

短葶飞蓬 (*Erigeron breviscapus*) 的花部 综合特征与繁育系统

李 鹂^{1,2}, 党承林^{2,*}

(1. 湖南吉首大学生物系, 湖南 吉首 416000; 2. 云南大学生态所, 云南 昆明 650091)

摘要 通过野外观察, 运用杂交指数、花粉-胚珠比、套袋实验等方法, 对短葶飞蓬自然种群的开花状态及繁育系统进行研究。结果如下: 短葶飞蓬具头状花序, 由外围舌状花及中央的管状花构成。种群花期一般为 4~7 月份, 一个花序的花期约为 19~25d。管状花单花花期一般为 7~10d, 聚药雄蕊先熟, 药室内向开裂, 成熟的花粉散于花药筒中。花开后花柱快速伸长, 导致雄蕊伸出花冠, 同时将药筒中的花粉粒“推”出药筒, 形成花冠、药筒、柱头三者在空间上的分离。花序中不断有小花开放, 同一花序内的小花间具相互传粉的机会。杂交指数 ≥ 4 , 判断繁育类型属于异交, 部分自亲和, 需要传粉者。P/O 值约为 1373, 判断繁育类型属于兼性异交。套袋实验证明短葶飞蓬异花授粉, 虫媒, 蜂、蝶为主要传粉者。在自然状况下, 短葶飞蓬结实率较低的原因可能是花粉竞争。此外, 短葶飞蓬存在天然雄性不育植株, 为遗传育种提供了材料。

关键词: 短葶飞蓬, 开花特征, 杂交指数, 花粉-胚珠比, 繁育系统

文章编号: 1000-0933 (2007) 02-0571-08 中图分类号: Q145, Q948 文献标识码: A

Floral syndrome and breeding system of *Erigeron breviscapus*

LI Li^{1,2}, DANG Cheng-Lin^{2,*}

1 The Biology Department of Jishou University, Jishou Hunan 416000, China

2 The Ecology Institute of Yunnan University, Kunming Yunnan 650091, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27 (2): 0571~0578.

Abstract: *Erigeron breviscapus* (Vaniot.) Hand.-Mazz. is a perennial herb in the Asteraceae family. It is an important plant used for medicine by the Miao people, as an elixir. A field investigation was conducted on the floral syndrome and breeding system of *E. breviscapus* in Kunming, Yunnan Province. The main results are as follows: the capitulum of *E. breviscapus* is an inflorescence with centripetal development, the outer ligulate florets develop first, followed by the inner florets. The flowering period of the *E. breviscapus* population lasted about three months. The life span of one inflorescence was usually about 19–25 days. The life span of one floret was approximately 7–10 days. All florets being protandrous, the mature pollen dispersed in the anther canister. On the day of anthesis, the pistil recipient phase started from style elongation and the stigma was bilobed. It follows that the stamens are exerted from the corolla, and the pollen is "pushed" out the anther canister by the stigma. As a result, there is a spatial isolation of corolla, anther canister and stigma within the same floret. In an inflorescence, outer florets are in the female phase (pistil recipient) when anthesis of inner florets takes place. Thus, outer florets have the chance of being pollinated by the inner florets in the same inflorescence. The out-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30360009)

收稿日期: 2005-12-19; 修订日期: 2006-07-19

作者简介: 李鹂 (1973~), 女, 苗族, 湖南吉首人, 博士生, 主要从事生态遗传学研究。E-mail: lilyjsu@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chldang@ynu.edu.cn

致谢: 云南大学生命科学院黄瑞复教授、虞泓教授对论文给予指导与建议, Amy Eisenberg 博士润色英文摘要, 在此一并致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30360009)

Received date 2005-12-19; **Accepted date** 2006-07-19

Biography: LI li, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecological genetics. E-mail: lilyjsu@126.com

crossing index (OCI) is ≥ 4 . According to criteria put forward by Dafni, the reproduction of *E. breviscapus* can be determined as out-crossing, partially self-compatible, and requiring pollinators during pollination. The pollen-ovule ratio (P/O) is approximately 1373. *E. breviscapus* reproduction is facultative xenogamy by Cruden's criterion. When the inflorescences were bagged, there were few fruits produced. Thus, it is concluded that out-crossing is predominant in the breeding system of this species and fruit setting is depended on visiting pollinators. More than 10 species of floral visiting insects were observed on inflorescences of *E. breviscapus*. The most common floral visitors were species of bees and butterflies. Pollen competition may be the major factor leading to low fruit setting by *E. breviscapus* in nature. In addition, the male sterile plants were found in a natural condition and are valuable for breeding.

