

芍药的传粉生物学研究

红雨¹, 刘强²

(1. 内蒙古师范大学 生命科学与技术学院, 内蒙古 呼和浩特 010022; 2. 天津师范大学 化学与生命科学学院, 天津 300074)

摘要: 对内蒙古赤峰市高格斯台罕乌拉自然保护区2个自然居群和内蒙古农校芍药园内2个栽培品种的芍药进行了连续2年的观察和研究表明, 不同居群、不同品种的芍药花期相同, 均为23~27 d。芍药不存在无融合生殖, 有微弱的自交性, 不存在闭花授粉的现象。是以昆虫为媒介以异交为主要传粉方式的物种。不同花期的结实率之间没有显著差异($F=1.501$)。芍药的结实率较低, 野生居群平均只有23.27%的胚珠发育成种子。两个野生居群的传粉强度和传粉效率小于栽培品种单瓣花, 结实率也低于栽培品种单瓣花。三个实验样地不同居群间的人工授粉结实率基本一致, 且均高于其他组合。

关键词: 芍药; 生物学特性; 繁育系统; 传粉昆虫; 传粉生物学

中图分类号: Q944.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2006)02-0120-05

A study on the pollination biology of *Paeonia lactiflora* Pall.

HONG Yu¹, LIU Qiang²

(1. College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Huhhot 010022, China;

2. College of Chemistry and Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300074, China)

Abstract: We observed two natural population and two cultural population of peony in Gaogeshitaihanwula Nature Sanctuary of Chifeng and Agricultural School of Inner Mongolia respectively for about two years. The results showed that the flowering stage of peony is about 23 to 27d of different population and cultivar. Peony is a kind of cross-pollinating and entomophilous plant with weak capability of selfing. No apomixes and cleistogamy was found and no significant difference was found for seed bearing rate in different flowering stage($F=1.501$). Seeds bearing rate is low. 23.27% ovule developed into seed on average for the wild population. The pollination intensity and efficiency of tow wild populations are lower than that of the cultivar with single, so does for the seeds bearing rate. The seeds bearing rate by artificial cross-pollination was also measured. The rate was nearly the same as all sample plots but higher than the other combinations.

Key words: *Paeonia lactiflora* Pall.; biological characteristics; breeding system; pollinating insect; pollination biology

芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.)是内蒙古自治区四类保护植物(内蒙古自治区科学技术委员会, 1991),在蒙古国被列入《蒙古人民共和国红皮书》(C.巴特尔等,1991)的保护植物。芍药是具有较高观赏价值的花卉植物,也是中医药常用的中草药之

一,由于长期的挖掘,特别是近年来旅游活动频繁及严酷的自然条件等各种因素的影响,致使芍药种群数目不断下降,芍药的自然分布范围日趋萎缩处于濒危状态。因此对芍药的保护性研究是一项具有重要意义的工作。芍药濒危的主要原因之一是开花和

收稿日期: 2005-05-24 修回日期: 2005-10-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(3006011);内蒙古自治区高等学校研究项目(NJ04034)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(3006011);Research Foundation for High School of Inner Mongolia(NJ04034)].

作者简介: 红雨(1969-),女,内蒙古人,博士生,副教授,主要从事保护生物学研究。

结实率较低,产生种子较少。昆虫的传粉作用是影响芍药种子产量的因素之一(红雨等,2004)。

对芍药属传粉生物学研究主要有以下工作。Schlising(1976)的研究表明加利福尼亚芍药(*P. californica*)(草本,分布于美国西部)自花授粉的可育程度较低,人工异花授粉和自然授粉的结实率较接近,均远高于自花授粉的结实率,但与其本身的胚珠数目比较来说,其结实率却是较低的,只有11.4~26.8%的胚珠能发育成种子。Grant(1964, 1975)的研究表明花期很少有昆虫在其花中活动。罗毅波等(1998)对山西省南部矮牡丹(*P. suffruticosa* subsp. *spontanea*) 3个居群的实验研究表明,其不存在无融合生殖,也没有自动自花结籽现象,但同株异花能产生少量种子,具微弱的自交性;矮牡丹的结实率低,平均只有1/4的胚珠发育成种子。共有5种蜂和4种金龟子参与矮牡丹的传粉。以芍药为研究对象的传粉生物学研究,至今尚未见任何报道。本项工作主要对芍药传粉机制进行研究,旨在揭示其传粉生物学特性,探讨传粉昆虫对芍药繁殖发育的影响,进而为保护该种探究一些传粉方面的对策。

