

紫葳科具敏感性柱头种性配置状况的研究

杨书香 (武汉东湖学院生化学院, 湖北武汉 430212)

摘要 [目的]为了找出紫葳科具二裂片敏感性柱头种性配置结构的规律。[方法]选取美国凌霄、两头毛和角蒿为材料,对它们的柱头运动规律、花部结构特征和繁殖系统特点进行一系列调查研究。[结果]花冠开口越大,花柱越长,柱头反应越慢,花朵平均花粉数越多,植株座果率越低。[结论]该研究结果有待在紫葳科其他种中验证。

关键词 紫葳科;敏感性柱头;繁殖系统

中图分类号 S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)05-01881-02

Study on Sex Allocation with Sensitive Stigma in Bignoniaceae

YANG Shu-xiang (Biochemical College, East Lake College, Wuhan, Hubei 430212)

Abstract [Objective] The research aimed to find out the configuration rule of the stigma with two lobes sensitive stigma. [Method] Three common plants with the bilobed sensitive stigma in Bignoniaceae were selected, such as *Campsis radicans*, *Incarvillea arguta* and *Incarvillea sinensis* var. *sinensis*. A series of initial observation and research on the stigma mobile feature, the flower structure characteristic and the breed system peculiarity of the three plants were conducted. [Result] The bigger the anadem opened, the longer the style was, and the slower the stigma reacted. The slower the stigma reacted, the more the average quantity of pollen was, and the lower rate of fruitage was. [Conclusion] More other plants in Bignoniaceae need be verified.

Key words Bignoniaceae; Sensitive stigma; Breed system

二裂片敏感性柱头的生物学特性及意义一直是被子植物研究中的热点。敏感性柱头在玄参科、紫葳科、角胡麻科、狸藻科4个科中广泛存在^[1],但其具体生物学意义及不同植物运动特征至今尚无定论。对于敏感性柱头运动的研究由来已久,最早的书面报道始于20世纪初^[1-5]。早期的报道对二裂片敏感性柱头运动的意义给出了多种假说,如柱头的闭合有助于花粉的获取和接收^[5-6],能够避免花内自交^[1,5,7-8],降低花内花粉接受和输出的干扰^[9]等。

目前 Fetscher 等^[10]对玄参科的柱头运动特点已有较清楚的研究。他们指出,敏感性柱头在受到非花粉的外力触碰或花粉触碰后通常数秒内就会闭合。在受到单纯外力触碰后,柱头先闭合,但2.5~4.5 h内会再次张开。而在受到花粉触碰后,大多数柱头会保持闭合直到花谢,即便接受的花粉远少于能引起充分结实的花粉数量时也是如此,但会有极少数接受花粉的柱头闭合后再次张开,只是这个过程一般需要20~28 h,远远长于没有接受花粉的柱头闭合后再次张开所需要的时间。授粉后闭合柱头的再次张开是对低的结实率的一种反应,而非对低的授粉量的反应。紫葳科的美洲凌霄和玄参科的橙色沟酸浆(*Mimulus aurantiacus*)子房发育必须柱头上落置达到一定数量的有效花粉,说明柱头的开合运动可能是对柱头上积累足量花粉的适应^[11]。Webb 等^[9]还指出,敏感性柱头的闭合可能是降低雌雄干扰的一种机制,并非是为了减少花内自交。这一点在 Fetscher 针对蜂鸟传粉的柱头合拢行为进行的研究中得到验证。与自然的开放状态相比,在传粉者接触柱头之后人为地使柱头合拢可以使花粉输出量提高近2.5倍,而且柱头的开放或合拢对自体传粉水平几乎没有影响^[12]。这初步表明二裂片敏感性柱头

