-71.
- [15] 周华,余发新,王碧琴,等. 金边瑞香花粉活力和柱头可授性研究[J]. 安徽农业科学,2012,40(24):12035,12115.
- [16] Dafni A. Pollination ecology: A practical approach[M]. New York: Oxford University Press,1992.
- [17] Liu C Q, Huang S Q. Floral divergence, pollinator partitioning and the spatiotemporal pattern of plant - pollinator interactions in three sympatric *Adenophora* species [J]. Oecologia,2013,173(4):1411-1423.
- [18] Cruden R W. Pollen - ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. Evolution,1977,31(1):32-34.
- [19] 刘淑娟,杨爱红,周华,等. 橙花瑞香的繁殖特性研究[J]. 广西植物,2018,38(5):626-634.
- [20] Stang M, Klinkhamer P G, Waser N M, et al. Size - specific interaction patterns and size matching in a plant - pollinator interaction web[J]. Annals of Botany,2009,103(9):1459-1469.
- [21] Faegri K. The principles of pollination ecology[M]. 3rd ed. [S. l.]:[s. n.],1979.
- [22] Darwin C. The effects of cross and self - fertilization in the vegetable kingdom[J]. Nature,1877,15(381):329-332.
- [23] Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species[M]. London: John Murray,1877:123-135.
- [24] Webb C J, Lloyd D G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy [J]. New Zealand Journal of Botany,1986,24(1):163-178.
- [25] 王崇云,党承森. 植物的交配系统及其进化与种群适应[J]. 武汉植物学研究,1999,354(6350):227-229.
- [26] Barrett S C. Sexual interference of the floral kind [J]. Heredity,2002,88(2):154-159.
- [27] 李群,王学英,王帅,等. 蜀葵开花与繁育特性研究[J]. 北方园艺,2011,9(9):95-98.
- [28] Liu S J, Wu L Y, Huang S Q. Shortened anther - stigma distance reduces compatible pollination in two distylous *Primula* species[J]. Journal of Plant Ecology,2016,9(2):224-232.
- [29] Rodríguez - Pérez J, Traveset A. Influence of reproductive traits on pollination success in two *Daphne* species (Thymelaeaceae) [J]. Journal of Plant Research,2011,124:277-287.