

蜀葵开花与繁育特性研究

李 群^{1,2}, 王学英¹, 王 帅², 唐东鑫², 纪 晨², 阮成江²

(1. 沈阳农业大学 生物科学技术学院, 辽宁 沈阳 110866 2. 大连民族学院 生命科学学院, 辽宁 大连 116600)

摘 要: 通过野外观察, 对蜀葵自然居群的花部特征、开花过程、花粉/胚珠比、花粉生活力和柱头可授性及繁育特性等进行初步研究。结果表明: 蜀葵群落花期约 91 d, 单花持续时间为(3.57 ± 0.14)d。雄性先熟, 雄性持续时间为(2.45 ± 0.16)d 雌性持续时间为(1.55 ± 0.16)d。花柱伸出时为直立状态, 属柱头探出式雌雄异位, 与花药间距离约 3 mm。柱头伸出后约 2~4 h 后开始弯曲, 直至与花药接触, 此时的花粉生活力为 42.33%, 柱头可授性最强, 存在潜在的延迟自交。授粉处理的结果表明, 蜀葵不存在无融合生殖, 自交亲和, 以异交为主。其柱头裂片的反转运动有可能保证传粉者不足或缺乏时传粉的成功发生。

关键词: 蜀葵; 雌雄异熟; 雌雄异位; 花粉胚珠比; 花柱运动; 繁育系统

中图分类号: Q 944.58 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2011)09-0095-04

植物的花性状如花的颜色、形状、大小和对称性等影响植物的传粉和交配系统^[1-3]。雌雄异熟(Dichogamy)指雌雄同体植物的雌雄两性功能(即花粉散布和胚珠受精)在时间上的分离^[4]; 雌雄异位指花内柱头和花药间的空间距离^[5], 早期观点认为雌雄异熟和雌雄异位的适应意义主要是避免自交, 而当前的主流观点是避免雌雄

干扰^[6]。蜀葵(*Althaea rosea*)为锦葵科蜀葵属 1 a 生草本植物, 花大且花色丰富(红色、白色或粉色等), 花期长, 是我国重要的传统花卉植物。蜀葵的雄蕊类型属单体雄蕊, 其上被多轮小雄蕊, 花开后, 花药先开裂, 随后花柱分枝才从雄蕊聚合管伸出, 属不完全雄性先熟和柱头探出式雌雄异位。前期观察发现, 蜀葵的柱头裂片伸出后会发生反卷运动。为了明确蜀葵花部特征尤其是花柱运动的适应机制, 现对蜀葵的花期物候、花特征、花粉胚珠比、花粉生活力和柱头可授性及其繁育系统进行分析, 旨在为进一步了解蜀葵的生殖生物学特性及阐明花部运动的进化意义提供理论依据。

第一作者简介: 李群(1978-), 女, 硕士, 讲师, 现主要从事植物繁殖生物学方面研究工作。E-mail: liqunmuzi2000@yahoo.com.cn。
责任作者: 阮成江(1972-), 男, 博士, 教授, 现主要从事植物进化生态学研究。
收稿日期: 2011-03-11

Effects of Shading on Photochemical Efficiency in Ornamental Plants *Ardisia mamillata* Hance and *Ardisia japonica* (Thunberg)

ZHONG Juan, ZHOU Bing, LONG Wan-wan, ZENG Jian-zhong, GUO Lin
(College of Life Sciences, Jinggangshan University, Jian, Jiangxi 343009)

Abstract: In this paper, chlorophyll fluorescence photochemical efficiency in Color-leafed Plants *Ardisia mamillata* Hance and evergreen plant *Ardisia japonica* (Thunberg) under different shading treatments were investigated. The results showed that except 90% shading treatments, the maximal efficiency of PSII photochemistry (Fv/Fm) and efficiency of PSII photochemistry (ΦPSII) in *Ardisia mamillata* Hance and *Ardisia japonica* (Thunberg) increased with the increase of shading degree under the other three shading treatments, and shading treatments increased the photochemical efficiency in the two plants. Photoinhibition would happen under all shading treatments in *A. mamillata* after 30 d, but only under the 35% shading treatments in *A. japonica*. Under the same shading treatments, Fv/Fm of *A. mamillata* was higher than that of *A. japonica*. The results indicated that *A. mamillata* suitable conditions for shading 75% of the light.
Key words: *Ardisia mamillata* Hance; *Ardisia japonica* (Thunberg) Blume; shading; photochemical efficiency