的运动可能是实现雌性器官对雄性功能干扰的一种形式。目前对二裂片敏感性柱头运动的意义还没有一种固定的、大家公认的说法。就紫葳科的美洲凌霄来说,其柱头的最终开合与其柱头上落置的有效花粉数有关。而除了不同的科中柱头运动快慢有所不同,如玄参科沟酸浆属橙色沟酸浆的柱头在受到外界触碰后数秒内闭合^[10],紫葳科美洲凌霄的柱头在受到触碰后至少也需十几秒才闭合^[11]外,同一科中敏感性柱头对外界反应的快慢也有很大差异。既然柱头是被子植物繁殖系统结构组成的一部分,那么同一科中敏感性柱头运动的快慢是否与其他花部结构特征或繁育系统特点有一定的相关性仍有待进一步研究。为此,笔者选取紫葳科中3种常见的具有二裂片敏感性柱头的植物美洲凌霄、两头毛和角蒿(其中美洲凌霄属于凌霄属,两头毛和角蒿同属于角蒿属),对它们的柱头运动特点、相应的传粉生物学特性及性配置系统特点进行研究,以期发现敏感性柱头运动快慢与花部结构特点和性配置系统之间的关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 美国凌霄。学名 *Campsis radicans*, 落叶藤本。藤长可达10 m或更长;羽状复叶对生,小叶9~11枚;花期夏秋。顶生圆锥花序,花甚密集,花大型,通常为橙红色,有鲜红色的冠檐,长约7.5 cm,冠筒长约为冠檐长的3倍。它是优良的大型观花藤本植物,可定植在花架、花廊、假山、枯树或墙垣边,任其攀附。美国凌霄枝叶繁茂,花色鲜艳,花形美丽,在园林中甚受人们喜爱。原产美国,较耐寒,已引入我国多年。在北京地区,选避风、向阳处种植,越冬良好。采用播种、扦插或分株法繁殖。它喜充足的阳光和肥沃且排水良好的沙质壤土。

1.1.2 两头毛。学名 *Incarvillea arguta* Royle, 多年生草本。花期3~7月,果期9~12月。种子繁殖。成株,茎直立,有时基部木质化,具分枝,高达1.5 m。叶互生,羽状全裂,长约10

cm,裂片5~11枚,对生或近对生,披针形或椭圆状披针形,先端急尖或渐尖,基部斜圆形,边缘有锯齿。总状花序顶生;花梗长8~10 mm,基部有一片苞片,钻状,小苞片2;花序有花5~20朵;花萼钟形,萼齿长1~4 mm;花冠淡红色或白色,略呈二唇形,基部紧缩成细管状,管筒内基部有腺毛,裂片半圆形,疏生柔毛;雄蕊4,2强,花药丁字形着生;柱头扁平,卵圆形,花柱丝状细长,子房长圆柱形。子实,蒴果线状圆柱形,长8~20 cm,宽2~3 mm,果皮膜质;种子细小,长椭圆形,长2 mm,宽1 mm,种皮淡褐色,两端具白色丝状毛。

1.1.3 角蒿。学名 *Incarvillea. sinensis* var. *sinensis*,多年生草本,具茎,分枝,高达80 cm。叶互生,二一三回羽状细裂,长4~6 cm,形态多变,小叶不规则细裂,呈线状披针形。顶生总状花序,长达20 cm,疏散;花冠淡红色微带紫、钟状漏斗形,基部实收缩成细管,花冠裂片半圆形,长约4.0 cm,径约2.5 cm;花萼钟形,绿色微红,长约5 mm,顶端平截,萼齿钻状,基部膨大成腺体,长约5 mm;雄蕊内藏;花柱淡黄色,柱头扁平扇形;花柄短,长不足5 mm;小苞片绿色,线形,长约5 mm。蒴果淡绿色,圆柱形细长,顶端长尾状渐尖,长约3.5 cm,直径约5 mm;种子扁圆形,细小,直径约2 mm,四周具透明膜质翅。花期5~9月,果期9~11月。

1.2 研究方法 美国凌霄、两头毛和角蒿均为紫葳科植物,且三者花部形态特征相似,都是钟状,近漏斗形花冠,雄蕊四,二强,柱头裂片状,敏感,均有蜜腺,但是凌霄为木质藤本,高大,两头毛为具茎草本,较高,而角蒿为根带木质化的低矮草本。在2005年7~8月,分别选取武汉壕沟的美国凌霄、四川省汶川县的野生两头毛、角蒿,研究三者的柱头运动特点及其他性配置系统的情况。样点分布情况见表1。笔者野外测量3种植物各自的花部结构形态数据,记录柱头在自然状态下自花授粉、异花授粉后的运动情况及不同人工授粉处理后的植株结实情况;同时,记录3种植物的花粉数、胚珠数和自然结实的果实、种子的相关指标。

