

草果花序发育和开花的初步研究

杨耀文^{1,2}, 刘小莉¹, 游 春¹, 钱子刚^{1*}

(1. 云南中医学院中药材优良种苗繁育中心实验室, 云南 昆明 650500;

2. 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要:目的 探讨草果(*Amomum tsaoko* Crevost et Lemaire)花序发育中小花数量的变化,以及小花日开放数量以及影响因素,为草果的传粉生物学、繁育生物学研究奠定基础,为实际生产提供理论指导。方法 野外观测花序的小花开放数量和温湿度的变化,以及数理统计分析草果花序和果序的数量性状。结果 未开花序的最外一枚苞片越宽,以及最外一枚鳞片越宽,其小花数量越多;开放以后,花(果)序轴越长,小花数量越多。花序发育中小花数量显著增加,每个花序平均增加约 23 朵。不同植株的花序日开放小花数量之间有显著差异($n=132, F=1.790, P=0.028$),花序平均每天开放 3~4 朵小花,71.22%的花序每天开放 1~6 朵小花。花序日开放小花数量与花序长有极显著的相关性($n=129, R=0.354, P=0.000$),与花序宽有极显著的相关性($n=129, R=0.390, P=0.000$),与开花当天的最大湿度有极显著的负相关性($n=129, R=-0.264, P=0.002$)。结论 草果不同花序的小花数量呈现丰富的多态性,通过测量最外一枚苞片和鳞片的宽度、花序长度,可以进行花序小花数量的比较。花序每天开放的小花数量受花序发育情况的影响,花序越长、直径越大,每天开放的小花数量越多。环境湿度对花序每天开放的小花数量有极显著的影响。花序发育中,小花数量不断增加,并按一定的速率依次开放,这对于吸引昆虫传粉、增加受精机会是有利的。小花数量多的花序在初开放时,小花不容易受精成功,花序第一朵受精成功的小花有后延的趋势。

关键词:草果; 花序; 小花数量; 花序日开放小花数量; 湿度

DOI 标识: doi: 10.3969/j.issn.1008-0805.2013.03.105

中图分类号: S567 文献标识码: A 文章编号: 1008-0805(2013)03-0740-03

Study on the development and flowering of inflorescence in *Amomum tsaoko* (Zingiberaceae)

YANG Yao-wen^{1,2}, LIU Xia-li¹, YOU Chun¹, QIAN Zi-gang^{1*}

(1. The Center for Reproducing Fine Varieties of Chinese Medicinal Plants, Yunnan College of TCM, Kunming 650500, China; 2. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: Objective To lay the foundation for the study of its pollination biology and breeding biology, and to provide theoretical guidance for its practical production, we studied the development and flowering of inflorescence of *Amomum tsaoko*. **Methods** By observing and analysis the change in values of florets in an inflorescence and of abloom florets a day in an inflorescence in BiaoPo population of *Amomum tsaoko*. **Results** We observed that before flowering the more broad width of the outmost involucre bract and the outmost scale of inflorescence, the more number of florets in an inflorescence; and after flowering the more length of rachis, the more number of florets in an inflorescence. During the development of inflorescence, the number of florets in an inflorescence increased and the average growth rate was about 23 florets an inflorescence. There was significant difference of the number of abloom florets a day among the inflorescences from different plants ($n=132, F=1.790, P=0.028$), the average was 3.7 florets which bloomed in an inflorescence each day, and 71.22% of the inflorescence bloomed 1~6 florets a day. For the number of abloom florets in an inflorescence each day, there were great significant correlation of the length of inflorescence ($n=129, R=0.354, P=0.000$), and of the diameter of inflorescence ($n=129, R=0.390, P=0.000$), and of the intraday biggest moisture ($n=129, R=-0.264, P=0.002$). **Conclusion** The number of florets in an inflorescence was of rich polymorphism among the different inflorescences, which was compared among them by measuring the width of the outmost involucre bract and the outmost scale and the length of rachis of inflorescence. The number of abloom florets a day in an inflorescence was influenced by the development of inflorescence, the more length and diameter of inflorescence, the more florets blossoming a day in an inflorescence. The environmental humidity also affected the number of abloom florets a day in an inflorescence. During the development of inflorescence, florets increased and blossomed according to certain rate, which was favorable for the florets to attract insects pollination and increase the opportunity of fertilization. During the primary flowing stage of the inflorescences with more florets, the first abloom floret wasn't easy to be fertilized, and there was a deferred trend of the position of the floret which was firstly fertilized successfully.