1 研究地点和方法

研究时间为2001年和2002年的5~9月。研究地点两处:地点1为内蒙古赤峰市高格斯台罕乌拉自然保护区;地点2为呼和浩特市。在两个地点又分别设2~3个观察和实验样地。

高格斯台罕乌拉自然保护区位于内蒙古赤峰市阿鲁科尔沁旗北部,其地理坐标119°03'30"~119°39'08" E, 44°41'03"~45°08'44" N。根据芍药的生境不同,选取两个实验样地。居群1:宝力高混地(缩写BLG),位于自然保护区核心区海拔930 m左右,蒙古栎林类型;居群2:乌兰山后沟(缩写HG),位于自然保护区核心区海拔970 m左右,黑桦林类型。两个实验样地之间以乌兰顶(海拔1 350 m)相隔。

呼和浩特市地处111°41' E, 40°49' N。在呼和浩特又选取内蒙古农校植物园、内蒙古师大生物园、满都海公园3处作为实验和观察地,主要实验都是在内蒙古农校植物园的芍药园进行,芍药园面积为100 m²,平坦,沙质土壤,具灌溉条件。栽有栽培品种单瓣花(缩写NXD)和重瓣花芍药(缩写NXC)

(均为5 a以上),伴生植物有栽培品种牡丹。

研究方法:1. 每个居群随机选取30朵花观察记录开花过程及变化,借助解剖镜观察同一朵芍药开花后不同时期、同一株芍药的不同花朵在同一时间柱头分泌粘液的情况;2. 人工控制授粉试验的研究:(1)去雄套袋(Isolation after emasculation)(标号:I);(2)不去雄套袋(Isolation without emasculation)(标号:II);(3)同株异花人工授粉(Artificial geitonogamy)(标号:III);(4)异株异花人工授粉(Artificial xenogamy)(标号:IV);(5)不同居群间人工授粉(Artificial cross-pollination between populations)(标号:V);(6)始花期、盛花期和终花期的自然授粉(Natural pollination)(标号:VI);(7)去雄套网(Web after emasculation)(标号:VII);(8)不去雄套网(Web without emasculation)(标号:VIII)。各实验处理分别选取内蒙农校居群15朵栽培单瓣花芍药、5~15朵栽培重瓣花(荷花型)芍药、宝力高居群的15朵野生芍药、后沟居群5~15朵野生芍药(因后沟居群植株数较少,约50~60株)进行了以上试验。用于试验的花朵除自然授粉外,均在花瓣闭合,花药未开裂,柱头表面干净无花粉时用布袋和网袋套住花朵,除不去雄套袋及不去雄套网组合外,用镊子去掉花药。人工授粉时间:参照同居群未套袋花的开花时间,在其开花后4 h左右,次日补授一次,第三日再补授一次。同样,参照同居群未套袋花,在花瓣、雄蕊大部分已脱落,花盘开裂,心皮明显增大时,去掉布袋和网结束试验。在试验期间,对套袋的花朵经常进行检查,防止花朵霉坏,揭袋时严格防止昆虫在花中活动。结束试验时,对于个别雄蕊仍未全脱落的花朵,人工将雄蕊去掉,防止昆虫进行传粉活动。秋季种子成熟时,将蓇葖果分朵收集,统计结实率。除后沟居群的去雄套袋、不去雄套袋、同株异花人工授粉、异株异花人工授粉、不同居群间人工授粉的实验组合所统计的花朵数目为两年5朵花的平均结实率外,其余的实验组合所统计的均为两年10朵花的平均结实率(蓇葖果:根据2001~2002每一蓇葖果中结实的平均数;每朵花:根据2001~2002每朵花中结实的平均数)。