Key Words: *Erigeron breviscapus* (Vaniot.) Hand.-Mazz.; flowering characteristics; out-crossing index; pollen-ovule ratio; breeding system

繁殖不仅影响植物生存,也影响植物进化。植物花的综合特征包括两个方面:花部构成和花的开放式样。花部构成主要包括花的结构、颜色、气味、分泌物类型及其产量等单个花的所有特征,花的开放式样是某一段时间花的大小、开放数量和花在花序上的空间排列模式^[1,2],是花在种群水平上的表现特征^[3]。植物的繁育系统是代表所有直接影响后代遗传组成的有性特征的总和,主要包括花综合特征、花各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统,它们结合传粉者和传粉行为影响着生殖后代遗传组成和适合度,其中交配系统是核心^[4]。繁育系统在决定植物的进化路线和表征变异上起重要作用,是种群有性生殖的纽带,并成为当今进化生物学研究中最活跃领域之一^[5]。在国内,也有许多相关的研究工作陆续展开^[6-8],对深入了解植物花部形态与功能的关系、物种形成以及保护生物学操作具有重要的理论和实际意义^[9]。

短葶飞蓬(*Erigeron breviscapus* (Vaniot.) Hand.-Mazz.)又名灯盏花、灯盏细辛、地顶草、地阳草等,为菊科(Asteraceae)飞蓬属(*Erigeron*)飞蓬亚属飞蓬组(*Sect. Erigeron*)平舌亚组(*Subsect. Erigeron*)短葶系(*Ser. Breviscapi*)植物。分布于湖南、广西、贵州、四川、云南及西藏等省区,是民间常用中草药,已入《中华人民共和国药典》,被广泛用于治疗小儿疳积、小儿麻痹及脑膜炎的后遗症、牙痛、小儿头疮等^[10]。根据苗族的用药经验及大量临床、药理研究工作,现短葶飞蓬主要用于治疗高血压、脑栓塞、多发性神经炎、慢性蛛网膜炎等脑血管意外所致的瘫痪症,是目前治疗心血管疾病药物中疗效较好的一种^[11]。

由于短葶飞蓬独特的药用价值,在全国已有多家药厂利用其乙醇提取物生产灯盏花素片、灯盏花冲剂和灯盏花注射液等系列产品,至少已有25a以上的历史。野生资源的破坏性采挖及其生境的丧失,造成野生种群个体数量锐减。原料已经成为灯盏花药业发展的制约瓶颈,进行人工栽培是保护和合理利用短葶飞蓬野生资源的必由之路。尽管我国已经对短葶飞蓬进行了大量的研究工作,令人遗憾的是这些工作大多集中在化学成份分析、药理研究和药剂工艺方面,只有极少数的研究工作涉及生物生态学的基础研究^[12-14],短葶飞蓬繁育系统的研究未见报道。

本文利用连续观察、显微观察等方法,探讨短葶飞蓬繁育系统特征,包括其形态特征、开花动态、花朵数、花粉及柱头的活力、访花昆虫的种类、访花行为以及天气变化的影响,这将对短葶飞蓬的可持续利用具有重要意义,并为短葶飞蓬的资源保护及人工栽培提供理论依据。

1 研究地点与研究方法

1.1 研究地点及其自然概况

研究样地位于云南省昆明华界寺附近,海拔2100m左右。年均温度15.7℃,1、4、7、10月份均温度分别为9.0℃、17.9℃、20.4℃、16.7℃;年降水量888mm,1、4、7、10月份降水量分别为35、16、162、60mm;全年日照时数1996h,1、4、7、10月份日照时数分别为193、208、133、118h。气候特点是干湿季明显。冬季与春季为干季,光照充足、气温温和、空气湿度低,有利于植株越冬和生殖生长;夏季为湿季,降水大多集中在此时,温度较高,有利于种子的萌发,为繁殖下一代提供良好条件。生境为云南松林林缘,较开阔。短葶飞蓬植株个体大多

分布于云南松林缘的小路两侧,在林隙空地之中也有较大面积的分布。群落类型为暖性针叶林疏林,总盖度 80%,群落高度 8m,其中乔木层高度 8m,盖度 40%~60%,灌木层高度 1.5~2m,盖度 20%~30%,草本层高度 0.2m,盖度 40%~60%。