Key words: *Amomum tsaoko*; Number of florets; Number of abloom a day in an inflorescence; Humidity

收稿日期: 2012-07-03; 修订日期: 2012-12-18

基金项目: 云南省教育厅科学研究基金项目(No. 2010Z097); 云南省自然科学基金项目(No. 2009CD078)

作者简介: 杨耀文(1967-), 男(白族), 云南大理人, 现任云南中医学院中药材优良种苗繁育中心实验室副教授, 硕士学位, 主要从事药用植物资源保护与开发教学和研究工作。

* 通讯作者简介: 钱子刚(1962-), 男(汉族), 浙江宁波人, 现为云南中医学院教授, 中国科学院昆明植物研究所博士研究生, 主要从事中药资源和植物分类研究工作。

花是被子植物的繁殖器官,在形态结构上展示了高度的多样性;植物开花是为了达到交配成功这一最基本的目的^[1-3]。花部的特征可分为花设计(Floral design)和花展示(Floral display)两个层次。花设计是指花的结构、颜色、气味和给访花者提供的报酬(花蜜和花粉等)等所有单花特征,而花展示是指花在某一时刻开放的数量和在花序上的排列方式,可看作花在群体水平上表现出的特征^[2,4]。集成一定花序结构的花朵对昆虫的吸引力比单朵花效应的总和要高;受精成功后,萼筒、萼片宿存,继续保持生殖枝醒目的开放式样,增加了新开花朵被访问的机率^[5]。

草果 *Amomum tsaoko* Crevost et Lemaire 为姜科多年生草本植物^[6-8]。果实入药,为《中国药典》(2010 年)收载的常用中药^[9]。味辛性温,归脾、胃经,有温中健胃,消食顺气,祛寒湿的功能,并能解酒毒,去口臭;能治心腹疼,食积不消,止泻、呕吐,食欲不佳,咳嗽痰多,胸满腹胀等症^[9,10],也作辛香料添加于食物中。

草果产于我国云南^[6],越南亦有分布^[7,8]。在云南,产西畴、麻栗坡、金平;生于海拔 1 300 ~ 1 800 m 的林下阴湿处^[8]。目前,野生居群极少,基本为人工种植^[11]。

草果花序生长于生殖枝基部的根状茎上,外被红色至红棕色的革质鳞片,内面有数枚苞片,披针形或匙形,浅红色,革质,光亮,边缘膜质。小花黄色,唇瓣中央两侧各有一条红色带。花期 4 ~ 6 月,果期 9 ~ 11 月^[6,7,8,12]。通常,单朵花的寿命仅为一日^[13]。

草果的花序为穗状花序,作为无限花序,在开放过程中花序轴不断延长,小花数量不断增加,并按一定的速率依次开放,这对于吸引昆虫传粉、增加受精机会是有利的。所以,花序小花数量的变化、以及小花每日开放的数量变化均对其结实(繁育成功)产生影响。本文以坡居群为研究对象,对花序发育过程中小花数量的变化,以及影响小花开放的因素进行了分析研究。本研究旨在为草果的传粉生物学、繁育生物学研究奠定基础,以及对生产实践提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 样地 研究的草果居群位于高黎贡山自然保护区的常绿阔叶林中(24°50.289'N,98°46.501'E),海拔 2 070 m,占地约 3.5 亩,有 20 多年的种植历史。居群的花期从 4 月下旬开始,直至 6 月上旬结束。观察期间正值居群的盛花期,每天 8:30 ~ 19:30 进行野外观察。在居群内选择一个固定的位点,测量温度和湿

