

云锦杜鹃的开花动态与繁育系统研究

边才苗, 金则新

(台州学院生命科学与医药化工学院, 浙江台州 317000)

摘要: 对3个云锦杜鹃种群的开花动态和传粉方式等野外定位观测结果显示:花芽在花朵开放后形成雏形,经过8~9月的生长后成形,次年4月复苏,形成含6~12朵花的总状伞形花序,5月初开花,花期接近25 d。花生命周期为5~8 d,其中种群G的周期最短,平均为5.8 d,主要原因是光照时间长,湿度相对较低,花形态较小。开花后第二天到第三天,花药开裂,散出粘连成串的花粉,悬挂在花柱的中上部,同时柱头进入可授期;第五天到第六天,花瓣与花托分开并前移到花柱,使花柱倒垂,花粉串能粘附到柱头上。根据人工授粉试验和花粉落置观察的结果,云锦杜鹃的繁育系统为混合交配型,自然条件下为花后自花授粉,主要借助花瓣脱落来传播花粉;但根据杂交指数估算和花粉-胚珠比测定,云锦杜鹃的繁育系统为异交,自交亲和,需要传粉者,说明云锦杜鹃可能是由虫媒传粉向自花传粉演化。

关键词: 月云锦杜鹃; 繁育系统; 花粉-胚珠比; 自花传粉

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)02-0169-05

Studies on floral dynamic and breeding system of *Rhododendron fortunei*

BIAN Cai-miao, JIN Ze-xin

(School of Life Science and Pharmaceutical and Chemical Engineering, Taizhou University, Linhai 317000, China)

Abstract: The floral dynamics and breeding characteristics of *Rhododendron fortunei* were studied. The flower buds, formed after flowering, get their shape after a fast development from August to September, and keep their shape through the winter. The winter buds resurrect in April of the next year and grow into cyme-bottles, containing 6 to 12 flowers. *R. fortunei* flowers in May and lasts for about 25 days. Every flower has a life span of 5~8 days. Affected by a long sunshine and low air humidity in population G, under a *Pinus taiwanensis* forest, the flowers are smaller and the life-span of a flower is shorter than that of the other two populations. The flowering procedure of *R. fortunei* is anther dehiscence, which emits pollen cluster hanging on the upper part of the style from the second day to the third day. Simultaneously, the stigma colour changes from light green to orange, showing the stigma coming of reception. Then, petals shed off and move to style from fifth day to sixth day, which reverse the style and make the pollen clusters touch the stigma. Based on the results from some artificial treatments and the pollen loading, we get the result that the breeding system of *R. fortunei* is maxing mating, and self-pollination through petal's shedding off is its main natural pollination method. But according to Dafni's outcrossing index and the pollen-ovule ratio, the breeding system of *R. fortunei* is pollinator, outcrossing and self-compatible. So we conclude that *R. fortunei* is probably on a transition stage from outcrossing to selfing.

Key words: *Rhoadendron fortunei*; breeding system; pollen-ovule ratio; self-pollination

收稿日期: 2004-02-23 修订日期: 2004-04-20

基金项目: 浙江省教委科研计划项目(20030770)资助

作者简介: 边才苗(1963-),男,浙江诸暨人,副教授,主要从事植物生殖生态学研究。

繁育系统是植物内部的遗传机制和外部环境相互作用的一种表现形式,在决定植物的进化路线和表型变异上起着重要作用(Grant,1981)。尽管物种趋向于异交的演化在被子植物中具有普遍意义,但程度不同的自交现象在各类两性花植物中仍然广泛存在,甚至不乏从专性异交向自交演化的例证(郭友好,1994;Faegri,1979;Stebbins,1970)。云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*)为杜鹃花科的常绿灌木或小乔木(浙江植物志编辑委员会,1989;丁炳扬等,1989),花大如碗,花冠粉红色,灿若云霞,开花时略具芳香,这些花部特征似乎显示了云锦杜鹃为虫媒传粉,但实地观察发现蜜蜂等昆虫访花没有明显的传粉效果。本文以天台山3个云锦杜鹃种群为研究对象,通过开花动态的观察和繁育系统的检测,为阐明该种群传粉机制和繁育特性提供基础资料。