1 材料与方法

1.1 试验材料

试材为辽宁省大连市开发区内的蜀葵自然居群,于6~9月花期期间观察研究。

1.2 试验方法

1.2.1 花期物候学观察 开花前从蜀葵自然居群内选择大小基本一致的10个单株进行标记,每天上午7:00~8:00进行观察和记录单株每日开花数和开花总数。于花开放当日和开放第2天测量花瓣长、花瓣宽、花冠直径、雄蕊柱长、最下轮雄蕊高、花柱长、花柄长、柱头数、萼片数和副萼数,花药与柱头之间的空间距离,于7:00~19:00,每隔2h测1次。每个性状测量80朵花(分别来自80个不同植株)。花冠直径为每朵花2个垂直方向测定值的均值,花瓣长度和宽度均为同一花内3片花瓣的均值。并计算各有关参数的平均数和标准差。

1.2.2 开花过程 随机选取100朵未开放的且发育一致的花蕾(分别来自于100个不同植株)做标记,观察单花持续期、雄性(蕊)持续期和雌性(蕊)持续期。单花持续期从标记的花蕾刚张开露出雄蕊时记录至花瓣闭合的时间;雄性持续期即花药开始散粉时至所有花药散粉结束的时间;雌性持续期从柱头伸出至柱头萎蔫。

1.2.3 花粉/胚珠比 随机采取刚刚露出花瓣的花蕾50个(分别来自50个植株),取下花药,按任明迅^[7]的方法统计每个花蕾的花粉数和胚珠数(每天5个花蕾,共统计10d)。花粉数量与胚珠数量之比即为花粉胚珠比(P/O比)。

1.2.4 花粉生活力和柱头可受性检测 盛花期,标记发育一致但未开放的花,于发育的不同时期,从标记的花中收集新鲜花粉,参照Kalisz^[8]的方法,用氯化三苯基四氮唑(TTC)染色法检测花粉活力(每天10朵花,共统计10d)。随机选取刚开放雌蕊未钻出的花朵,去雄,套袋,于柱头钻出后不同时期,参照Huang^[9]的方法,采用联苯胺-过氧化氢法测定柱头可受性(每天10朵花,共统计10d)。检测直至花冠脱落为止。

1.2.5 繁育系统 依Dafni^[10]描述的方法进行了6种处理(表1)。不同处理的坐果率和单果种子数之间差异用SPSS 11.5软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 蜀葵花的物候期

2010年大连开发区内蜀葵自然居群的始花日为6

月20日,花期持续时间为(91.51±10.28)d,变异范围为78~105d,开花的高峰日为7月10日,变异范围在6月30日至7月14日间,蜀葵的终花日期为10月1日。

2.2 花形态特征与花柱运动

蜀葵花腋生,单生、双生或近簇生,排列成总状花序式,具叶状苞片;蜀葵花瓣一般为5瓣,花瓣先端凹缺,基部狭,花瓣长(45±0.05)mm,宽(67.04±0.05)mm,花冠直径(91.26±0.62)mm;萼片5,偶见4或6片,副萼6~10片。雌蕊丝状,基部分生,23~41枚不等,花柱伸出长度(3.18±0.03)mm(直立状态);雄蕊聚合成管状,形成单体雄蕊,花柱长(18.76±0.04)mm,最下轮雄蕊高度(5.47±0.04)mm。柱头伸长的时间持续约12h,早上7:00左右柱头约2mm;从7:00~9:00时生长速度较慢,9:00~15:00时其生长速度较快,且生长速度较一致,15:00~19:00生长速度略放慢。9:00~11:00左右,柱头的长度约3~4mm时,柱头开始发生弯曲;虽然柱头一直不断伸长,但其与花药的距离开始逐渐变小,直到与花药毗邻至接触,即柱头-花药间距离为0。