度,作为居群的温度和湿度。每隔半小时记录一次温度和湿度。

1.2 花序的数量性状和形态结构的观察和分析 在居群中随机选取 10 个植株,每一植株随机选取 1 个未开放的花序,共计 10 个花序。进行花序长度、直径、鳞片、苞片、小花数量的观察、测量、记录和拍照。所得数据经过 SPSS 13.0 统计软件进行相关性分析,探索未开放花序小花数量与花序其他数量性状之间的相关性。当年 10 月果实成熟的时候,随机选取 10 个来自不同植株的成熟果序进行小花数量的测定,经过 SPSS 13.0 统计软件进行方差分析(One - Way ANOVA),比较花序由未开放到开放结束的过程中小花数量的变化。

在居群中随机选取 15 个成熟果序,统计小花数量,测量果序轴长度、果序最下一枚(第一枚)果实到最下一朵(第一朵)小花的距离。所得数据经过 SPSS 13.0 统计软件进行相关性分析(Bivariate Correlations),探索成熟花序小花数量与花序其他数量性状之间的相关性。

1.3 花序日开放小花数量及影响因素的观察和分析 在居群中随机选取 22 个不同植株、不同生长期的花序,挂牌标记,每天定时观察小花的开放数量,记录、拍照。连续观察 6 d,19 和 20 号花序在观察期间没有小花开放,其余花序均有小花开放;一共观察到 482 朵花的开放。所得数据采用 SPSS 13.0 进行方差分析(One - Way ANOVA),考察花序小花日开放数量(朵/花序·日)在不同花序、不同观察日之间的差异。采用交叉分组两因素无重复值的方差分析(Univariate),考察日和花序对花序日开放小花数量的影响,并进行多重比较(S - N - K)。

分别控制花序、观察日、温度和湿度、花序长度和宽度等因素的影响,对花序日开放小花数量(朵/花序·日)与开花当天的温度和湿度、花序长度和宽度等因素之间进行偏相关性分析(Partial Correlations),探索影响花序日开放小花数量的因素。

2 结果

2.1 花序的数量性状及变化 未开放的 10 个草果花序,花序小花数量的变化范围 46 ~ 92 朵/花序,平均值为 66.40 朵/花序。花序小花数量与花序其他数量性状的相关性分析表明:花序小花数量与最外一枚苞片宽、长,以及最外一枚鳞片宽有显著的相关性;与花序长度、花序宽、花序长宽比、总花梗、花轴、最外一枚鳞片长、最外一枚苞片长宽比之间没有显著的相关性(表 1)。

表 1 花序小花数量与花序其他数量性状相关性的分析

花序性状	苞片宽	鳞片宽	苞片长	花序长宽比	花序长度	花轴长	鳞片长	总花梗长	花序直径	鳞片长宽比	苞片长宽比
样本数 <i>n</i>	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
相关系数 <i>R</i>	0.657	0.648	0.646	0.584	0.577	0.569	0.532	0.508	0.458	0.264	-0.044
<i>P</i> 值*	0.039	0.043	0.044	0.076	0.081	0.086	0.114	0.134	0.184	0.461	0.904

* : Sig. (2 - tailed)

同一居群 10 个果序的小花数量的变化范围为 48 ~ 129 朵/花序,平均值为 89.60 朵/花序。方差分析表明小花数量在果序(成熟花序)和未开放的花序之间有显著差异($n=20$, $F=7.637$, $P=0.013$)。分析结果表明:花序在发育过程中小花数量不断增加,每个花序平均增加约 23 朵(89.60 - 66.40 = 23.2)。

15 个果序数量多态性状有一定差异,相关性分析表明:小花数量(朵/花序)与果序轴长度(cm)有显著的相关性($n=15$, $R=0.614$, $P=0.015 < 0.05$),与第一枚果实到第一朵小花的距离(cm)有极显著的相关性($n=15$, $R=0.670$, $P=0.006 < 0.01$)。

