

花粉和资源限制对青阳参坐果率的影响

王定康¹, 孙桂芳², 翟书华¹, 陈雪¹, 王再³

(1. 昆明学院 生物系, 昆明 650214; 2. 昆明医学院 临床技能中心, 昆明 650031; 3. 昆明市第十中学, 昆明 650000)

摘要: 以生长于自然种群的青阳参植株为材料进行补充授粉试验, 以人工种植的青阳参植株为材料进行资源限制试验, 探讨花粉和资源限制对青阳参坐果率的影响。结果表明: 自花授粉、天然授粉和异株异花授粉植株的结实率分别为 1.7%、2.25% 和 24%, 花粉来源对青阳参坐果存在显著影响; 补充施肥和不补充施肥植株的坐果率分别为 5.12% 和 3.17%、去除 0~80% 的花其坐果率为 3.28%~15.34%、叶片剪除 0~100% 其坐果率为 3.22%~1.35%, 资源限制对青阳参坐果率有显著影响。

关键词: 青阳参; 坐果率; 花粉限制; 资源限制; 补充授粉

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)04-0469-04

Pollen and resource limitations to fruit set of Qingyangshen (*Cynanchum otophyllum*)

WANG Ding-Kang¹, SUN Gui-Fang², ZHAI Shu-Hua¹, CHEN Xue¹, WANG Zai³

(1. Department of Biology, Kunming University, Kunming 650214, China; 2. Clinical Skill Center, Kunming Medical College, Kunming 650031, China; 3. Kunming No. 10 Middle School, Kunming 650000, China)

Abstract: To test the relationship of pollen limitations and resource limitations with fruit set, the experiments of pollen limitations to fruit set of *Cynanchum otophyllum* (Asclepiadaceae) were hand-pollinated in a wild population, while resource limitations to fruit set were performed in a cultivated population. The results were as follows: The fruit set of artificial selfing, natural pollination and artificial out-crossing were 1.7%, 2.25% and 24% separately, which showed pollens from different sources had significant effect on fruit set of *C. otophyllum*. The fruit set of fertilized and non-fertilized plants were 5.12% and 3.17%. After removing 0-80% flowers, the fruit set increased from 3.28% to 15.34%. With the increasing percentages of cutting leaves from 0 to 100%, the fruit set decreased from 3.22% to 1.35%, which showed resource limitations had significant effect on fruit set of *C. otophyllum*.

Key words: *Cynanchum otophyllum*; fruit set; pollen limitation; resource limitation; hand-pollinated

在有花植物中, 资源利用效率较低、没有足够的花粉到达柱头、花或种子被侵蚀等原因可导致坐果率较低 (Campbell & Halama, 1993)。自然种群中坐果率与花粉和资源限制关系的研究已有一些报道 (黄双全等, 1998, 2000; Johnston, 1991; Lawrence, 1993, 肖宜安等, 2006)。但大多数研究常常将资源

和花粉限制分别单独看待, 对同一自然种群是否同时受到资源和花粉限制的研究还很少 (Campbell & Halama, 1993)。

青阳参 (*Cynanchum otophyllum*) 为萝藦科 (Asclepiadaceae) 鹅绒藤属 (*Cynanchum*) 多年生草质藤本植物, 为我国特有的一种药用植物 (Li 等,

收稿日期: 2010-11-27 修回日期: 2011-05-29

基金项目: 教育部科学技术研究重点项目 (209115); 云南省应用基础研究计划项目 (2007C262M) [Supported by the Key Project of Chinese Ministry of Education (209115); Basic Research Project of Yunnan Province (2007C262M)]

作者简介: 王定康 (1966-), 男, 云南宣威人, 博士, 教授, 主要从事植物资源评价与利用研究, (E-mail) wdk117@163.com。

1995),具有祛风除湿、解毒镇痉、补气益肾、强筋壮骨、活血散淤、祛痰止咳、解狂犬毒等功效(罗天诤, 1994),是生产“青阳参片”和“排毒养颜胶囊”的主要原料,主要分布在云南、西藏、四川、广西、湖南等地(中国科学院昆明植物研究所,1983)。很多地方对青阳参的野生资源进行无序采挖,造成资源破坏严重,野生资源已越来越不能满足人们的需要。青阳参在自然状态下的坐果率很低(王定康等,2009),存在“花多果少”的现象,这成为制约以种子繁殖为主的青阳参种植业发展的瓶颈。作者前期研究结果表明青阳参花的结构非常复杂,两个基部离生子房的花柱联合形成合蕊柱,柱头表面被邻近花药的侧翼紧密包围形成5个柱头腔,花粉形成独特的花粉块,传粉效率低是其坐果率较低的原因之一(王定康等,2009)。本试验就其坐果率与花粉和资源限制的关系进行探讨。