2.3 蜀葵花开放过程

蜀葵的花蕾为绿色,花冠被萼片所包被,花蕾膨大后,花冠逐渐露出,此时的花药已经成熟,但还未开裂,花开放时,花被片逐渐伸出并展开,在花瓣还未完全展开时,雄蕊成熟,花药开裂,花粉散出。早7:00左右花瓣展开,露出花药。花瓣完全展开时,柱头仍未钻出,约24h后,柱头从雄蕊柱中钻出,不断伸长并弯曲,直至与花药接触,此时大部分的花粉即将散尽;花瓣闭合至脱落约需1d,花冠与花柱同时萎蔫、枯落。自然状态下,蜀葵单花持续时间为(3.57±0.14)d,雄性期持续时间为(2.45±0.16)d,雌性期持续时间为(1.55±0.16)d。

2.4 花粉生活力和柱头可受性

花冠未打开之前,花粉已经具有很高的活力,开花后第1天15:00左右花粉生活力达到最高峰(97.08%),第2天11:00左右花粉活力开始急剧下降,而至单花花期即将结束时,花粉将散尽。蜀葵花开直到第2天时,柱头才从雄蕊柱中钻出,刚钻出的柱头可受性很低,仅有少数柱头会产生气泡,且气泡数量较少;当天的11:00左右,柱头开始弯曲,可受性也逐渐增强;至19:00时,柱头的可受性最强,些时弯曲的部分柱头与花药接触或毗邻,此时花粉生活力为42.33%;第3天上午花冠已经闭合时,柱头仍具可受性,但可受性较低(表2)。

表1 蜀葵不同处理的结实率和单果种子数及单因素方差分析

处理方法	处理花朵数/朵	坐果率/%	单果种子数(mean±S.E.)
不去雄,不套袋,自然传粉	200	69.5% c	31±0.3 c
去雄,套袋,检验无融合生殖	100	0% a	0 a
不去雄,套袋,自动自花授粉	180	23.89%ab	26.33±0.96 b
去雄,不套袋,检验昆虫传粉	150	67.33% c	31.17±0.56 c
不去雄,人工自花授粉,套袋	186	70.43% c	30.63±0.57 c
去雄,人工异花授粉,套袋	200	73% c	30.37±0.38 c

2.5 蜀葵有性繁育特性研究

2.5.1 花粉/胚珠比 蜀葵单花花粉量 31606.67 ± 474.08 , 胚珠数为 (42.45 ± 4.48) , 花粉胚珠比为 744.55 , 按照 Cruden^[11] 的标准, 该物种的繁育系统属于兼性异交类型。

2.5.2 套袋、去雄及人工授粉的试验结果 对蜀葵基本系统特性进行了套袋和人工授粉试验(表 1), 其结果表明, 去雄套袋的坐果率为 0 说明在蜀葵内不存在无融合生殖。蜀葵能通过柱头弯曲运动实现自交, 但坐果率

与单果种子数与对照间存在显著差异($t(42)=-44.510$, $t(632)=4.833$, $P<0.001$), 去雄后不套袋的坐果率和单果种子数与对照无差异($t(42)=0.767$, $P=0.157$ 和 $t(632)=0.246$, $P=0.759$), 人工异花授粉与人工自花授粉之间也无差异($t(42)=-0.163$, $P=0.754$ 和 $t(632)=0.256$, $P=0.724$)。以上结果表明, 蜀葵是以异交为主的, 其柱头裂片的反转运动导致的自动自交能在传粉者不足的情况下保证繁殖成功。