2.2 花序日开放小花数量及其影响因素 22 个不同植株的花序,每日开花数量最小值为 0 朵/花序·日,最大值为 15 朵/花序·日,平均值为 3.65 朵/花序·日。花序每日开放 3 ~ 4 朵的频率最高,为 32.58%,其次是 5 ~ 6 朵的频率,为 20.45%;1 ~ 2 朵的频率为 18.19%;1 ~ 6 朵的频率为 71.22%。因此,花序通常

每日开花的数量为 1 ~ 6 朵(图 1)。方差分析表明:22 个花序的每日开放小花数量有显著差异($n=132$, $F=1.790$, $P=0.028 < 0.05$)。

花序日开放小花数量(朵/花序·日)在 6 个观察日之间有差异,第一天最大,平均为 6.93 朵/花序·日,第二天最小,平均为 2.23 朵/花序·日(图 2)。方差分析表明:花序日开放小花数量在不同的观察日有显著差异($n=124$, $F=7.359$, $P=0.000 < 0.01$)。

同时考察花序和观察日对花序日开放小花数量的影响,对花序和观察日两个因素进行交叉分组无重复观察值的方差分析表明:校正模型 $F=2.070$, $P=0.005 < 0.01$,表明所用模型有统计学意义。观察日的 $F=2.673$, $P=0.026 < 0.05$,花序的 $F=1.927$, $P=0.016 < 0.05$,说明不同观察日和不同花序对花序日开放小花数量(朵/花序·日)均有显著影响结果。见表 2。

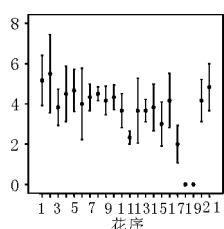


图1 不同花序日开放小花数量比较

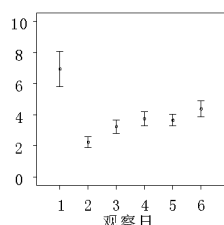


图2 不同观察日花序日开放小花数量(朵/花序)的比较

表2 不同观察日、花序对花序小花日开放数量得方差分析

变异来源	III 型平方和 SS	自由度 df	均方 MS	F 值	P 值*
校正模型	343.636 (a)	26	13.217	2.070	0.005
截距	1760.030	1	1760.030	275.688	0.000
观察日	85.333	5	17.067	2.673	0.026
花序	258.303	21	12.300	1.927	0.016
误差	670.333	105	6.384		
总和	2774.000	132			
校正总和	1013.970	131			

a R Squared = 0.339 (Adjusted R Squared = 0.175) * Sig. (2-tailed)

控制花序影响的偏相关性分析表明:花序日开放小花数量与开花当天最大湿度有极显著的负相关性($n = 129, R = -0.250, P = 0.004$)、与花序宽有极显著的正相关性($n = 129, R = 0.351, P = 0.000$)、与花序长有极显著的正相关性($n = 129, R = 0.257, P = 0.003$)。控制观察日影响的偏相关性分析表明:花序日开放小花数量与开花当天最大湿度有极显著的负相关性($n = 129, R = -0.264, P = 0.002$)、与花序宽有极显著的正相关性($n = 129, R = 0.390, P = 0.000$)、与花序长有极显著的正相关性($n = 129, R = 0.354, P = 0.000$)、与花序也有极显著的正相关性($n = 129, R = -0.285, P = 0.001$)。

控制温度、湿度影响的偏相关性分析表明:花序日开放小花数量与花序宽、花序长均有极显著的正相关性(表3)。控制花序长、花序宽、以及花序长宽比影响的偏相关性分析表明:花序日开放小花数量与开花当天最大湿度有极显著的负相关性($n = 127, R = -0.267, P = 0.002$)。

表3 控制温度和湿度的偏相关性分析

控制变量	相关性状	R (相关系数)	P 值*	df (自由度)
平均温度(°C)、最高温度(°C)、最低温度(°C)、平均湿度(%)、最大湿度(%)、最小湿度(%)	花序日开放小花数量(朵/花序·日)——花序长(cm)	0.370	0.000	124
	花序日开放小花数量(朵/花序·日)——花序长宽比	0.407	0.000	124