1.2 研究方法

1.2.1 开花动态及形态特征的观测与统计

随机选取 5 个花序,挂牌标记。记录各花序开放时间,从显蕾开始,每天观察 1 次,直到第 1 朵管状花开放。各花序中随机选取 4 朵管状花,共观测 20 朵管状花。记录各管状花单花花期,于开放当天,每隔 30min 观察 1 次,然后每天观察 1 次,直到花序成为果序。每次观测时记录花序内花朵开放的顺序、花朵组成部分的数目、形状、颜色及它们的时空动态,尤其注意柱头与花药的位置,记录花朵开放、花粉散出、柱头伸长、花蜜与气味有无及开始出现和持续的时间。

1.2.2 杂交指数 (Out-crossing index, OCI) 的估算

按照 Dafni 的标准进行花序直径、花朵大小及开花行为的测定,由 OCI 值评判繁育系统类型^[5]。

1.2.3 花粉量与胚珠比 (P/O) 测定

随机取刚开放不久的花序 10 个固定于 FAA 固定液中,带回实验室,取 1 朵还未开放的管状花用 HCl 水解药壁法去药壁,制成 2ml 花粉悬浮液,用吸管吸取悬浮液在显微镜下用血球计数器统计花粉量,每朵重复计数 4 次,计算单花花粉总量,重复统计 10 个花序。取雌蕊在解剖镜下用解剖针划开心皮,验证胚珠数为 1,用单花花粉总量除以单花胚珠数,即为 P/O 比。依据 Cruden 的标准评判繁育系统类型^[6]。

1.2.4 花粉活力

将 0.3g 硼酸 (HBO_3)、0.3g 硝酸钙 ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$)、0.2g 硫酸镁 ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)、0.1g 硝酸钾 (KNO_3) 配制成 1000ml 无机盐基液,再用此基液配成 10% 的蔗糖溶液,用悬滴法测定管状花开放当天、第 2 天、第 3 天的花粉活力^[7]。每天测定 5 朵小花。

1.2.5 套袋实验与传粉者观察

选择花序即将开放的植株,分别用硫酸纸袋 (15cm × 25cm) 和纱网 (网眼为 100 目,袋网大小为 15cm × 25cm) 罩住整个植株直到实验结束。喷撒杀虫剂确保袋内及网内没有活的昆虫等小动物存留,并用小木棍支撑纸袋,防止纸袋因雨淋或重力原因下坠对花序产生机械损伤。2~3 周后,检查纸袋和纱网的完好情况,并统计网内短葶飞蓬植株的结实情况。

选择短葶飞蓬相隔一定距离的花序,以小时为单位在 8:00~18:00 观察、记录访花者的种类、数量、访花行为和访花频率,直至花瓣脱落。在观察访花者的访花行为和访花频率时记录天气变化。

2 实验结果

2.1 短葶飞蓬开花动态与形态特征

2.1.1 花序特征

短葶飞蓬的头状花序单生于茎或分枝的顶端,直径 2~3cm。总苞密被短硬毛,在花序未开放之前可起保护作用。花序由外围的舌状花和中央的管状花构成,舌状花花数为 90~220,管状花花数为 130~350。小花集在一起,显得较大而醒目,尤其当舌状花开放后,“花”显得更大、更醒目,利于吸引更多昆虫。舌状花舌片长 1~1.3cm,宽 0.1cm 左右,近管部 1/4 处被稀疏毛,舌片基部连合成短管,管部长 0.2~0.25cm,被毛,仅具雌蕊,单性花,可结实。舌状花的柱头长,颜色呈紫红色、黄色或白色等,表现出丰富的多态现象。萼片特化为冠毛。管状花黄色,长 0.35~0.4cm,花冠管基部具环形蜜腺,两性花。聚药雄蕊由 5 枚雄蕊形成,花丝互相分离而花药边缘互相连合形成空筒形。每个花药顶端具突出的“药隔”,在雄蕊未成熟时 5 个药隔互相靠合形成一个“盖子”,封住药筒口部,起防护作用。花丝在花柱下部近三分之一处与花柱相连,呈明显的环状结构。雌蕊子房下位,二心皮,一室,一胚珠。花柱一条,伸于药筒中,顶端柱头 2 裂,受粉面较光滑,非受粉面具多个柱状小突起。萼片特化成为冠毛,与花冠基本等长,结实后可藉风力传播瘦果。

