



吉首蒲儿根的繁育系统及克隆构型

张洁^{1,3}, 陈功锡^{1*}, 徐亮¹, 邓涛², 周建军³, 张代贵^{1,3}, 孟明明³

(1 吉首大学/植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室, 湖南吉首 416000; 2 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 3 吉首大学 生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000)

摘要: 吉首蒲儿根是分布于武陵山区的稀有植物, 通过观察其花部特征和开花进程, 检测花粉活力、柱头可授性以及套袋实验对其繁育系统进行了研究, 并根据地下根茎构型、形态特征和地下根茎间的夹角分析了其克隆构型。结果显示: (1) 吉首蒲儿根种群花期一般为 45~50 d, 有不明显的二次开花现象, 单株花期为 10~22 d, 单个头状花序花期约为 3~5 d; 散粉时柱头高于花药筒, 形成花冠、药筒、柱头三者空间上的分离。(2) 吉首蒲儿根的杂交指数为 5, P/O 值为 3 188, 繁育类型属于专性异交, 异花授粉为主, 部分自交亲和, 需要传粉者。(3) 吉首蒲儿根地上平均含有 3.61 个分株和 4.74 个根茎数, 根茎间的分枝角度以 30° 为主, 地下根茎构型归属于密集型, 根状茎断裂是由于组织破碎引起的。研究认为, 为适应特殊的峡谷生境, 吉首蒲儿根形成了独特的适应策略, 先以克隆繁殖来占据生境中的有利地位, 后通过“集中开花模式”、雌雄异熟、产生大量花粉等方式来提高异交率, 以获得高质量的种子来拓展生境。

关键词: 吉首蒲儿根; 繁育系统; 克隆构型; 特殊生境; 适应

中图分类号: Q944.4; Q944.2 **文献标志码:** A

Breeding System and Clonal Architecture of *Sinosenecio jishouensis*

ZHANG Jie^{1,3}, CHEN Gongxi^{1*}, XU Liang¹, DENG Tao²,
ZHOU Jianjun³, ZHANG Daigui^{1,3}, MENG Mingming³

(1 Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization (Jishou University), Jishou, Hunan 416000, China; 2 Key Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 3 College of Biology and Environmental Science, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China)

Abstract: *Sinosenecio jishouensis* D. G. Zhang, Y. Liu & Q. E. Yang is a Critically Endangered (CR) species which is only distributed in Wuling Mountain areas. The breeding system of *S. jishouensis* was researched by observing floral morphology and dynamic, testing pollen viability and stigma receptivity, and bagging experiments. Clonal architecture was studied by field investigation and laboratory analysis: architectural form of rhizomes, configuration characteristics of rhizomes, and branching angle between rhizomes. The result shows that: (1) the flowering period of the *S. jishouensis* population lasted about 45–50 days and with inconspicuous second blooming. The life span of individual plant was usually about 10–22 days. For a single capitulum, it could last 3–5 days. The stigma was obviously higher than the anther tube when pollen dissemination. As a result, there is a spatial isolation of corolla, anther tube and stigma within the same floret. (2) The out-crossing index and pollen-ovule ratio of *S. jishouensis* were 5 and 3 188, respectively. The breeding system is obligate xenogamy, predominant in cross-pollination and fruit setting is depended on pollinators of this species. (3) The ramets and rhizomes per clone of *S. jishouensis* averaged 3.61 and 4.74, respectively. Branching angle between rhizomes usually was 30° . The architectural form of rhizomes of its spe-

收稿日期: 2014-11-28; 修改稿收到日期: 2015-03-24

基金项目: 国家自然科学基金(30770157); 湖南省重点学科建设项目(JSU0713Z21)

作者简介: 张洁(1986-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

* 通信作者: 陈功锡, 教授, 主要从事植物分类与区系地理、植物生态与植物资源学研究工作。E-mail: chengongxi2011@163.com

cies belongs to phalanx system for the branch distance of rhizomes is short, and the rhizome rupture is the result of the tissue piecing. Unique adaptive strategy had been formed for adapting to the special habitat. *S. jishouensis* used clonal reproduction to occupy habitats at first, and then took various measures to enhance cross-pollination rate for producing high-quality of seeds, such as mass-flowering, dichogamy, generating a large number of pollens etc.