2 结果与分析

花的单花期在品种、居群间有一定差异,野生芍药自花瓣张开到花瓣和雄蕊全部脱落约6~7 d、

栽培单瓣花芍药需要 7~8 d、重瓣花芍药需要 10~13 d。柱头湿润状态野生芍药可从开花第 1 天保持到第 5 天、栽培单瓣花芍药可从开花第 1~2 天保持到第 6 天,重瓣花芍药有个体差异。野生芍药及栽培单瓣花芍药雄蕊从第一枚花药开裂至全部花药开裂大约需 4~6 h、到雄蕊全部干萎 3 d 左右,栽培重瓣花芍药存在着个体差异。不同居群、不同品种的芍药花期相同,均为 23~27 d。

从表 1 的统计结果看在三个居群的去雄套袋试验组合中,没有产生种子,但这些心皮仍可正常发育成蓇葖果,蓇葖果可正常开裂,里面具整齐排列的不育胚珠,大小与人工异花授粉和自然授粉中不育胚珠相近,可以认为芍药不存在无融合生殖现象。不去雄套袋试验组合中,三个居群的结实情况较接

近,且均很低,故可认为芍药存在着微弱的自花授粉现象。同株异花人工授粉套袋试验组合中,三个居群的结实情况均略高于不去雄套袋实验组合,结实情况仍较差,故可认为芍药同株异花结实率也很低,具有微弱的自交性。

在居群内异株异花人工授粉试验组合中,农校居群(单)、宝力高居群、后沟居群平均每朵花分别产生了 16.7、16.2、16.3 粒种子。农校居群的栽培重瓣花芍药每朵花平均产生了 2.4 粒种子,故可认为栽培重瓣花芍药在长期的人工培育及筛选后出现了较大的变异,因此文章中不再进行讨论。在居群间人工杂交授粉试验组合中,农校居群(单)、宝力高居群、后沟居群平均每朵花分别产生了 17.8、18.6、17.7 粒种子。三个实验样地的结实情况较一致,均

表 1 三个居群不同处理结实情况统计表

Table 1 Seed sets of the three *Paeonia lactiflora* populations under different treatments

	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
NXD	0	0	0.16	0.60	0.24	0.98	4.18	16.7	4.45	17.8	4.21	16.90	0	0	0.12	0.48
NXC	0	0	0.06	0.20	0.11	0.40	0.48	2.40	0.48	2.40	0.44	1.80	0	0	0.04	0.14
BLG	0	0	0.15	0.50	0.28	1.12	4.02	16.2	4.66	18.6	3.25	13.00	0	0	0.19	0.76
HG	0	0	0.12	0.40	0.26	1.04	4.06	16.3	4.43	17.7	1.74	6.98	0	0	0.13	0.52

a. 蓇葖果; b. 每朵花。每心皮的胚珠数目为 10.72(根据野生芍药 380 个心皮中胚珠的平均数)。自然授粉; 盛花期试验植株平均结实数。

a. Follicular fruit; b. Per flower. The mean number of ovules per follicle was 10.72, n=380. Natural pollination; The average number of seed bearing of experimental plant during flowering pink.