1 研究地点与研究方法

1.1 研究地点自然概况

研究地区设在浙江天台华顶国家森林公园内,主峰华顶山(29°15' N,121°06' E)海拔1 098 m,有关其自然概况已有报道(金则新,1999)。山地土壤系水成岩及火成的花岗岩母质上发育的山地黄壤土,土层厚30~100 cm,均为弱酸性,凋落物较多。其中种群G位于主峰西侧归云洞,海拔高度约900 m,以黄山松为主的针阔混交林;种群H位于主峰北侧黄经洞,海拔高度约930 m,分布于山坡的林窗中,和其它落叶树种混生;种群Y位于主峰西侧永字亭附近,海拔高度约820 m,是以云锦杜鹃为主要树种的杜鹃林,灌木层有丰富的阔叶箬竹(*Indocalamus latifolius*),覆盖度90%以上。所选的样树基径均为8~12 cm,年龄为30~40 a,开花相对较为旺盛的成年植株。

1.2 研究方法

1.2.1 开花动态的观察 在4月初,选择标准植株及花序进行标记,5个花序×6株,每7 d观察一次;4月下旬每3 d观察一次,5月1日~7日每1 d观察2次,以后每1 d观察一次,直至花朵脱落或形成果实。每次观察,记录开放花朵的数量、花粉散出和花瓣脱落时间等,测定花口径、花柱的长度及柱头的直径等;并于花朵开放的第二天午后,随机选取3朵花,测定花瓣长度、花药长度、子房长度及单花花粉数和胚珠数等花部主要形态指标。

1.2.2 杂交指数(outcrossing index, OCI)的估算 按照Dafni(1992)的标准进行花序直径、花朵大小及开花行为的测定及繁育系统的评判。

1.2.3 花粉—胚珠比(pollen-ovule ratio, P/O)的估算 随机选取云锦杜鹃花朵上未开裂的花药3~5个,挤碎于含染料和去垢剂的乙醇溶液中;转移到5 mL容量瓶中,定容后用血球记数板在显微镜底下每次记数10 μL的全部花粉数,重复6次,计算出单个花朵的平均花粉粒数。用刀片纵剖子房,取心皮在体视显微镜下用解剖针划开后,记数单个心皮的胚珠数目,每朵花重复5次,所得平均数乘以平均心皮数得单花胚珠数。每朵花的P/O比用该花的花粉总量除以胚珠数目得到。

1.2.4 套袋、去雄及人工授粉试验 根据云锦杜鹃的开花动态观察,采用了去雄套袋、去雄不套袋及三组去雄人工授粉:①为开花当天去雄后人工授粉,第二天补授一次;②为开花当天去雄,第三天人工授粉,第四天补授一次;③为开花当天去雄,第五天人工授粉,第六天补授一次。并采用同株异花授粉和异株异花授粉检测自交与杂交的差异。

1.2.5 花粉落置观测 切取花开放后1、2、3、4、5、6、7 d共7个时间段的柱头及花柱,每阶段各5个样品,经固定、软化和染色后,滴加甘油封片观察(边才苗等,2002)。

2 试验结果

2.1 云锦杜鹃的开花动态

2.1.1 云锦杜鹃花部形态 云锦杜鹃花朵的花柄细长,与花托相接处向外弯曲,使整个花序的花朵充分展开,每一朵略为下垂。花朵盛开时,花口径多数在7.5~7.8 cm,花部主要形态指标见表1。其中花瓣白色或红色,宽为2.2~3.0 cm;花柱在开花后有明显增长,初开时长2.8 cm,第三天增长到3.6~4.1 cm;开花当天,柱头为青色,直径0.25 cm,第三天变为橙黄色,直径扩大为0.32 cm;雄蕊多数为15个,少数为14个,长度变异较大,最短为1.8 cm,最长达3.5 cm,花药直径0.15 cm;子房直径约0.48 cm,多数为9室,少数为8室,个别为10室。