表1 样点分布

种名	样点	生境
美国凌霄	武汉市壕沟	壤土,湿润
两头毛	四川汶川县城西约500 m处山脚	山脚砂石缝中,干燥
角蒿	四川汶川县城东约200 m处山脚	山脚凹地石块中,干燥

2 结果与分析

美国凌霄、两头毛、角蒿花部形态见表2。由表3可知,不管是外力触碰还是花粉触碰,角蒿的柱头对外界刺激反应最敏感,两头毛次之,美国凌霄最慢。而柱头闭合后若再次张开,则角蒿所需时间最短,美国凌霄所需时间最长。

由表4可知,自然状态下及人工授粉后,美国凌霄的自然结实率和异花授粉结实率均极低,自花授粉后更无一结实。这和美国凌霄开始结实对放置在柱头上的花粉数要求较高有关。而对3个种的花粉数、胚珠数、果实、种子等基本繁育系统数据的统计见表5。

表2 花部形态

种名	植株高 m	花柱长 cm	花冠顶部开口 cm	柱头下片到花冠基部 距离//cm	花药到花冠基部 距离//cm
美国凌霄	随所副着物	5.32	4.14	0.65	0.78
两头毛	1.5	2.75	3.26	0.56	0.63
角蒿	0.8	2.58	2.71	0.28	0.28

表3 柱头运动特征

种名	柱头可授期(D)	柱头受触	柱头再	花谢时柱
		碰后闭合 时间(S)	次张开时 间(M)	头张开比例 %
美国凌霄	2.0	61.43	106.60	50.20
两头毛	1.5	18.21	45.42	43.33
角蒿	1.0	12.32	38.82	36.67

表4 座果率

种名	自然座果率	自交座果率	异交座果率
美国凌霄	极低	0	极低
两头毛	54.20	63.33	70.00
角蒿	61.90	66.70	73.33

表5 繁育系统特征

种名	花粉数	胚珠数	P/O 值	果实长	种子数/	百粒种
				cm	果实	子重//g
美国凌霄	74 659	624	119.65	-	-	-
两头毛	5 349	199	107.68	13.90	196	0.028
角蒿	4 198	85	208.15	4.70	69	0.041

3 结论与讨论

美国凌霄、两头毛和角蒿是紫葳科中3个典型的具敏感性柱头的种。研究表明,这3个种在花部形态特征和柱头运动的基本规律上一致。这与玄参科具有二裂片敏感性柱头的植物橙色沟酸浆也有很大的相似性。三者的柱头运动快慢和其花部结构、繁育系统特征呈一定的相关性。其中,美国凌霄植株最高,花柱最长,花冠开口最大,其柱头对外界刺激的反应最慢;角蒿的植株最小,花柱最短,花冠开口最小,其柱头对外界刺激反应则最快;两头毛的花柱、花冠开口均居中,其柱头对外界刺激的反应也居中。从柱头运动和繁育系统关系来说,美国凌霄的柱头对外界刺激的反应最慢,花谢时柱头仍呈张开的比例最高,而它的花粉数最多,P/O值最高,座果率最低,且为自交不亲和的^[13];角蒿的柱头对外界刺激反应则最快,花谢时柱头仍呈张开的比例最低,而它的花粉数最少,P/O值最低,座果率最高,自交异交均结实;两头毛的柱头反应快慢,花谢时柱头仍呈张开的比例,花粉数、P/O值、座果率均居中,自交异交均结实。在柱头运动快慢、生境特征、花部特征、繁育系统特点方面,角蒿和两头毛二者更接近,美国凌霄要远一些。这和角蒿、两头毛属同一个属,而美国凌霄单独属一个属一致。这也说明作为植物繁殖系统的一部分,柱头是和整个繁育系统共同进化的^[2,14]。Bertin等^[14]也曾指出,二裂片敏感性柱头多出现在具有管状