短葶飞蓬的花期一般自3月底、4月初开始,6月底、7月初结束。头状花序显蕾时呈绿色,不具香味,经过10~14d的发育,直径逐渐增大,外围舌状花显示白色。随着花序进一步发育,舌片颜色开始呈蓝紫色、粉红色或紫红色,具丰富的多态性,然后中央的管状花由外至内向心开放。同一花序中一般同时开放4~6朵小花,每天有15~20朵小花开放。从第一轮花开放到最后一轮花开放的持续时间约为12~15d,在此期间,舌状花一直保持开放状态。

2.1.2 单花花期及其形态特征

本文记录单花花期为管状花单花期,单花从开放到散粉末期一般持续7~10d。管状花未开放前花冠常呈黄绿色,接近绽开时,花冠顶端稍膨大,转为黄色。此时,雄蕊已先于雌蕊成熟,因花药结合成药筒,且药室内向开裂,成熟的花粉粒散落在药筒内。当花冠绽开,可看见少量黄色的花粉粒,呈粘团状位于雌蕊柱头的顶端,花粉粒团高度与外围花冠基本平齐。该现象持续时间极短,往往仅10min左右。然后花柱快速伸长,一方面导致以花丝与花柱相连的雄蕊伸出花冠,另一方面更重要的作用是借助尚未张开的柱头将花药“撒”在药筒中的花粉粒“推”出药筒,形成花冠、药筒、柱头三者空间上的分离。柱头非受粉面上的突起增加了推出的花粉量,同时增加对花粉的粘附能力。花柱伸长速度很快,20min后,花粉粒团高出花冠约0.6~0.8mm,40min后,花粉粒团高出花冠约1~1.2mm,1h后,花粉粒团高出花冠约1.2~1.5mm,3h后,花粉粒团高出花冠约1.5~2mm,5h后,花粉粒团高出花冠约2~2.5mm,然后花柱停止伸长,保持花粉高度基本不变。与此同时花丝开始失水萎缩,维管束呈棕色。如果有传粉昆虫活动,将带走部分花粉,因花序中不断有小花开放,访花行为可以重复进行,直至花药枯萎。然后柱头两裂片展平,受粉面准备接受传粉昆虫带来的花粉。一旦受精,柱头很快萎缩。最后一轮花开放后,外围的舌状花开始萎蔫,舌片下垂,最终掉落。短葶飞蓬开花形态功能特征见表1。

表1 短葶飞蓬花形态功能特征

Table 1 The floral morphology of *Erigeron breviscapus*

观察项 Items		观察结果 Results of observation	
		舌状花 Ligulate florets	管状花 Florets
花瓣发育状态 Petal development	颜色变化 Color changes	白色—各种颜色 White — various color	绿—黄绿 Green — yellow green
	大小变化 Size changes	花瓣伸长—卷缩萎蔫 Stretch out — crimpling	合—开裂—萎蔫 Closed — dehiscent — crimpling
雄蕊发育状态 Stamen development	花丝长短 Filament length		伸长—收缩 Stretch out — shrinking
	花药与柱头间距 Distance from anther to stigma		短—长 Short — long
	花药开裂方式 Mode of anther dehiscence		内向 Introversion
雌蕊发育状态 Pistil development	花柱长短 Style length	短—长 Short — long	短—长 Short — long
	柱头形状 Stigma shape	短—长 Short — long	合—开裂—展平 Closed — dehiscent — expanding
	位置 Stigma position	直立 Upright	直立 Upright
花瓣枯萎顺序 Wilting order		管状花开放结束后 After anthesis of florets	由外至内 Centripetal
分泌物 Nectar			有 Yes

单花期依其形态和散粉特征可分为4个时期:散粉前期——花冠从绿变黄,未绽开,花药药室已经内向开裂,发育完全的花粉散落在药筒内,雌蕊尚未发育完全;散粉期——花冠顶部绽开,雄蕊高于花冠,花粉被柱头

推出药筒,雌蕊期——花柱于散粉期开始不断伸长,3~5h后高出花冠1.5~2.5cm,当花粉被访花昆虫带走后,花柱顶端的二裂柱头展平,充分暴露受粉面以接收外界花粉。雌蕊期持续7d左右,凋谢期——受精后,柱头萎蔫,花冠失水收缩。开花过程结束,进入果实期。短葶飞蓬单花期共经历7~10d,完成其繁殖期最重要的两个过程——传粉与受精。