蜀葵的花粉生活力、柱头可受性及其形态特征						
单花开放时间/d	开放时间/h	花粉生活力/%	柱头可受性	花粉状态	柱头状态	花冠状态
第 1 天	花开前	92.50	—	花药裂开, 未散粉	未钻出	微张 露出花药
	7:00	93.50	—	花药裂开, 未散粉	未钻出	张开
	11:00	95.12	—	散粉	未钻出	张开
	15:00	97.08	—	散粉	未钻出	张开
	19:00	93.34	—	散粉	未钻出	张开
第 2 天	7:00	91.80	+/-	散粉	直立	张开
	11:00	78.73	+	散粉	开始弯曲	张开
	15:00	65.45	++	散粉	未与花药接触	张开
	19:00	42.33	+++	散粉	与花药毗邻或接触	渐闭合
	7:00	3.41	++	花粉将散尽	与花药接触	闭合
第 3 天	11:00	—	+	花粉散尽	与花药接触	闭合
	15:00	—	+/-	花粉散尽	与花药接触	闭合
	19:00	—	—	花粉散尽	与花药接触	萎蔫

注 “—”表示柱头不具可受性;“+/-”指部分柱头具有可受性;“+”表示柱头具可受性“+”越多 表示柱头可受性越强。

3 讨论与结论

传粉模式影响植物交配系统^[11], 花部结构与系统特别是传粉者习性一起进化^[12], 维持传粉者与花之间关系的往往是蜜腺、花粉、气味以及花色等。异交植物通常有一些独特的性状与自交种类相区别^[13]。蜀葵花大而鲜艳, 具有蜜腺, 花粉粒大而多, 单花平均花粉粒为 $(31\ 606.67 \pm 474.08)$ 个, 是明显的异交植物特征。柱头探出式雌雄异位为 (3.18 ± 0.03) mm(直立状态下), 高高挑出的柱头不仅使得传粉者来访时最先触碰到柱头, 还可能拦截到风中的花粉;花药-柱头间距离的增加可以减少自花花粉落在自身柱头上的数量, 潜在的增加异交授粉的比例^[14], 同时还能降低雌雄器官之间的相互干扰^[15-16]。生殖成功是植物适应环境条件的重要组成部分。在有性生殖中, 植物花的生物学特征与其传粉机制相适应;有效的传粉是以大量的花粉、有效的传媒和处于可受期的柱头为前提^[17]。蜀葵存在明显的雄性先熟, 在花开后的第 2 天花柱才从雄蕊柱中钻出, 当柱头停止生长时花粉即将散尽, 二者的重叠期仅 1 d 左右, 这也是异交植物的花特征。

花粉胚珠比(P/O)为植物繁育系统提供了重要依

据^[11-18], 可用于确定植物繁殖系统和定量评定其形态学特征。一方面, 蜀葵花粉量较大, 且有明显的异交物种特征;另一方面, 蜀葵的柱头能在花晚期发生反卷运动与自身的花药接触, 存在延迟自交。按照 Cruden 花粉胚珠比的观点, 蜀葵的 P/O 比为 744.55, 繁育应属于兼性异交的类型。

蜀葵的柱头能发生弯曲使雌雄异位的程度减小, 甚至与自身花药接触, 柱头裂片开始运动时, 柱头可授性极低, 此时的花粉生活力在 78.73%左右;柱头裂片运动停止时, 柱头可授性最强, 此时的花粉生活力(42.33%)仍然较高, 这为延迟自交的发生提供了可能。套袋试验结果表明, 在没有昆虫传粉的情况下, 通过柱头裂片的反卷运动, 蜀葵可以成功实现自花授粉, 但这是以种子折损为代价的, 坐果率与单果种子数与对照差异显著。与仅靠昆虫传粉的去雄不套袋的花相比, 自然传粉处理的花即能通过昆虫传粉也能通过自动自交而获得更多花粉的机会, 但二者在坐果率和单果种子数上并无显著差异, 说明蜀葵的自动自花传粉在自然条件下是无效的。Nagy 等^[19]也得出了同样的结论, 发生在 *Kalmia latifolia* 中的自动自交在自然条件下并不能为繁殖提供保障。相反的, 发生在 *Collinsia verna* 花中的自动自交

能提高自交率^[20], 并保证野生居群的繁殖。虽然自然条件下蜀葵的自动自交不能对繁殖提供保障, 但在传粉者受限制的情况下能使 23.89% 的花朵成功结实, 表明蜀葵柱头裂片的卷曲运动有可能保证在传粉者不足或缺乏时传粉的成功发生。