1 材料和方法

补充授粉试验以生长于自然种群(宣威)的青阳参植株为材料,资源限制试验以人工种植的青阳参植株为材料,参照肖宜安等(2006)的方法,略有改进。

1.1 补充授粉

采用人工授粉试验,以测定青阳参在自然种群中的坐果是否存在花粉种类和数量限制。具体方法如下:开花前标记生境、个体年龄和植株大小基本一致的植株30株。开花当天开始,每株标记花序10个,共计标记300个花序,每个花序选取5朵开花进程基本一致的花,共计约1500朵小花,将花序上的其它小花摘除并套袋。花开后对各花序上用于实验的花分别进行人工补充授粉试验,将2个花粉块用自制的玻璃毛细管分别插入每朵花相间的两个花药裂口内,实验完成重新套袋。在花瓣、合蕊柱大部分已脱落,心皮明显增大时,去掉硫酸纸袋结束试验。在试验期间,对套袋的花朵经常进行检查,揭袋换气、防止花朵霉坏,揭袋时严格防止昆虫在花间活动。果实成熟时,分株分朵收集,统计坐果率。花粉来源见表1(其中异株花粉来源于距离处理植株50~100m的个体)。人工授粉在开花后的1~3d进行。

1.2 资源限制

将随机从宣威收集的青阳参种子进行育苗,并移栽在昆明学院生物系的实验地内,并保证其生长条件的一致性。在青阳参花芽发育初期(6月底至7

月初)分别进行以下试验。

1.2.1 补充无机养分 对所标记的每一植株进行施肥处理,施肥量每株平均为100g,以不施肥者作对照,每处理(含对照)各50株,肥料为复合肥。另外在植株开花初期、盛花期用含有0.5%的复合肥水溶液进行叶面喷施各一次,每次保证所有叶面均布满溶液。此处理用于检测植株坐果是否受无机养分的限制。

1.2.2 疏花处理 对各植株分别去除其总花序数的0(对照)、20%、50%、80%。每处理各15株,共60株。并把植株的顶芽摘除,以当时的花和花蕾记数。记录处理前、后植株的花数,统计分析各植株的坐果率。

1.2.3 去叶片 对各植株分别标记20个花序,并对其基部叶片进行剪叶处理,剪除量分别为:1/4叶片、1/2叶、3/4叶片及全叶剪除(只留叶柄)。每处理(含对照)各10株,以不剪叶者为对照。选择花序时,注意基部的对生叶叶面积基本一致。由于光合产物一般就近运输,剪除叶片以减少光合产物的积累,用于检测植株坐果是否受有机养分的限制。

1.3 数据分析

数据在当年的11月记录,所得试验数据均计算平均值和标准误,并进行显著性分析。所有统计分析均用SPSS软件进行。

2 结果与分析

2.1 花粉限制

不同来源的花粉对青阳参坐果率均产生显著影响(表1)。自花授粉和天然授粉(对照)的个体结果率均较低,分别为1.7%和2.25%;而异花授粉的结果率则明显高于自花授粉和对照,为24%,而且在96个果实中有22个为双生果,占5.5%。因此,异株异花授粉对提高结实率的效果极为明显。说明花粉来源对青阳参坐果存在显著影响。

2.2 补充施肥

补充施肥对青阳参开花数和坐果率均有显著影响(表2)。施肥处理有利于花芽发育,花朵更肥大,蜜汁多,可降低植株花芽败育率,开花数量得到提高。同时坐果率也得到显著提高。

2.3 疏花处理

在去除20%的花后,用剩下的花数计算其坐果率没有太大的影响,但是去除50%~80%的花则导致坐果率明显提高。而用去除花之前的花数计算坐

果率,各处理间差异则均不显著(表3)。

表1 补充授粉对青阳参坐果率的影响
Table 1 Influence of supplementary pollination on fruit-set in *Cynanchum otophyllum*

项目 Item	人工自 花授粉 Artificial selfing	人工异 花授粉 Artificial out-crossing	天然授粉 Natural pollination
花数 No. of flowers	350	400	400
坐果数(个) No. of fruit-sets	6	96(22)	9
坐果率 Fruit-set rate (%)	1.7	24(5.5)	2.25

注: 括号中的数据为双生果的数目。

Note: Data in brackets was the number of twining fruits.