2.1.3 雄性不育植株的发现

在观察中,发现短葶飞蓬有天然雄性不育植株存在,雌蕊外形正常,形成花药筒,但成熟时花药裂开后无花粉散出,雌蕊发育正常,花柱伸长,打开药筒,并高过药筒,但因为药筒内没有花粉粒,伸出药筒的二裂柱头上无花粉,呈淡黄绿色。经显微镜检,花药内没有花粉粒,证实了雄性不育的推断。

天然雄性不育植株形态与正常植株非常相似,不易区分,只能在开花期加以识别,出现频率约为0.13%。因短葶飞蓬有天然三倍体植株存在,故对天然雄性不育植株也进行细胞学研究,结果证明其仍为二倍体植株。对于难于去雄的短葶飞蓬来说,天然雄性不育植株的发现为其遗传育种提供了良好的材料。

2.2 杂交指数 (OCI) 的估算

短葶飞蓬杂交指数 (OCI) 结果见表2。短葶飞蓬花序直径约为20~30mm,记为3,管状花为两性花,雌蕊先熟,记为1,开花前,雌雄蕊空间距离短,开花时柱头与花药有一短暂的位于同一高度的时期,然后随着花柱的伸长,柱头与花药空间分离,但柱头上带有花粉,记为0或1,得出短葶飞蓬的杂交指数 (OCI) 大于或等于4。根据 Dafni 提出的标准,其繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者。

2.3 花粉-胚珠比 (P/O 比)

短葶飞蓬小花花粉量约为755~1815,平均为1373粒,胚珠数为1,P/O比为1373。根据 Cruden^[6]提出的标准,短葶飞蓬属于兼性异交类型(表2)。

表2 短葶飞蓬杂交指数与花粉-胚珠比观测结果

Table2 The out-crossing index and pollen-ovule ratio of *Erigeron breviscapus*

观测项 Items	表现 Expressions	繁育系统类型 Types of breeding systems
花序直径 Diameters	3	
雌雄时间分离 Temporal separation	1	异交、部分自交亲和、需要传粉者
雌雄空间分离 Spatial separation	0~1	Out-crossing, partially self-compatible, demanding for pollinators
杂交指数 Out-crossing index	4~5	
每朵花的花粉数 Pollen number per flower	1373	
每朵花的胚珠数 Ovule number per flower	1	兼性异交 Facultative xenogamy
花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio	1373	

2.4 花粉活力

短葶飞蓬花粉活力以散粉当天最高,可达95%以上,散粉后第2天明显下降,花粉活力下降很快,至散粉后第3天,大部分花粉失去活力。由于短葶飞蓬花序大,小花数量多,且雌雄蕊异熟,外部早开的小花柱头展平准备接受外来花粉时,内部晚开的小花恰好位于散粉初期,花粉活力高。访花昆虫的行为必然会导致短葶飞蓬同一花序内的各花朵间相互传粉。

2.5 繁育系统和传粉媒介

因短葶飞蓬难以去雄,仅利用硫酸纸袋和纱网进行套袋实验检测基本繁育系统。自然状态下,短葶飞蓬可以成功完成传粉,具良好的有性繁殖机制,结实率差异大,为0~61%,有一定的随机分布性,其中又以10%~40%占的比例较多。因为在自然条件下,自花授粉植物的结实率一般较高而整齐,结实率变异系数较小,胚珠变异系数与种子变异系数之间的差异较小,而异花授粉植物则具有相对较低的结实率,结实率变异系数较大,胚珠变异系数与种子变异系数之间的差异较大,可推测短葶飞蓬为异花授粉植物。短葶飞蓬为异花授粉植物的最直接证据来源于套袋实验。15个硫酸纸袋套袋实验个体,获得11个个体的实验结果,其中仅3个

个体收集到种子,结实率分别为7.13%、3.48%、2.43%,其余8个体没有收集到种子,套袋结实率为0。15个套网实验个体,获得13个个体的实验结果,其中7个个体收集到种子,结实率分别为9.74%、9.41%、8.64%、5.58%、5.15%、4.89%、1.25%,其余6个体没有收集到种子,套袋结实率为0。由于实验的局限,不能断定所结种子是无融合结实,还是自花授粉结实,但可得出短葶飞蓬以异花异株授粉为主。尽管套网实验得到的结实率略高于套袋实验的结实率,但仍明显低于自然条件下的结实率,表明其以虫媒传粉为主,需要传粉者活动才能结实。