为各种试验组合中结实情况最高的试验组合。

自然授粉情况下,农校居群(单)、宝力高居群、后沟居群平均每朵花分别产生了 16.9、13.0、6.98 粒种子。从以上统计结果来看,农校栽培单瓣花芍药及宝力高居群的野生芍药的自然授粉结实情况接近于居群内异株异花人工授粉和居群间人工杂交授粉试验的结实情况,而后沟居群的结实情况远低于上两种组合。自然授粉情况下,宝力高居群结实情况远高于后沟居群,30.31%的心皮有成熟种子,而后沟居群 16.23%的心皮有成熟种子。

根据表 1 统计结果又可看出三个居群的自然授粉结实情况均较高,去雄套网试验组合中,三个样地中均没有产生种子,但这些心皮仍可正常发成蓇葖果,蓇葖果可正常开裂,里面具整齐排列的不育胚珠,大小与人工异花授粉和自然授粉中不育胚珠相近。不去雄套网试验组合中,农校居群(单)、宝力高居群、后沟居群平均每朵花分别产生了 0.48、0.76、0.52 粒种子;不去雄套袋实验组合中平均每朵花分别产生了 0.6、0.5、0.4 粒种子。不去雄套网

试验组合的结实情况与去雄套袋所结实的情况较一致,所以不去雄套网实验组合所产生的种子,可以认为是自花授粉所制。根据上述实验组合的比较分析,认为芍药主要是以昆虫为媒介,以异交为主要传粉方式的物种。

根据表 2 的分析结果表明宝力高居群的始花期的花朵及终花期的花朵的结实率均低于盛花期的花朵,但根据表 3 方差分析结果表明,三种情况彼此之间的差异均未达到显著水平,原因可能有两种:一是可能因为芍药花期较短,各花期之间没有明显的界限,所以对昆虫的吸引程度几乎没有差别;二是居群的试验花朵数目太少,可能会有所误差。

3 结论与讨论

对花及其结构的认识只有与传粉生态学联系在一起,即把花作为一种适应于传粉的功能单位,而不仅仅是一种生殖上的结构单位来看待,才能获得客观而全面的了解。对于虫媒植物的传粉,花部结构

特征对访花者行为和花粉传递机制的影响反过来又作用于植物作为雌性(花粉授体)和雄性(花粉供体)亲本的繁殖成功率。在花与传粉者之间维持这种关系的往往是蜜腺、花粉、气味以及花色等被称之为“诱物”的花部综合特征(钦俊德,1987)。从生物适

应的观点来看,有花植物在花序的结构、类型、着生位置、花数以及花部的各种表型特征等方面所展示出的复杂的多样性,常常代表了在其漫长的进化历程中对多种多样的传粉模式的适应(钦俊德等,2001)。

表 2 宝力高居群野生芍药不同花期结实率的各项指标

Table 2 Each index of seed bearing rate of different flowering stage on cultivar population in Baoligao

结实率 Seeds bearing rate	数量 Sample size	平均数 Average	标准差 Std. Error	标准误 Standard error	最小值 Min	最大值 Max
始花期 Beginning of the flowering	10	6.1000	8.2523	2.6096	0.00	24.00
盛花期 Flowering pink	10	13.0000	10.5409	3.3333	1.00	28.00
终花期 End of the flowering	10	8.1000	8.5303	2.6975	0.00	28.00
总 计 Total	30	9.0667	9.3216	1.7019	0.00	28.00

表 3 宝力高居群野生芍药不同花期对结实率影响的方差分析表

Table 3 Variance analysis on the effect of different flowering stage of cultivar population on the seeds bearing rate in Baoligao

结实率 Seeds bearing rate	方差和 Sum of Mean square	df	方差 Mean square	F	Sig.
组间 Extraclass	252.067	2	126.033	1.501	0.241
组内 Intraclass	2267.800	27	83.933		
总计 Total	2519.867	29			

从芍药的花部特征来看,有适合于异花传粉的特征,如花大而艳丽、具芳香,雌雄异熟(雌蕊先熟),柱头具可授性时分泌粘液(红雨等,2003);同时也有不利于异花传粉的特征如芍药同一朵花的柱头可授期和花粉活力较强期重叠较长,约为 3 d(红雨等,2003)。在野生芍药实验地气候条件较好,没有大风。根据套袋结果显示,三个样地内(均未计重瓣花的结实率),去雄套网的结实率均为 0%,即靠风媒传粉的结实率为 0%;不去雄套袋试验的平均结实率为 0.025%、同株异花套袋试验的平均结实率为 0.039%,说明自交结实率非常低,具微弱的自交性;异株异花套袋试验的平均结实率为 40.3%、不同居群间人工授粉的平均结实率为 44.7%、自然授粉的平均结实率为 28.6%;去雄套袋试验排除了芍药中存在无融合生殖的可能性。由此看来,芍药是以昆虫为传粉媒介以异交为主要传粉方式的物种。