Key words: *Sinosenecio jishouensis*; breeding system; clonal architecture; special habitat; adaption

繁育系统是指直接影响后代遗传组成的所有有性特征,主要包括花部综合特征、花部各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统^[1],它们与传粉者和传粉行为一起决定了植物后代的遗传组成和适合度,其中花部综合特征与交配系统是核心。濒危或稀有植物的繁育系统很可能具有一定特殊性,这对于该类植物的保护与管理、生物多样性研究具有重要意义^[2-3]。克隆构型系指克隆植物在空间内的分布格局^[4],它是克隆植物在其进化过程中形成的与其利用环境异质能力相关的性状,反映和指示出植物的生态适应对策^[5-6]。由于克隆植物构型与能量分配、生态对策、遗传多样性等进化生态学热点问题密切相关,因而对克隆植物构型的研究具有重要意义^[7]。

吉首蒲儿根 (*Sinosenecio jishouensis* D. G. Zhang, Y. Liu & Q. E. Yang) 是近年来发现的菊科蒲儿根属新物种。目前仅分布于武陵山区德夯峡谷内,为典型的峡谷生境专性种和稀有物种。根据 IUCN 物种红色名录濒危等级和标准 3.1 版,其濒危级别已达极危^[8]。吉首蒲儿根在系统分类上具有特殊性,其叶为椭圆状披针形、茎实心,形似千里光属植物;而花部结构和染色体数目又为典型的蒲儿根属特征,加上所处区域为蒲儿根属多样性分布中心地带之一^[9],因而对中国乃至全世界蒲儿根属植物系统发育研究都具有重要意义,也是探讨特殊生境物种多样性形成与分化适应机制的重要材料。

关于吉首蒲儿根的研究,李连春等^[10]发现不同光照强度对其生长有着显著影响;邓涛等^[11]对其繁殖生态特性做了初步观察并认为人类过度干扰、生境迅速退化及种子繁殖能力低是导致其濒危的主要原因;徐亮等^[12]发现吉首蒲儿根分布格局均为集群分布;周强等^[13-14]还研究了其光合生理生态特性;但对其繁育系统和克隆繁殖特性目前仍不清楚。实地调查发现,吉首蒲儿根仅有 3 个自然分布种群,生于海拔 300 m 左右的瀑布下、落水潭周边及河边阴湿地,仅仅分布于不超出水雾能够覆盖范围的狭窄地带。本研究拟对该物种花部特征进行观察,确定其繁育系统类型,为阐明其交配系统特性提供第一手

资料,并通过对其克隆构型进行初步研究,探讨该物种的繁殖生态规律以及适应对策,为特殊生境下物种多样性维持研究积累资料。

1 研究区自然概况

研究地点湖南省吉首市德夯峡谷 (109°30' ~ 110°04' E, 28°08' ~ 28°29' N), 地处云贵高原东缘的武陵山腹地,为中低山至丘陵地貌,母质为石灰岩和青砂岩,该地区西面喀斯特发育较完全,土壤以山地黄壤和青砂土为主。该区属亚热带季风湿润气候,四季分明,冬夏温差小,年平均温度 16~18 °C,无霜期 215~286 d,全年日照 1 000~1 400 h,年均降水 1 200~1 600 mm。在植物区系地理上,该区处于中国种子植物特有属分布 3 个中心之一的川东—鄂西中心和武陵山区的核心地带^[15-16],因具有独特的地理位置、地貌和复杂多样的自然环境条件,境内孕育并保存了丰富的植物多样性。植被类型主要为中亚热带常绿阔叶林,暖性针叶林及竹林^[17]。

2 研究方法

2.1 花部特征和开花进程观察

据 2009~2010 年调查,吉首蒲儿根在德夯风景区内仅有 3 个种群,分别位于流沙瀑布、雷公洞和夯峡瀑布群。将这 3 个种群全部作为观测点,其环境概况见表 1。为了解该物种的花部特征,在夯峡瀑布群对该物种单花开花进程及其单花的结构、颜色、气味等进行观察。每 2 d 观察 1 次花蕾,直到花朵开放。开放之后,每天观察 1 次,直到花朵脱落。每次观察,均注意记录花朵开放、花粉散出、柱头伸长的时间;记录柱头与花药的空间距离、花朵形状、大小、颜色及它们的时空动态。开花进程则选取 3 个种群作为研究对象,按照 Dafni^[18] 的标准描述吉首蒲儿根的开花进程。