2.1.2 花芽发育与开花动态 云锦杜鹃于5月上中旬开花,花期约25 d,今年首批花朵于5月1日开放,中旬进入盛花期,至5月底只有零星的花朵尚未凋谢。花后抽枝展叶,当新梢在6月底停止伸长后,

花芽也已形成锥形, 经过 8~9 月份的快速生长, 至 10 月, 花芽纵长为 3.85 cm 左右, 横径为 1.75 cm; 接着生长停止, 越冬后花芽逐渐复苏, 在 4 月中下旬, 花苞突破苞片并迅速伸长, 展现出包含 6~12 朵花的一个总状伞形花序。解剖越冬花芽显示, 基部具有 20 多片苞叶, 接着的 10 余片苞叶, 每一片的叶腋处都有一朵锥形花(已有花瓣、雄蕊和雌蕊的分化), 即越冬前的花芽生长已基本完成了花器官的形态建成, 因而花的分化发育及开花比较一致, 花期不很长。

花的生命周期为 5~8 d, 平均为 6.3 d。在开花期间, 花部的主要形态变化依次是: 花柱伸长(第二天); 柱头颜色由青色逐渐转变为橙黄色(第三天), 同时花药发育成熟, 顶孔开裂, 并像蚕吐丝一样逐渐散出成串的花粉, 粘附悬挂在柱头下方的花柱上; 第五天花瓣皱褶, 并从基部与花托分开, 由于花朵略为下垂, 花瓣(连同雄蕊)借助重力, 像脱靴子一样从子房前移到花柱, 使原来略为上翘的花柱与柱头下垂, 悬挂在花柱上的花粉串粘附到柱头上; 最后(第六天至第七天)经过柱头脱落到地面, 个别过度皱褶的花

瓣还可粘附于柱头上不脱落。由于种群 G 及早开的花花期略短(平均 5.8 d), 花药开裂在第二天午后就开始, 其他变化也均比种群 H 和种群 Y 稍早一些(表 2)。另外, 开花后 10 d 左右, 柱头变黑, 20 d 左右脱落, 但花柱一般不脱落, 即便是开裂的果实仍然可见一小段粗短的花柱。

表 1 云锦杜鹃花部形态及其变异(单位: 厘米)

Table 1 Floral parameters of *R. fortunei* in different populations(Unit: cm)

项目 Items	种群 G Popula- tion	种群 H Popula- tion	种群 Y Popula- tion
花口径 Diameter of flower	6.85	8.10	7.92
花瓣长 Length of petal	4.819	5.905	5.255
花药长 Length of anther	0.686	0.702	0.718
花丝长 Length of filament*	2.266	3.028	3.049
花柱长 Length of style*	4.093	3.944	3.898
子房长 Length of pistil	0.802	0.811	0.779
柱头直径 Diameter of stigma*	0.360	0.292	0.398

G: 归云洞 Guiyundong; H: 黄经洞 Huangjingdong; Y: 永亨亭 Yongziting, 下同。* 开花后第三天的测定值 * Numbers determined on the third day