如果访花昆虫的采访高峰与花粉活力和柱头可授期三者完全重叠,那么异花受精的成功率就很高(钦俊德,1987)。芍药绝大部分结实率都来自于异花授粉的结果,只有微弱的自交性。所以昆虫的传粉作用和传粉强度对其结实率有明显的影响。对芍

药花粉活力和柱头最佳可授期的研究可知,同一朵花的柱头可授期和花粉活力较强期重叠较长(约为 3 d),芍药的最佳授粉期在开花后 4 h 左右(红雨等,2003),这与芍药的主要传粉种昆虫的活动节律同步(红雨等,2004),所以保证了其异花授粉的成功率。

同花期植物对其中某一种植物传粉昆虫传粉效率的影响有两个不同的方面:一是同花期植物种类越多、数量越大,吸引到群落来的传粉昆虫的种类就越多、数量也越大,每一种植物被采访的机会增加;二是同花期植物对某种植物上传粉昆虫的竞争,影响到传粉昆虫对这种植物的采访频率,进而影响到传粉效率。在宝力高、后沟居群内,植物种类组成繁多,植被茂盛,与芍药花期相遇的植物种类和数量较多。芍药的传粉昆虫均为多食性的种类(红雨等,2004),在同花期植物密度较大的地段上,对芍药传粉昆虫有明显的竞争作用。例如芍药的主要传粉昆虫大淡脉隧蜂(*Lasioglossum* sp.) (红雨等,2004)在野生芍药分布区主要采访的植物除芍药外还有野罂粟(*Papaver nudicaule*)、山丹(*Lilium purmilum*)、小黄花菜(*Hemerocallis minor*)、山刺玫(*Rosa davurica*)等;芫菁、金龟子和天牛类(红雨等,2004)在野生芍药分布区主要采访的植物除芍药外还有小黄花菜(*Hemerocallis minor*)、山刺玫(*Rosa davurica*)等,所以同花期植物对芍药的传粉昆虫有一定的竞争作用。在农校居群的栽培品种芍药附近只有栽培品种牡丹,而且在芍药开花时牡丹的花期已过,因此不会对芍药产生明显的竞争作用,所以同花期植物的竞争也是导致两地芍药结实率不同的原因之一。

经对芍药三个居群的自然结实率进行比较研究

发现,两个野生居群低于农校居群(单)。为农校居群传粉的昆虫是效率高的意大利蜜蜂(*Apis mellifera* Linnaeus),其个体数量占有绝对优势(红雨等,2004);而在野生居群内高效率的传粉昆虫相对较少,主要的传粉昆虫为芜菁、金龟子和天牛,高传粉效率的传粉昆虫大淡脉隧蜂,其个体数量不到主要传粉昆虫的 1/10(红雨等,2004)。因此可认为自然保护区的两个野生居群的传粉强度和传粉效率小于农校居群。宝力高和后沟居群间自然授粉结实率相比较,发现宝力高则高于后沟,与居群间人工杂交授粉实验的结果较接近,29.8%的心皮有成熟种子,而后沟居群的自然结实情况则远低于居群间人工杂交授粉试验的结果,15.67%的心皮有成熟种子。这是由于后沟居群花朵较少,植株分布较分散,花朵间的距离平均为 5~20 m 左右,并且植株间有较多的同花期植物,所以很难保证昆虫的有效传粉。因此自然授粉情况下,授粉状况较差。