2.2 杂交指数(out-crossing index, *OCD*)估算

在观测地点流沙瀑布选取干扰较少的个体 5 株,每株 5 个花序,用皮尺对花序直径、花朵大小进行测量,开花行为主要观察花瓣、雌蕊及雄蕊的发育情况以及花瓣枯萎的顺序,按照 Dafni^[18] 的标准进

表 1 各观测地点概况

Table 1 The background of each observation plot

观测地点 Observation plot	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	群落 Community
流沙瀑布 Liusha pubu	109°20'50"E, 28°17'28" N	365	西北 NW	草丛 Grass
雷公洞 Leigongdong	109°26'04"E, 28°12'50" N	355	东 E	次生灌丛 Secondary shrub
夯峡瀑布群 Hangxia pubuqun	109°25'34"E, 28°15'32" N	308	东北 NE	灌丛 Shrub

行繁育系统的评判。

2.3 花粉-胚珠比(pollen-ovule ratio, P/O)估算

2011年4月,在观测地点流沙瀑布随机采集刚开放而花药尚未裂开的花序数个,用 FAA 固定后带回实验室。返回实验室后选取大小基本一致、开花进程相同的花朵 5 个,参照 Dafni^[18]介绍的方法,将每朵花的雄蕊挤碎于含有染料(0.5%亚甲基蓝溶液)和去垢剂(0.1% Tween-20 溶液)的 70%乙醇溶液中,然后定容至 1 mL,制成花粉悬浮液,取 10 μ L 在血球计数板上并于显微镜下统计花粉数量,重复 6 次,计算出每一管状花的花粉数。每个头状花序测量 3 个管状花,共测量 5 个头状花序,取平均值。在体视显微镜下用解剖针划开心皮,统计每朵花的胚珠数。依据 Cruden^[19]的标准判定繁育系统类型。

2.4 花粉活力与柱头可授性检测

花粉活性测定参考 Dafni 等^[20]的 MTT 染色法。2011年4月,于盛花期随机取发育时期一致的花,在开花散粉时的-1、1、2、3……48 h 的管状花 5 朵,分别置于 5 个载玻片上,充分混合后用 MTT 染液染色,盖上盖玻片后置光学显微镜下观察并计数,每制片观测 5 个视野,被染成紫色为有活性花,未被染色则为无活性花粉。

有活性花粉百分比 = 被着色花粉数 / 观察花粉总数 $\times 100\%$

柱头可授性用联苯胺-过氧化氢法^[18]测定。于盛花期随机取发育时期一致的花,在开花散粉时的-1、1、2、3……48 h 的柱头各 10 枚,浸入载玻片中含有联苯胺-过氧化氢反应液(1%联苯胺:3%过氧化氢:水 = 4:11:22)中,置于光学显微镜下观察其柱头可授性。柱头周围呈蓝色并有大量气泡出现表明柱头具有可授性。

2.5 套袋实验设计

由于吉首蒲儿根去雄困难,仅利用硫酸纸袋和纱网进行套袋实验检测基本繁育系统。选择花序即将开放的植株,进行不同控制实验:(1)自然结实:不作任何处理,挂牌至结实;(2)开花前用硫酸纸袋(10 cm \times 15 cm)罩住整个花序,直至花凋落;(3)纱网

(网眼为 100 目,袋网大小为 15 cm \times 15 cm)罩住整个花序直到果实成熟。实验过程中用小木棍支撑纸袋和网袋,防止其因雨淋、风吹或重力等原因下坠对花序产生机械损伤,不定期检查纸袋和纱网的完好情况。每个处理标记 20 个花序,3 个观测点同步进行实验,最后定量统计各植株的结实情况。

2.6 克隆构型图绘制

2011年1~4月,在 3 个观测点分别随机挖掘 6~10 簇吉首蒲儿根植株,选取各簇株数无明显差异的无性系进行研究。先将吉首蒲儿根无性系洗净擦干,统计根茎数量和无性系分株数;后参照魏晓慧等^[21]的方法,用直尺、游标卡尺、量角器等测量根茎长度、直径、偏走角度(相邻两级根茎间的夹角,以主干为 1 级根茎,其上长出的根茎为 2 级根茎,依次类推),最后绘图得出每个无性系的根茎构筑图形。