表 2 云锦杜鹃不同种群的开花动态

Table 2 The flowering dynamics of *R. fortunei* in different populations

开花后天数 Date after blooming(d)	种群 G Population	种群 H Population	种群 Y Population
1	柱头浅绿色 Stigma greenish	柱头浅绿色 Stigma greenish	柱头浅绿色 Stigma greenish
2	花药开裂, 花柱伸长 Anther dehiscence, style growing	花药开裂, 花柱伸长 Anther dehiscence, style growing	花药开裂, 花柱伸长 Anther dehiscence, style growing
3	花瓣皱褶, 柱头橙黄色 Petal wilting, stigma orange	花药开裂, 柱头橙黄色 Anther dehiscence, stigma orange	花药开裂, 柱头橙黄色 Anther dehiscence, stigma orange
4	花瓣基部开始断裂 Petal cutting	花瓣开始皱褶 Petal wilting	花瓣开始皱褶 Petal wilting
5	花瓣基部断裂并前移 Petal cut off and moving	花瓣基部开始断裂 Petal cutting	花瓣基部开始断裂 Petal cutting
6	部分花的花瓣脱落 Petal of some flowers shed	花瓣基部断裂并前移 Petal cut off and moving	花瓣基部断裂并前移 Petal cut off and moving
7	花瓣脱落 Petal shed	部分花的花瓣脱落 Petal of some flowers shed	部分花的花瓣脱落 Petal of some flowers shed
8	花瓣脱落 Petal shed	花瓣脱落 Petal shed	

2.2 云锦杜鹃的杂交指数

按照 Dafni(1992)的方法进行云锦杜鹃的杂交指数的测量, 结果如下: 花朵直径 6.8~8.1 cm, 花序直径 12.6~17.4 cm; 花药开裂散粉和柱头可授期几乎同时, 均在开花后第三天; 柱头挺立, 花药外展, 柱头与花药之间空间间隔明显。因此, 云锦杜鹃的杂交指数为 4, 根据 Dafni 的标准, 云锦杜鹃的繁育系统为异交, 自交亲和, 需要传粉者。

2.3 云锦杜鹃的花粉一胚珠比(P/O)

云锦杜鹃花的雄蕊多为 15 个, 部分为 14 个, 每

个雄蕊的花粉数均超过 1.3×10^5 , 平均每朵花的花粉量约为 2.2×10^6 ; 每花胚珠数为 860, 因此, 三个种群的花粉一胚珠比(P/O)均高于 2500(表 3)。依据 Cruden(1977)的标准, 繁育系统属于兼性或专性异交。

2.4 云锦杜鹃的传粉方式

2.4.1 传粉方式的观测 云锦杜鹃的花粉粒近球形, 有活力的花粉相对较大, 直径约为 80 μm , 无活力的败育花粉小, 直径一般不超过 65 μm 。由于每个雄蕊散发的花粉粘连成串, 粘附悬挂在花柱的中

上部,轻摇树枝也不会使花粉散脱到柱头上,因此,不可能借助风力进行异花传粉。同时云锦杜鹃的花大色艳,自然条件下偶然也可见到蜜蜂等昆虫的访问,但是,蜜蜂总是在花瓣皱褶前访花,此时柱头尚未进入可授期,多数花药也未开裂而散出花粉,且虫体往往是直接插入到花的基部采蜜,身体根本不接触花药与柱头。因此,即便有虫媒传粉,效率也是很低的。

花粉落置观测结果显示,花朵初开的1~3 d,柱头上几乎没有花粉,随后数量逐渐增加,但增加速度缓慢,即便个别经过蜜蜂访问的花朵也不例外。至第五天,花瓣开始脱落,柱头上的花粉数迅速增加,最多达到4 176粒,平均为2 798粒。说明花瓣的脱落具有传粉意义,这可能是云锦杜鹃主要的传粉方式。但开花后第六天,花粉活力还不到50%,第五天也只略高于60%(表4);同时有的柱头湿润程度降低,颜色也开始变化。因此,这种传粉方式的效率不高,自然结籽率很低(表5)。

2.4.2 套袋、去雄及人工授粉的试验结果 根据云锦杜鹃的开花动态,我们设计了相应的人工授粉试验,结果见表5。云锦杜鹃几乎不依赖于风和昆虫

表3 云锦杜鹃的花粉-胚珠比(P/O)