在短葶飞蓬种群记录到的访花者共有10余种,主要为膜翅目(Hymenoptera)、鳞翅目(Lepidoptera)、双翅目(Diptera)、半翅目(Hemiptera)及鞘翅目(Coleoptera)昆虫。通过在开花盛期对短葶飞蓬的观察发现,蜜蜂(*Apis mellifera*)是短葶飞蓬的主要访花昆虫,具较高的访花频率,但它在在一个花序上停留的时间不长,常为0.5~2min。短葶飞蓬的管状花向心开放,同一花序内的管状花分别位于不同单花时期,而且管状花小,蜜蜂在访花过程中虫体伏在花盘上,后足或腹部容易接触和附着被花柱推出药筒的成熟花粉。当花粉被蜜蜂带走,再访问另一植株的花序时,后足或腹部又容易接触其他花已经展平的二裂柱头,完成短葶飞蓬的异花传粉过程。蜜蜂对花粉具有很强的目的性,访问的花序中位于散粉期的花比例高。蝴蝶也是短葶飞蓬的有效传粉昆虫,其足部和腹部可携带花粉。访花者还包括七星瓢虫、螭和蝇等其他昆虫,它们主要活动于花序内部,啃食花部幼嫩器官,对短葶飞蓬的传粉效果有待于进一步检测。

短葶飞蓬的花序在开花当天,即有访花者开始访问;开花第3~5d,花序上访花者的访花频率最高,而且主要是有效传粉者的访花活动;开花末期,花序上访花者主要取食花部器官,传粉作用小且被动。同一天的不同时间,访花者的访花频率差异较大,在野外观察到访花者访花时间大多集中在10:00~15:00。天气对访花者的影响主要体现在晴天的访花者数量多,雨天或阴天的访花者数量少。

3 结论与讨论

对花的结构及其性别表现的了解既是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究必需的背景知识^[8]。在植物界,异交种类通常有一些独特的性状与自交种类相区别。短葶飞蓬具有保证异交的许多特征:花序中花朵数目较多、舌状花舌片较大、颜色鲜艳、具蜜腺、花粉粒多、柱头面积大并具许多突起等。按照Dafni建议的标准进行杂交指数(OCI)测定,表明短葶飞蓬的繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者;依据Cruden以花粉-胚珠比(P/O)评判繁育系统的标准,短葶飞蓬的繁育系统属于兼性异交类型;套袋实验结果显示短葶飞蓬在自然条件下以异花传粉为主,虫媒。可见,由OCI、P/O、套袋实验3种方法检测到的短葶飞蓬繁育系统结果基本一致。OCI、P/O作为植物繁育系统的指示参数,因简便易行被广泛使用^[7,8,19,20]。本实验结果再次证明它们可以快速简便地检测显花植物的繁育系统。

在有性生殖中,植物花的生物学特征与其传粉机制相适应,有效的传粉以大量的花粉、有效的传媒和处于可授期的柱头为前提^[21]。花粉保持活力的时间长短和柱头可授粉期的长短影响自花传粉率、开花不同阶段的传粉成功率、各种传粉者的相对重要性等^[4,22,23]。本研究显示,短葶飞蓬雌雄蕊异熟,花柱伸长,柱头裂片展平露出受粉面后才是接受花粉的适宜时期。这种花柱首先伸长、之后才具可授粉性的现象与许多被研究过的植物如菠菜、刺五加、短梗五加等类似^[24,25]。自然界中两性花植物通常产生比果实或种子更多的花,结实率低的原因有几种:一种可能是花粉限制,另一种可能是资源限制,或者两者兼而有之^[26]。对于短葶飞蓬而言,可能原因可以解释为花粉竞争的结果。短葶飞蓬自花授粉结实率极低,说明其自花授粉亲和性低。短葶飞蓬的大部分花粉展现在柱头上,尽管雄性先熟有利于花粉从尚未成熟柱头移走,但自身花粉没有全被访花者带走的可能性极大,造成自然条件下异花花粉落置困难,甚至无法落置柱头。此外短葶飞蓬花序较大,同时有多朵小花开放,且雌雄蕊异熟,访花者的重复访花容易导致产生高水平的同株异花传粉^[27]。因此,在花粉竞争中自花花粉常常处于优势,产生低的结实率。