2.7 间隔子变化过程观察

在挖掘无性系分株测量所需数据的同时,观察记录间隔子(即克隆片段)的外观形态变化(包括颜色、质地、形状变化等)并对不同时期的间隔子进行拍照。用常规石蜡切片,番红-固绿染色,中性树脂封片,徕卡 DM 2000 显微镜拍照,观察间隔子断裂过程中组织细胞的变化。

数据均用 SPSS 11.5 和 Excel 2003 分析作图。

3 结果与分析

3.1 花部特征和开花进程

吉首蒲儿根一般仅具单一花萼,由 5~20 个头状花序组成伞房花序,直径(8.92 \pm 1.14) cm,每个头状花序由(14.17 \pm 2.36)个舌状花及(45 \pm 7.62)个管状花组成;但约有 12%的个体花期具有 2~7 个花萼,头状花序最多可达 56 个;子房下位,有少量花蜜和轻微气味;舌状花黄色,管状花淡黄色;头状花序总苞绿色,直径(0.99 \pm 0.15) mm;每个头状花序由(14.47 \pm 2.36)个舌状花和(45 \pm 7.62)个管状花组成,开放后单个头状花序直径(12.93 \pm 0.36) mm;舌状花舌片长为(1.12 \pm 0.17) cm,宽(0.31 \pm 0.06) cm;管状花冠筒长(3.82 \pm 0.43) mm,直径

(2.29 ± 0.2) mm,顶端 5 裂;花药长圆形,长(1.46 ± 0.22) mm,花丝长(1.17 ± 0.22) mm;柱头长(4.37 ± 0.64) mm,顶端二裂(极少数三裂),开裂宽度(1.06 ± 0.2) mm;子房长(2.96 ± 0.12) mm。

吉首蒲儿根花序属于伞房花序,由若干个头状花序构成。每一头状花序上有数朵花,从中央花到边缘花先内后外开放。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(1~2 d),待舌状花舌片完全打开后(1~2 d),最外轮的管状花开始萌动,管状花被片完全打开需 30 min 左右,此后花药暴露并迅速伸长,高于花被片 2 mm 左右(约 10 min),0.5 h 后花药开始开裂,雌蕊尚未发育完全;散粉期——可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,然后花柱迅速伸长,推挤花粉伸出聚药雄蕊之外,花粉粒堆积于花药筒顶端,形成花冠、药筒、柱头三者在空间上的分离;雌蕊期——花药开裂 40 min 后,柱头开始不断伸长,20 min 后高于花药 1~2 mm,30 min 后顶端开始开裂,1 h 后顶端的二裂柱头展平,充分暴露受粉面以接收外界花粉,此时花药有黄色变为褐色,柱头上的花粉数逐渐增多;凋谢期——受精后,柱头萎蔫,外围的舌状花也逐步萎蔫,舌片下垂,最终掉落。其花形态功能特征见表 2。

每个管状花的花期为 5~8 h,以 7 h 出现频率最高;单个头状花序从 25%的管状花开放到 95%的

管状花凋谢为 3~5 d,以 4 d 最为常见。个体水平上,25%的头状花序开放到 95%的凋谢时间相差较大,为 10~22 d,以 15 d 出现频率最高;种群水平从第 1 个头状花序开放到最后一个凋谢需 45~50 d,有不明显的二次开花现象(图 1)。

如图 1 所示,各观测地点的始花时间基本相同,一般相差不超过 1~2 d,开花持续时间也基本一致,一般持续 30 d 以上,这可能与其花期内环境的温度、湿度有关。由图 2 知,各观测地点花期内平均温度为 $15.8\text{ }^{\circ}\text{C}$,最低为 $7.3\text{ }^{\circ}\text{C}$,最高为 $21.7\text{ }^{\circ}\text{C}$;平均湿度 82.33,最低为 59,最高达 91.7。开花数与温度具有较同步性的变化,随着温度的升高,开花数逐步增多,但随着盛花期(4 月 17 日)的到来,开花数不再随温度的升高而增加。

3.2 杂交指数和花粉-胚珠比估算

吉首蒲儿根的杂交指数结果见表 3。其花序直径约为 12.93 mm,记为 3;管状花为两性花,雄蕊先熟,记为 1;开花前,雌雄蕊空间距离短,随后花柱的伸长,柱头与花药空间分离,记为 1;因此,吉首蒲儿根的杂交指数等于 5。根据 Dafni^[18]提出的标准,其繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者。