* Sig. (2-tailed)

3 讨论

对于未开放的花序,最外一枚苞片越宽,花序小花数量越多;

最外一枚鳞片越宽,花序小花数量越多;最外一枚苞片越长,花序小花数量越多。序小花数量与花序长、宽没有显著的相关性。开放以后,花(果)序轴越长,小花数量越多。草果花序自开放前到开放的发育过程中,花序轴延长和小花数量增加,小花数量与花序轴从没有显著相关性到有显著相关性的变化。通过测量最外一枚苞片和鳞片的宽度、花序长度,可以进行花序小花数量的比较。

草果花期可分为初花期、盛花期、末花期三个阶段,每天开放的小花数量在初花期和盛花期形成两个突出的高峰,在末花期为一个平缓的小峰^[13]。我们的观察在盛花期进行,其间草果不同植株的花序日开放小花数量之间显著差异,花序平均每天开放3~4朵小花,决大部分花序每天开放1~6朵小花。花序每天开放的小花数量受花序发育情况的影响,花序越长、直径越大,每天开放的小花数量越多。在野外观察中发现高湿度导致花朵凋谢后容易腐烂,起不到继续吸引访花昆虫的作用。环境湿度对花序每天开放的小花数量有极显著的影响,开花当天的最大湿度越大,花序日开放小花数量越少。这一现象也可能说明草果在花序日开放小花数量上表现出来的对环境变化的适应。遗传基因和环境湿度等生态因素影响花序每天开放的小花数量,使小花以一定的速率依次开放,对于结实率的提高有积极的意义。开花当天最大湿度是影响花序日开放小花数量的一个重要生态因子。草果不同花序的小花数量呈现丰富的多态性,花序在发育过程中小花数量显著增加,每个花序平均增加约23朵。草果花序在开放过程中花序轴不断延长,小花数量不断增加,并按一定的速率依次开放,这对于吸引昆虫传粉、增加受精机会是有利的。花序的小花数量与果序第一枚果实到第一朵小花的距离有极显著的正相关性;似乎提示小花数量多的花序在初开放时,小花不容易受精成功,花序第一朵受精成功的小花有后延的趋势。

参考文献:

- [1] Geber M A, Dawson T E, Delph L F. Sexual and Gender Dimorphism in Flowering Plants[M]. New York: Springer-Verlag, 1999: 33.
- [2] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学研究进展[J]. 科学通报, 2000, 45(3): 225.
- [3] Barrett SCH. The evolution of plant sexual diversity[J]. Nature Reviews Genetics, 2002, 3: 274.
- [4] Barrett SCH. The evolution of mating strategies in flowering plants[J]. Trends in Plant Science, 1998, 3: 335.
- [5] 张钦弟, 秦永燕, 安志鹏, 等. 濒危植物翅果油树种群传粉生物学研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(8): 1584.
- [6] Wu Z. -Y., P. H. Raven, eds. Flora of China. Vol. 24 (Zingiberaceae) [M]. Beijing: Science Press, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2000: 29.
- [7] 吴德邻, 蔡希陶, 童绍全, 等. 中国植物志(第16卷第2册) [M]. 北京: 科学出版社, 1981: 112.
- [8] 童绍全, 吴征镒, 陈书坤, 等. 云南植物志(第8卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 618.
- [9] 国家药典委员会. 中国药典[S]. 北京: 化学工业出版社, 2010: 222.
- [10] 国家中医药管理局《中华本草》委员会. 中华本草, 第10卷[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1999: 7759.
- [11] 徐国钧. 常用中药材品种整理和研究(第三册) [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1997: 398.
- [12] 王正昆, 杨延康. 草果栽培技术[M]. 昆明: 云南农业科技, 2006: 35.
- [13] 崔晓龙, 魏蓉城, 黄瑞复. 草果开花结实的生物学特性[J]. 西南农业学报, 1996, 9(1): 109.