Table 3 Pollen-ovule of *Rhododendron fortunei* in different populations

种群 Population	单花花粉数($\times 103$) Pollen grain number per flower	单花胚珠数 Ovule number per flower	花粉-胚珠比 Pollen- ovule ratio
G	1896 \pm 55	756 \pm 17	2508 \pm 52
H	2202 \pm 78	877 \pm 33	2512 \pm 74
Y	2497 \pm 71	948 \pm 51	2637 \pm 89

" \pm "为标准差 Standard error

表4 不同种群花粉活力及其变化

Table 4 The pollen viability of *R. fortunei* in different populations

开花后天数 Date after blooming	种群 Population (G)	种群 Population (H)	种群 Population (Y)
1	60.24	58.38	62.16
2	90.56	92.36	94.55
3	85.85	87.08	88.55
4	76.87	78.27	78.68
5	60.63	62.44	64.27
6	42.69	45.62	48.84
7	23.96	26.26	27.73

表5 云锦杜鹃不同处理下的结实率/结籽率

Table 5 Fruit set ratio and seed set ratio of *R. fortunei* under different treatment

处理 Treatment	结实率·结籽率 Fruit set ratio Seed set ratio(%)		
	种群 Population(G)	种群 Population(H)	种群 Population(Y)
对照 Open pollinated	62.96 34.94	57.47/31.34	57.68 26.78
去雄套袋 Emasculated and bagged	0	0	0
去雄不套袋 Emasculated and unbagged	5.0/1.19	2.5/0.72	0
去雄人工授粉① Emasculated and hand-pollinated	66.67/31.31	61.81/28.63	59.72/24.47
去雄人工授粉② Emasculated and hand-pollinated	69.75/38.98	65.97/39.40	65.28/31.01
去雄人工授粉③ Emasculated and hand-pollinated	65.28/35.58	64.58/32.38	63.89 28.22

传播花粉,也不存在孤雌生殖。同时,三组不同时间的人工授粉试验的结实率均比对照要高,其中以人工授粉②最高,且所结的果实最大,包含的种子最多,平均结籽率比对照高4%~8%;人工授粉③所结的果实与对照的接近,尤其是种群G中,由于很多花的使用寿命为5 d,结籽率更为接近,方差分析显示差别不显著;而人工授粉①的果实最小,结籽率比对照还要低2%~3%。结合开花动态和花粉落置观察,作者认为云锦杜鹃的自然传粉是在开花后第五天以后发生,即依赖于花瓣脱落传粉。另外,同株人工授粉和不同种群个体间授粉,结实状况基本相同,如种群G的三组试验的结籽率分别为30.67%与31.86%,39.23%与38.65%和35.71%与35.43%。表明云锦杜鹃自交亲和,杂交可育,繁

育系统属于混合交配型。

3 讨论

3.1 云锦杜鹃的繁育系统

对植物花的结构和繁育系统的了解是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究所必须依赖的知识背景。长期以来,植物繁育系统的多样性引起了生物学家的兴趣。杂交系数、花粉-胚珠比和去雄一套袋-人工授粉试验,结果显示云锦杜鹃的繁育系统不完全一致。由于P/O值的测定具有快速、简便等特点,但正确性不高,比如有些自花授粉植物的P/O值明显高于Cruden标准(刘祥君,1997)或与异花授粉种类的P/O值重叠;杂交系数检测是从植

物的表观形态适应于虫媒传粉的角度入手,如自交率高的植物其花药和柱头的空间分离往往下降(张大勇等,2001),但若有特殊的传粉机制则另当别论。而最后一种测试以传粉结果为依据,自然比较真实可靠。因此,云锦杜鹃的繁育系统为自交和异交并存的混合交配型,但自然状态下以自花传粉为主,借助花瓣脱落实现花后授粉。