吉首蒲儿根单花花粉量为 3 100~4 100 粒,平均为 3 188 粒,胚珠数为 1, P/O 比约为 3 188。根据 Cruden^[19]提出的标准,吉首蒲儿根属于专性异交类型(表 3)。

表 2 吉首蒲儿根花形态功能特征

Table 2 The floral morphology of *S. jishouensis*

观察项目 Observe item		观测结果 Result of observation	
		舌状花 Ligulate floret	管状花 Tubiform floret
花瓣发育状态 Petal development	颜色变化 Color changes	绿色→黄色→黄白色 Green→yellow→yellow white	绿色→黄色→黄绿色 Green→yellow→yellow green
	形状变化 Shape changes	伸长→卷缩 Stretch→rolling	合开裂 萎蔫 Closed→dehiscent→crimpling
	大小变化 Size changes	小→大 Small→big	小→大 Small→big
雄蕊发育状态 Stamen development	花丝长短 Filament length	短→长 Short→long	短→长 Short→long
	花药与柱头间距 Distance from anther to stigma	短→长 Short→long	短→长 Short→long
	花药与柱头位置 Position from anther to stigma	靠合→分离 Combine→isolate	靠合→分离 Combine→isolate
	花药开裂方式 Mode of anther dehiscence		纵裂 Longitudinal dehiscence
雌蕊发育状态 Pistil development	花柱长短 Style length	短→长 Short→long	短→长 Short→long
	形状 Shape	短→长 Short→long	棍棒状→开裂 Clavate→dehiscent
	柱头 Stigma	绿色→黄色→褐色 Green→yellow→brown	绿色→黄色→褐色 Green→yellow→brown
	位置 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 tubiform florets	由外至内 Centripetal	
气味 Smell	无 No	有 Yes	
分泌物 Nectar	无 No	有 Yes	

3.3 花粉活力和柱头可授性

吉首蒲儿根花粉活力在散粉后 2 h 最高,达 89.71%;6 h 后花粉活力迅速减半,为 54.87%,48 h 后花粉活力仅为 2.22%。散粉前 1 h 柱头活性较低,随后逐渐增高,散粉后 4 h 可授性达到最高,散粉 24 h 后柱头几乎没有可授性(表 4)。

3.4 套袋实验

套袋实验表明(表 5),吉首蒲儿根自然状态下

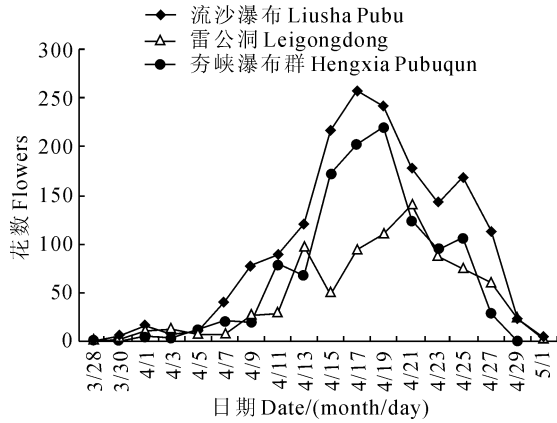


图 1 不同观测点的开花动态

Fig.1 Flowering dynamics of different observation plots

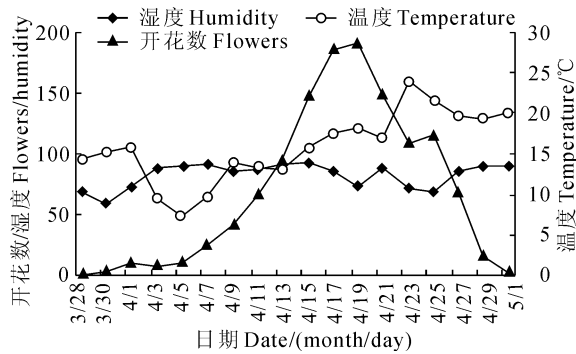


图 2 观测点花期日开花数、温度和湿度

Fig.2 The number of days blossom, temperature and humidity during florescence of observation plots

表 3 吉首蒲儿根杂交指数与花粉-胚珠比观测结果(平均值±标准差)

Table 3 The out-crossing index and pollen-ovule ratio of *S. jishouensis*(Mean±SD)