- [43] 陈叶兰. 论我国农业生态补偿立法困境[J]. 求索, 2010(10):171-172.
- [44] 李长健, 邵江婷, 阮晓毅. 完善我国农业生态补偿法律制度——以建设环境友好型社会为契机[J]. 吉首大学学报: 社会科学版, 2009, 30(4):128-131.
- [45] 刘尊梅, 韩学平. 农业生态补偿机制的政策支持和法律保障探讨[J]. 东北农业大学学报: 社会科学版, 2009, 7(6):116-118.
- [46] 张燕, 庞标丹, 马超. 我国农业生态补偿法律制度之探讨[J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2011(4):67-72.
- [47] 刘尊梅, 韩学平. 我国农业生态补偿立法探析[J]. 东北农业大学学报: 社会科学版, 2011, 9(3):131-133.
- [48] 王清军. 论农业生态补偿法律制度[J]. 中国地质大学学报: 社会科学版, 2008(6):7-11.
- [49] 万晓红, 秦伟. 德国农业生态补偿实践的启示[J]. 江苏农村经济(月刊), 2010(3):71-73.
- [50] 蔡银莺, 张安录. 基于农户受偿意愿的农田生态补偿额度测算——以武汉市的调查为实证[J]. 自然资源学报, 2011, 26(2):177-189.
- [51] 汪浩, 马友华, 栾敬东. 美国农业面源污染控制生态补偿机制与政策措施[J]. 农业环境与发展, 2011(4):127-131.
- [52] 杨晓萌. 欧盟的农业生态补偿政策及其启示[J]. 农业环境与发展, 2008(6):17-20.
- [53] 吴杨. 关于西部山区铁路建设项目环境治理工作增加农业生态经济补偿内容的思考[J]. 经济研究导刊, 2011(6):127-129.
- [54] 王凤, 高尚宾, 社会英, 等. 农业生态补偿标准核算——以洱河流域环境友好型肥料应用为例[J]. 农业环境与发展, 2011, 28(4):115-118.
- [55] 陈源泉, 高旺盛. 中国粮食主产区农田生态服务价值总体评价[J]. 中国农业资源与区划, 2009, 30(1):33-39.
- [56] 张丹, 闵庆文, 成升魁, 等. 传统农业地区生态系统服务功能价值评估——以贵州省从江县为例[J]. 资源科学, 2009, 31(1):31-37.
- [57] 牛晓莉, 蔡银莺. 城镇居民对农田生态环境与农产品的需求及补偿意愿——基于消费视角的分析[J]. 农业环境与发展, 2011(5):20-26.
- [58] 张艳, 刘新平. 基于 CVM 法的艾比湖流域农地生态价值评价——以博尔塔拉蒙古自治州为例[J]. 新疆农业科学, 2011, 48(5):903-908.
- [59] 崔新蕾, 蔡银莺, 张安录. 基于农业面源污染防治的农田生态补偿标准测算[J]. 广东土地科学, 2011, 10(6):34-39.
- [60] 蔡银莺, 张安录. 武汉城乡人群对农田生态补偿标准的意愿分析[J]. 中国环境科学, 2011, 31(1):170-176.
- [61] 杨欣, 蔡银莺. 武汉市农田生态环境保育补偿标准测算[J]. 中国水土保持科学, 2011, 9(1):87-93.
- [62] 张玉启, 李彤, 郑钦玉, 等. 论三峡库区农业面源污染控制的生态补偿措施[J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2011(8):230-238.
- [63] 张玉启, 郑钦玉. 三峡库区农业面源污染控制的生态补偿政策研究[J]. 农机化研究, 2012, 34(1):230-233.
- [64] 倪喜云, 尚榆民. 云南大理洱海流域农业面源污染防治和生态补偿实践[J]. 农业环境与发展, 2011(4):82-87.
- [65] 高尚宾, 赵润, 唐铁朝. 天津市设施农业生态补偿的研究进展[J]. 农学学报, 2011, 1(6):29-35.
- [66] 任勇, 冯东方, 俞海, 等. 中国生态补偿理论与政策框架设计[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2008:15-16.
- [67] 李凤博, 徐春春, 周锡跃, 等. 稻田生态补偿理论与模式研究[J]. 农业现代化研究, 2009, 30(1):102-105.
- [68] 李庆江, 姚文英, 郝利. 基于农业生态补偿的农产品质量安全问题研究[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(34):19742-19744.
- [69] 焦洁, 任顺邦, 时斌. 农业生态系统服务功能价值评价应用研究——基于生态补偿[J]. 现代商贸工业, 2011(10):47-48.
- [70] 张良, 陈克龙, 曹生奎. 青海东部主要农业区县域农业生态系统健康评价[J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(1):204-210.
- [71] 王岱, 张文忠, 余建辉. 环境整治与农业经营矛盾中的农户行为和行政调控——基于日本佐渡岛农户调查[J]. 地理研究, 2011, 30(9):1726-1735.
- [72] 张翼飞, 刘宇辉. 城市景观河流生态修复的产出研究及其有效性可靠性检验[J]. 中国地质大学学报: 社会科学版, 2007, 7(2):39-44.
- [73] 王丹君, 万军, 吴秀芹. 区域尺度生态服务评估方法与应用研究[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(3):1633-1635.