3.2 花的结构和繁育系统演化

在繁育系统的演化中,与之相适应的重要特点是花部特征及花生物学特性的协调进化(郭友好,1994;Faegri,1979)。云锦杜鹃虽有许多异交(虫媒传粉)花部综合特征,但借助花瓣的脱落实现花后传粉与虫媒传粉类似,只是前者不能实现异交,传粉效率比较低,因而与相应虫媒传粉相比,可能需要更高的P/O值。同时云锦杜鹃的花部结构又与花后自花授粉相适应,如花药开裂与柱头进入可授期相对较迟(第三天);花药散出的花粉成串,粘附在花柱的中上部,不仅可以避免花粉的散失、花粉活力的保持,而且有利于花粉在花瓣脱落过程中落置到柱头上。另外,P/O值大、柱头表面湿润和花瓣脱落时皱褶等也有利于花后授粉。结合Ornduff(1969)列举的异交与自交植物种间常表现出的区别特征,说明云锦杜鹃可能是由虫媒传粉向花后自花传粉演化。

3.3 花后授粉与自交衰退

尽管植物的自交有很多益处,例如占据新的生境、克服传粉媒介的短缺、有利于植物种群的局部适应性以及后代能直接获得先辈的优良性状等。云锦杜鹃借助花瓣脱落实现花后授粉可能是对传粉媒介短缺的一种适应,但是,这种传粉是在花开放的第五天以后发生,这时花粉的活力已显著下降,柱头表面也开始向不利于接受花粉方向变化;且个别过度皱褶的花瓣还可粘附于柱头上不脱落,这不仅影响果实的发育,甚至还会引起果实的霉变、腐烂。另外,长期自交引起的“近交衰退”会导致后代适应性下降,这可能是天台山云锦杜鹃林的衰退现象十分明显(吴家森等,2002)的主要原因。

参考文献:

- 浙江植物志编辑委员会. 1989. 浙江植物志(第五卷)[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 9—10.
- Bian CM(边才苗), Jin ZX(金则新), Li JM(李钧敏). 2002. A study on the reproductive biology of *Heptacodium miconioides*(七子花的繁殖生物学研究)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 24(5): 613—618.
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, 31: 32—46.
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology*[M]. New York: Oxford Univ Press, 1—57.
- Ding BY(丁炳扬), Fang YY(方云亿). 1989. A study on *Rhododendron* L. from Zhejiang (浙江杜鹃花属的研究)[J]. *J Hougzhou Univ*(杭州大学学报), 16(2): 194—200.
- Faegri K, Pijl VDL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*(3rd ed)[M]. Oxford: Pergamon Press, 151—154.
- Guo YH(郭友好). 1994. Pollination biology and plant evolution(传粉生物学与植物进化)[A]. In: Chen JK(陈家宽), Yang J(杨继)(eds). *Plant Evolutionary Biology*(植物进化生物学)[M]. Wuhan: Wuhan Univ Press, 232—280.
- Jin ZX(金则新). 1999. Studies on distributive pattern of *Heptacodium miconioides* population in Tiantai Mountains of Zhejiang Province(浙江天台山七子花群落分布格局研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), 19(1): 47—52.
- Liu XJ(刘祥君), Ding MM(丁美美), Zhang GX(张桂香), et al. 1997. Studies on flower biology and breeding system of *Vicia* L. in Northeast China(东北地区野豌豆属植物花生物学和繁育系统研究)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 17(4): 421—429.
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics[J]. *Taxon*, 18: 121—133.
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation in angiosperms. I. Pollination mechanisms[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1: 307—326.
- Wu JS(吴家森), Pang JQ(庞加钱), Zhou ZY(周祖耀), et al. 2002. Analysis on soil fertility of *Rhododendron fortunei* woodland in Mount Huading(华顶山云锦杜鹃林地土壤肥力分析)[J]. *J Zhejiang For Sci & Tech*(浙江林业科技), 22(2): 26—28.
- Zhang DY(张大勇), Jiang XH(姜新华). 2001. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants(植物的交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性)[J]. *Acta Phytocol Sin*(植物生态学报), 25(2): 130—143.