表3 疏花对青阳参坐果率的影响

Table 3 Influence of flower thinning on fruit-set in *Cynanchum otophyllum*

初始花数(朵) No. of initial flowers	疏花后花数(朵) No. of flowers after thinning	疏花比例(%) Flower thinning rate	坐果数(个) No. of fruit	坐果数与初始花数的比例 Fruit-set before thinning (%)	疏花后坐果率 Fruit-set after thinning
975	975	0	32a	3.28a	3.28a
998	799	20	31a	3.11a	3.87a
964	480	50	31a	3.21a	6.45b
1046	215	80	33a	3.15a	15.34b

注: 处理间字母不同表示其间差异达显著水平。下同。

Note: Different letters show significant differentiation among treatments, $P=0.01$. The same below.

表4 剪叶对青阳参坐果率的影响

Table 4 Influence of leaf cutting on fruit-set in *Cynanchum otophyllum*

观测项目 Items of observation	处理 Treatment				
	对照 Control	剪 1/4 叶片 Cutting off 1/4 blade	剪 1/2 叶片 Cutting off 1/2 blade	剪 3/4 叶片 Cutting off 3/4 blade	剪全叶 Cutting off whole blade
总花数(朵) Total flowers	683	682	654	635	665
坐果数(个) No. of fruits	22a	16b	14b	8c	9c
坐果率 Fruit-set (%)	3.22a	2.34b	2.14b	1.25c	1.35c

3 讨论

植物性配置理论的一个经典问题是两性花植物通常产生比果实(或种子)更多的花(或胚珠),这一现象主要有两种解释:花粉限制和资源限制(Goldman等,1986;Johston,1991;Stephenson等,1986)。在本研究中,人工授粉和施肥都提高了果实的平均数,这两种补充都可以提高果实的坐果率,而去除部分叶片则降低了坐果率。另外,不同来源的花粉对坐果的效应不同,花粉之间可能存在相互竞争现象。青阳参自花授粉坐果率极低,这表明青阳参除受到营养限制外,也受到花粉限制。肖宜安等(2006)认为营养水平的时空异质性使自然种群坐果率受到资源和花粉的限制。

表2 补充施肥对青阳参花芽败育及坐果率的影响
Table 2 Influence of supplementary fertilizer on bud abortion and fruit-set in *Cynanchum otophyllum*

处理 Treatment	单株开花数*(朵) Flowers per plant	坐果率** (%) Fruit set
施肥 With fertilizer	77.48±6.48	5.12±0.028
不施肥 Without fertilizer	65.66±8.24	3.17±0.011

注: 数据均为平均数±标准误。

Note: All data were "means±Std. Error", * $P=0.05$, ** $P=0.01$.

2.4 剪叶处理

从表4可看出,剪除叶片对青阳参坐果率也具有显著影响,随着剪除叶片面积增加,坐果率明显降低。

坐果受资源和花粉限制的另一个途径是有效资源本身影响花对传粉者的吸引(肖宜安等,2006)。在 *Ipomopsis aggregata* 中,施肥可能由于提高了土壤中 P 和 K 的水平而提高了花蜜的产率(Campbell & Halama,1993)。在萝藦科植物中,Willson & Price(1980)报道过由于肥料的使用而提高了坐果率,说明存在 N、P、K 的限制。本试验中,经施肥处理的植株,花长得相对肥大一些,尽管没有对蜜汁体积进行测量,但可以明显看出经施肥处理植株的花分泌较多的蜜汁。在自然种群中花蜜产量的增高会增加传粉者更高的访问频率(Campbell & Halama,1991),而且访花频率的增加已经对坐果产生明显的影响(表2)。结果表明补充资源可以通过增强花对传粉者的吸引而间接影响传粉。