(上接第 1882 页)

花冠和多种子果实的植物中。管状花冠通常是为了避免其柱头在下雨、起风以及落叶等外界干扰下闭合而妨碍授粉, 而多种子的果实同样需要多的花粉粒发育而来, 柱头的临时性闭合运动刚好能防止花粉粒从柱头上散失, 积累花粉^[15]。可见, 二裂片敏感性柱头植物相似的其他花部结构特点是与其柱头运动特点长期适应的结果。紫葳科 3 个种中存在的敏感性柱头运动快慢和它们繁育系统结构之间的关系只是一个初步总结。该规律是否适合紫葳科的其他种有待进一步的验证。

参考文献

- [1] NEMCOMBE F C. Significance of the behavior of sensitive stigmas[J]. Am J Bot, 1922, 9:99-120.
- [2] BURCK W. On the irritable stigmas *Torrential fournier* and *Mimulus luteus* and on the means to prevent the germination of foreign pollen on the stigma. Koninkijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam[J]. Proceedings of the Selection of Sciences, 1902, 4:184.
- [3] LLOYD F E. Certain phases of the behavior of the stigma lips in *Diplacus glutinosus* Nutt [J]. Plant World, 1911, 14:257.
- [4] NEWCOMBE F C. Significance of the behavior of sensitive stigmas II[J]. Am J Bot, 1924, 11:85-93.

- [5] LINSKENS H F. Stigmatic responses [C]//SHEIKEH H, VARDAR Y. Proceedings of the third Mpp Meeting. Izmir: Ege University, 1976.
- [6] THIERET J W. Floral biology of *Probooscidea louisianica* (Martyniaceae) [J]. Rhodora, 1976, 78:169-179.
- [7] KERNER A. The Natural History of Plants[M]. London: Blackie, 1895.
- [8] RITAND C, RITAND K. Variation of sex allocation among eight taxa of *Mimulus guttatus* species complex (*Scrophulariaceae*) [J]. Am J Bot, 1989, 76:1731-1739.
- [9] WEBB C J, LLOYD D G. The avoidance on interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II [J]. Herkogamy. N Z J Bot, 1986, 24:163-178.
- [10] FETSCHER A E, KOHN J R. Stigma behavior in *Mimulus aurantiacus* [J]. Am J Bot, 1999, 86:1130-1135.
- [11] YANG S X, YANG C F, ZHANG T, et al. A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae) [J]. Acta Bot Sinica, 2004, 46:1071-1074.
- [12] FETSCHER A E. Resolution of male female conflict in a hermaphroditic flower [J]. Proceeding of the Royal Society, Biological Sciences, 2001, 268:525-529.
- [13] YANG C F, GUO Y H, GITURU R W, et al. Variation in stigma morphology—How does it contribute to pollination adaptation in *Pedicularis* (Orobanchaceae)? [J]. Plant Syst Evol, 2002, 236:89-98.
- [14] BERTIN R I, BARNES C, GUTTMAN S I. Self-sterility and cryptic self-fertility in *Campsis radicans* [J]. Bot Gaz, 1989, 150:397-403.
- [15] BERTIN R I. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper [J]. Am J Bot, 1982, 69:122-134.