农校栽培单瓣花芍药、宝力高和后沟居群的居群间人工杂交授粉的结实情况则基本一致,均高于其他组合(同株异花、异株异花),并且高于宝力高和后沟居群中自然授粉的结实情况,与农校栽培单瓣花芍药的自然结实率基本接近,因此,认为芍药的结实情况有一个上限,在这个上限内,随着传粉状况的改善,结实状况会有所提高。

参考文献:

- C. 巴特儿,普仕金,策登达希. 1991. 蒙古人民共和国红皮书[M]. 呼和浩特:内蒙古科学技术出版社. 290—291.
- 内蒙古自治区科学技术委员会. 1991. 内蒙古珍稀濒危植物图谱[M]. 北京:中国农业科技出版社,168.
- 钦俊德. 1987. 昆虫与植物的关系[M]. 北京:科学出版社,188—201.
- Grant V. 1964. The Architecture of the Germplasm. New York: John Wiley and Sons
- Grant V. 1975. Genetics of Flowering Plants[M]. New York: Columbia Univ Press.
- Hong Y(红雨),Liu Q(刘强). 2004. Foraging and pollination insects of *Paeonia lactiflora* Pall. (芍药的访花昆虫和传粉昆虫)[J]. *Entomological Knowledge* (昆虫知识), 41(5):417—423.
- Hong Y(红雨),Liu Q(刘强),Han L(韩岚). 2003. Pollen vitality and stigma receptivity of *Paeonia lactiflora* Pall. (芍药花粉活力柱头可授性研究)[J]. *Guihaia* (广西植物), 23(1):90—92.
- Luo YB(罗毅波),Pei YL(裴颜龙)Pan KY(潘开玉),et al.. 1998. A study on pollination biology of *Paeonia suffruticosa* subsp. *Spontanea* (Paeoniaceae) (矮牡丹传粉生物学的初步研究)[J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 36(2):134—144.
- Qin JD(钦俊德),Wang CZ(王琛柱). 2001. The evolution relationship and intersection of insect and plant (昆虫与植物的相互作用和进化关系)[J]. *Acta Zoologica Sinica* (昆虫学报), 44(3):360—365.
- Schlesing R A. 1976. Reproductive proficiency in *Paeonia californica* (Paeoniaceae)[J]. *Amer J Bot*, 63(8):1 095—1 103.

(上接第 147 页 Continue from page 147)

- lower mountain area, Beijing (北京低山区森林土壤中 CH₄ 排放通量的研究)[J]. *Soil and Environ Sci* (土壤与环境), 9(3):173—176.
- Vitousek PM. 1994. Beyond global warming: ecology and global change[J]. *Ecology*, 75(7):1 861—1 876.
- Wang ZH(王铸豪),He SY(何少颐),Song SD(宋绍墩),et al. 1982. The vegetation of Dinghushan Biosphere Reserve (鼎湖山的植被)[J]. *Trop Subtrop Fore Ecosystem* (热带亚热带森林生态系统研究), 1:77—141.
- Wu ZM(吴仲民),Zeng QB(曾庆波),Li YD(李意德),et al. 1997. A preliminary research on the carbon storage and CO₂ release of the tropical forest soils in Jianfengling, Hainan Island, China (尖峰岭热带森林土壤 C 储量和 CO₂ 排放量的初步研究)[J]. *Acta Phytotax Sin* (植物生态学报), 21(5):416—423.
- Xu H(徐慧),Chen GX(陈冠雄),Ma CX(马成新). 1995. A preliminary study on N₂O and CH₄ emissions from different soils on northern slope of Changbai Mountain (长白山北坡不同土壤 N₂O 和 CH₄ 排放的初步研究)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 6(4):373—377.
- Zhang XJ(张秀君),Xu H(徐慧),Chen GX(陈冠雄). 2002. Important factors controlling rates of N₂O emission and CH₄ oxidation from forest soil (影响森林土壤 N₂O 排放和 CH₄ 吸收的主要因素)[J]. *Env Sci* (环境科学), 23(5):8—12.