关于植物“花多果少”的生殖机制已有多种假

说,比如选择性败育假说,子房供应假说,雄性功能假说等(Guitian,1993)。种子植物有性生殖过程中的选择性败育是指植株在花粉源、传粉次序、果实在植株上的位置和发育果实中的种子数等因素或者这些因素综合作用的基础上对发育中的果实或种子进行选择性的现象(赵学杰等,2007),在种子植物中十分普遍。选择性败育假说认为植物会有选择性地败育“低质量的果实”(Stephenson,1986),根据这一假说,去除花将限制植物果实的“选择”败育,也就导致“低质量的果实”获得更高的生存机率(Stephenson,1986;Sutherland,1987)。青阳参去除花后的坐果率显著提高,因此本试验的结果支持选择性败育假说,与肖宜安等(2006)的报道一致。

在去除花的试验中,坐果率随着去除花的百分比的提高而提高,而与其初始花数无关。这可能是因为去除花后,植株上花的减少使得余下的花能得到足够的营养以保证花和受精心皮的生长发育,从而支持子房供应假说,与肖宜安等(2006)的报道一致。人工补充授粉结果表明,补充授粉可以提高青阳参的坐果率,花粉的来源对坐果率有明显影响。雄性功能假说在青阳参中得到验证。青阳参花粉-胚珠比为6.82(王定康等,2009),所以每个心皮可能接受的花粉数远远大于其胚珠数。因此可以认为,花粉数量并不是限制青阳参坐果的主要因素。通过人工异株异花传粉,将两个花粉块分别插入相间的两个花药裂口,不但提高了坐果率,而且还获得了一定数量的双生果。本研究结果进一步证实了青阳参花的复杂性,支持了形态解剖学方面的研究(王定康等,2009)。针对青阳参花的特殊结构与传粉昆虫的适应关系,由于青阳参的主要传粉昆虫为东方蜜蜂(王定康等,2009),结合本试验研究结果,为提高其坐果率保证有更多的种子用于繁殖,可通过在种植地养殖东方蜜蜂和在栽培过程中适时补充施肥而达到目的。

参考文献:

中国科学院昆明植物研究所. 1983. 云南植物志(第3卷)[M]. 北京:科学出版社:596-598
 罗天浩. 1994. 森林药物资源学[M]. 国际文化出版公司出版:79

- Campbell DR, Halama KJ. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population[J]. *Ecology*, **74**:1 043-1 051
- Goldman DA, Willson MF. 1986. Sex allocation in functionally hermaphroditic plants: a review and antique[J]. *Bot Rev*, **52**:157-194
- Guitian J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits[J]. *Am J Bot*, **80**:1 305-1 309
- Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好), Chen JK(陈家宽). 1998. Pollination rates and pollen tube growth in a vulnerable plant, *Liriodendron chinense* (Magnoliaceae)(濒危植物鹅掌楸的授粉率及花粉管生长)[J]. *Acta Phytotaxonom Sin*(植物分类学报), **36**:310-316
- Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好). 2000. Pollination environment and sex allocation in *Liriodendron chinense* (鹅掌楸)的传粉环境与性配置[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **20**:49-52
- Johnston MO. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*[J]. *Ecology*, **72**:1 500-1 503
- Lawrence WS. 1993. Resource and pollen limitation: plant size-dependent reproductive patterns in *Physalis longifolia*[J]. *American Nat*, **141**(2):296-313
- Li PT, Gilbert MG, Stevens WD. 1995. Flora of China[M]. Beijing: Science Press and St. Louis Missouri Botanical Garden, **16**:189-270, 205-223
- Stephenson AG, Winsor JA. 1986. Lotus corniculatus regulates offspring quality through selective fruit abortion[J]. *Evolution*, **40**:453-458
- Sutherland S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mekeleveyana*[J]. *Evolution*, **41**:750-759
- Wang DK(王定康), Sun GF(孙桂芳), Zhai SH(翟书华), et al. 2009. The floral syndrome and its pollination in *Cynanchum otophyllum* (Asclepiadaceae)(青阳参花部综合特征及其传粉适应性)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **31**(1):8-14
- Willson MF, Price PW. 1980. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species[J]. *Can J Bot*, **58**:2 229-2 233
- Xiao YA(肖宜安), Zeng JJ(曾建军), Li XH(李晓红), et al. 2006. Pollen and resource limitations to lifetime seed production in a wild population of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* (Hamamelidaceae)(濒危植物长柄双花木自然种群结实的花粉和资源限制)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **26**(2):496-502
- Zhao XJ(赵学杰), Tan DY(谭敦炎). 2007. Selective abortion and its evolutionary, ecological significance in seed plants(种子植物的选择性败育及其进化生态意义)[J]. *Chin J Plant Ecol* (植物生态学报), **31**(6):1 007-1 018