植物两性花个体既接受花粉又散布花粉,最后又用作后代个体的父母本,在传粉和交配过程中,双重的性角色导致父母本功能的冲突和折衷^[28,29],因此传统认为的花形态上避免自交的机制,如雌雄蕊异位(雌雄繁

殖器官的空间分离)、雌雄蕊异熟(雌雄性功能的时间分离)、可变花柱、花柱异长等^[18 23 30],从另一个角度看,也是为了避免两性冲突,减少雄性功能和雌性功能之间的相互干扰^[25 28 29]。由于短葶飞蓬的雌雄蕊异熟及雌雄空间分离并没有成为异花受粉的有力保障,它们可能具有减少雄性功能和雌性功能之间相互干扰的意义。

经过长期的协同进化,传粉动物与显花植物之间形成一种互利的关系,即动物在采食花粉和花蜜的同时,为植物起传粉的重要作用。对菊科的研究表明传粉生态是头状花序进化的导向因子,为蜜蜂传粉所塑造的头状花序有被蝴蝶传粉替代的趋势^[22]。本实验结果显示蜜蜂、蝴蝶都是短葶飞蓬的有效访花者,而其他一些昆虫的传粉效果不明显。不同访花者的访花时间、访花长短和访花频率不一致。总之,短葶飞蓬的种子是虫媒传粉的产物。访花者的高频率访问为短葶飞蓬的成功传粉提供了可能,如果没有传粉昆虫,将会严重影响短葶飞蓬的繁殖成效。这在人工栽培短葶飞蓬尤其是人工采种、繁种时值得注意。

地理分布不同的种群其自交水平也各不相同,如种群边缘自交率高^[4]。短葶飞蓬的不同种群因生境条件的不同,花期、访花者都有可能不太一样,交配系统也有可能发生改变。短葶飞蓬种群大小、密度和开花数量等影响访花者的访花频率和行为的机制并不清楚,自花传粉的程度与自交率的大小并不明确,这些问题都有待进一步研究。

References :

- [1] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Evolution and Ecology*, 1996, 11 (2): 73—79.
- [2] Worley A C, Baker A M, Thompson J D, et al. Floral display in *Narcissus*: variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Science*, 2000, 161 (1): 69—79.
- [3] Huang S Q, Jin B F, Wang Q F, et al. Floral display and pollen flow in a natural population of *Sagittaria trifolia*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41 (7): 726—730.
- [4] Wyatt R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L ed. *Pollination Biology*. Orlando: Academy Press, 1983, 51—95.
- [5] Dafni A, Hesse M Pacini E. *Pollen and pollination*. New York: Springer-Verlag, 2000.
- [6] Zhou Y G, Wang H X, Hu Z A. Seed protein polymorphism within individual plants and mating system. *Acta Botanica Sinica* 2000, 42 (9): 910—912.
- [7] Liu L D, Chen L, Zhang L, et al. Flowering characteristics and pollination ecology of *Scabiosa tschiliensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (4): 718—723.
- [8] Xiao Y A, He P, Li X H. Floral syndrome and breeding system of the endangered plant *Disanthus Cercidifolius* Maxim. var. *Longipes*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (3): 333—340.
- [9] Ma S B, Wang Y H, Cui M K. A contribution to the reproductive biology of *Chloranthus holostagi* (Chloranthaceae) in MiLe population. *Acta Botanica Yunnanica*, 1997, 19 (4): 415—422.
- [10] Lin R, Chen Y L. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 74*. Beijing: Science Press, 1985. 308.
- [11] Chen F X. *Handbook of Chinese traditional Patent Medicine (2ed)*. Beijing: China Medicine Scientific and Technological Press, 1998. 475—476.
- [12] Yu H Y, Chen Z L. Study in Artificial Culture of *Erigeron breviscapus*. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24 (3): 115—120.
- [13] Feng D X, Chen B, Dang C L, et al. Karyotype and allozyme analyses of three populations of *Erigeron breviscapus* from Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24 (6): 754—758.
- [14] Zhou L J, Li N G, Yu H, et al. RAPD Analysis on the Genetic Variation of *Erigeron breviscapus* from Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2005, 27 (1): 59—65.
- [15] Dafni A. *Pollination ecology: a practical approach*. New York: Oxford University Press, 1992. 1—57.
- [16] Cruden R W. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion—preliminary evidence of ecotypic variation. *Annals of Missouri Botanic Garden*, 1976, 63 (2): 277—289.
- [17] Hu S Y. Experimental methods in plant embryology (1): Determination of pollen viability. *Chinese Bulletin of Botany*, 1993, 10 (2): 60—62.
- [18] Wang C Y, Dang C L. Plant mating system and its evolutionary mechanism in relation to population adaptation. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1999, 17 (2): 163—172.