参考文献

[1] Weiss M R. Floral color changes as cues for pollinators [J]. *Nature*, 1991, 354 (6350): 227-229.
[2] Dafni A, Kevan P G. Flower size and shape implication in pollination [J]. *Israel. J. Plant Sci.*, 1997, 45(2): 1201-1212.
[3] Neal P R, Dafni A, Giurfa M. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution and hypotheses [J]. *Annu Rev Ecol Syst.* 1998, 29(1): 345-373.
[4] Barrett S C H. The evolution of mating strategies in flowering plants [J]. *Trends in Plant Science* 1998(3): 335-341.
[5] Arroyo J, Barrett S C H, Hidalgo R et al. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae) [J]. *Am. J. Bot.*, 2002, 89(8): 1242-1249.
[6] Barrett S C H. Sexual interference of the floral kind [J]. *Heredity*, 2002, 88: 154-159.
[7] 任明迅. 雄蕊合生植物半边莲的花部综合征与繁育系统 [J]. *植物生态学报* 2009 33(2): 361-368.
[8] Kalisz S, Vogler D, Fails B, et al. The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae) [J]. *Am. J. Bot.*, 1999, 86: 1239-1247.
[9] Huang Z H, Zhu J M, Mu X J, et al. Pollen dispersion, pollen viability

and pistil receptivity in *Leymus chinensis* [J]. *Ann Bot* 2004, 93: 295-301.
[10] Dafni A. Pollination ecology: A practical approach [M]. New York: Oxford University Press 1992: 1-57.
[11] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding system in flowering plants [J]. *Evolution* 1997 31(1): 32-46.
[12] 马森, 范俊峰, 李静. 类短命植物异翅独尾草的传粉特性 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 1021-1017.
[13] 黄双全, 郭友好, 潘明清 等. 渐危险植物鹅掌楸的授粉率及花粉管生长 [J]. *植物学报* 1999 41(4): 241-248.
[14] 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.
[15] 郭友好. 传粉生物学与植物进化 [Q // 植物进化生物学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社 1994: 232-280.
[16] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社 2004: 302-320.
[17] Bosch J. Floral biology and pollinators of tree co-occurring *Cistus* spp. (Cistaceae) [J]. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1992, 109(1): 39-55.
[18] 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.
[19] Nagye S, Strong L, Galloway L F. Contribution of delayed autonomous selfing to reproductive success in Mountain Laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae) [J]. *Am. Midl. Nat.*, 1999 142: 39-46.
[20] Kalisz S, Vogler D W, Hanley K M. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating [J]. *Nature*, 2004, 430: 884-887.

Studies of the Floral Biology and Breeding System of *Althaea rosea*

LI Qun^{1,2}, WANG Xue-ying¹, WANG Shuai², TANG Dong-xin², JI Chen², RUAN Cheng-jiang²

(1. College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866; 2. College of Biological Science, Dalian Nationalities University, Dalian, Liaoning 116600)

Abstract: A field investigation was conducted on floral traits, flower opening process, pollen/ovule ratio, pollen viability and stigmatic receptivity and artificial pollination experiments in *Althaea rosea*. The results showed that florescence in large scale of *Althaea rosea* was about 91 d, and the single florescence can last (3.57 ± 0.14) d. Protandrous and the male phase was (2.45 ± 0.16) d and the female phase was (1.55 ± 0.16) d. The distance was about 3 mm between the stigmas and the anther, it was the approach herkogamy, the stigmas began to curve about 2~4 h after anthesis, and the stigmas can contact to the anther later in flowering. At that time pollen viability was 42.33%, and stigmatic receptivity was the highest, indicating the potential of delayed selfing. The results indicated that no apomixis occurred, the breeding system was outcrossing with self-compatibility based on the artificial pollination studies. The style branches curvature may assure reproduction in the absence of pollinators.

Key words: *Althaea rosea*; dichogamy; herkogamy; pollen-ovule ratio; style curvature; breeding system