- [19] Shong Z P, Guo Y H, Huang S Q. Studies on the breeding system of *Limnocharis flava* (Butomaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2000, 38 (1): 53–59.
- [20] Cruden R W. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution*, 2000, 222 (1–4): 143–165.
- [21] Guo Y H. Pollination biology and evolutionary botany. In: Chen J K & Yang J eds. *Plant evolutionary biology*. Wuhan: Wuhan University Press, 1994. 232–280.
- [22] Mani M S, Saravanan J M. Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae). New Hampshire: Science Publishers Inc, 1999.
- [23] Renner S S. How common is heterodichogamy? *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16 (11): 565–597.
- [24] Bawa K S, Beach J H. Evolution of sexual system in flowering plants. *Annals of Missouri Botanic Garden*, 1981, 68 (2): 254–274.
- [25] Bertin R I, Sullivan M. Pollen interference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. *American Journal of Botany*, 1988, 75 (8): 1140–1147.
- [26] Huang S Q, Song N, Wang Q, et al. Sex expression and the evolutionary advantages of male flowers in an andromonoecious species, *Sagittaria guyanensis* subsp. *lappula* (Alismataceae). *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42 (11): 1108–1114.
- [27] Zhang D Y, Jiang X H. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25 (2): 130–143.
- [28] Barrett S C H. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 1998, 3 (9): 335–341.
- [29] Barrett S C H. Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 2002, 88 (2): 154–159.
- [30] Li Q J, Xu Z F, Kress W J, et al. Flexible style that encourages outcrossing. *Nature*, 2001, 410 (6827): 432.

参考文献:

- [3] 黄双全, 靳宝锋, 王青锋, 等. 慈菇花的开放式样及其花粉流. *植物学报*, 1999, 41 (7): 726–730.
- [6] 周永刚, 王洪新, 胡志昂. 植株内种子蛋白多样性与繁育系统. *植物学报*, 2000, 42 (9): 910–912.
- [7] 刘林德, 陈磊, 张丽, 等. 华北蓝盆花的开花特性及传粉生态学研究. *生态学报*, 2004, 24 (4): 718–723.
- [8] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木的花部综合特征与繁育系统. *植物生态学报*, 2004, 28 (3): 333–340.
- [9] 马绍宾, 王耀华, 崔明昆. 全缘金粟兰弥勒居群繁殖生物学研究. *云南植物研究*, 1997, 19 (4): 415–422.
- [10] 林榕, 陈艺林. 中国植物志 74 卷. 北京: 科学出版社, 1985. 308.
- [11] 陈馥馨. 新编中成药手册 (第二版). 北京: 中国医药科技出版社, 1998. 475–476.
- [12] 俞宏渊, 陈宗莲. 灯盏细辛的家化栽培. *云南植物研究*, 2002, 24 (3): 115–120.
- [13] 冯定霞, 陈勃, 党承林, 等. 短葶飞蓬云南三个种群的核型与等位酶分析. *云南植物研究*, 2002, 24 (6): 754–758.
- [14] 周利杰, 李南高, 虞泓, 等. 云南灯盏花遗传变异的 RAPD 分析. *云南植物研究*, 2005, 27 (1): 59–65.
- [17] 胡适宜. 植物胚胎学实验方法 (1): 花粉生活力的测定. *植物学通报*, 1993, 10 (2): 60–62.
- [18] 王崇云, 党承林. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应. *武汉植物学研究*, 1999, 17 (2): 163–172.
- [19] 宋志平, 郭友好, 黄双全. 黄花蒿的繁育系统研究. *植物分类学报*, 2000, 38 (1): 53–59.
- [21] 郭友好. 传粉生物学与植物的进化. 见: 陈家宽, 杨继主编. *植物进化生物学*. 武汉: 武汉大学出版社, 1994. 232–280.
- [26] 黄双全, 宋旒, 汪泉, 等. 冠果草的性表达状态及其进化含义. *植物学报*, 2000, 42 (11): 1108–1114.
- [27] 张大勇, 姜新华. 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. *植物生态学报*, 2001, 25 (2): 130–143.