观测项目 Observe item	结果 Result	繁育系统类型 Type of breeding systems
单个头状花序直径 Single capitulum diameter	(12.93±0.36)>6 mm=3	
花药散粉和柱头可授期之间的时间间隔 Days between anther dehiscence and pollen received by stigma	雄性先熟=1 Protandry=1	异交、部分自交亲和、需要传粉者 Out-crossing, partially self-compatible, demanding for pollinators
花药与柱头之间的空间间隔 Distance between anther and stigma position	空间分离=1 Separated by space=1	
OCI 值 OCI value	5	
每朵花的花粉数 Pollen number per flower	3 188±394.50	
每朵花的胚珠数 Ovule number per flower	1	专性异交 Obligate xenogamy
花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio	3 188	

的结实率为 38.60%,套硫酸纸袋和尼龙网袋的结实率分别为 3.77%、5.36%。尽管无法判断每粒种子是无融合结实,还是自花授粉结实,但总体上能够确认吉首蒲儿根以异花异株授粉为主。因为,虽然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。联系到其种群开花率较高,平均达 82.42%,表明其以虫媒传粉为主,需要传粉者活动才能结实。

3.5 吉首蒲儿根的克隆生长特征和构筑型

吉首蒲儿根在自然生境中的克隆特征见表 6。其地下根茎能存活多年,生于距地面 3~5 cm 的土层中或碎石堆间隙中,根茎上有潜伏芽,一定时间后由潜伏芽上发生无性系分株。地上分株最多有 10 个,最少有 2 个,平均含有 3.61 个,地下根茎最多有 14 个,最少有 3 个,平均为 4.74 个;其地下根茎总长度最长可达 36.90 cm,最短为 2.40 cm,平均为

表 4 吉首蒲儿根的花粉活力及柱头可授性

Table 4 Pollen viability and stigma receptivity of *S. jishouensis*

散粉时间 Hours after pollen shedding/h	花粉活力 Pollen viability/%	柱头可授性 Stigma acceptability
-1	5.10	-
0	13.69	-
1	16.58	+
2	89.71	++
4	61.86	+++
6	54.87	++
8	32.02	++
24	6.41	+
48	2.22	-

注: + 示柱头具可授性; ++ 示柱头具较强可授性; +++ 示柱头具可授性最强; - 示柱头不具可授性。

Notes: + means stigmas have receptivity; ++ means stigmas have higher receptivity; +++ means stigmas have highest receptivity; - means no-receptive stigma.

11.84 cm;单个地下根茎最长达 10.00 cm,最短 1.20 cm,平均为 3.69 cm,从表 6 可以看出,吉首蒲儿根的分株数和根茎数都较少,根茎较短。在所调查的基株形态特征中,变异系数都较大,其中根茎总长度的变异最大,为 63.36%。

据野外观察,吉首蒲儿根的克隆系构筑型呈现“倒 T”型、“L”型、“V”型,甚至相互交叉呈“X”型等多种形态(图 3),其中以“V”类型最为常见(图 3, b)。根据 Bell^[22]所述的植物根茎 3 种分枝系统中的线性系统,结合表 6 数据特征,认为吉首蒲儿根各分枝间距离小,克隆构型应归于密集型。

3.6 地下根茎间夹角

分枝角度决定着无性系分株在生境中的放置模式,潜在地影响着种群的动态变化^[23]。在所调查的 63 株吉首蒲儿根中,地下根茎分枝角度中小于 30°的有 2 株,30°有 21 株,40°有 7 株,50°有 4 株,60°有 11 株,70°有 5 株,80°有 3 株,90°有 10 株(图 4)。统计发现,其地下根茎间的分枝角度较为稳定,以 30°所占的比例最高,60°和 90°次之,其他夹角所占比例

很小。此外,调查发现吉首蒲儿根几乎全为 1 级分枝,没有发现 2 级分枝。

3.7 间隔子的变化

3.7.1 外部形态变化 正常生长的间隔子一般呈黄绿色(图 5, a),质地硬脆;断裂前,间隔子一侧开始变黑,接着黑色逐渐加深并扩展至整个间隔子先端(图 5, b);随后,颜色则由黑色变成深褐色,同时间隔子先端逐渐变成空心(图 5, c),最后发生断裂(图 5, d)。断裂可以发生在根状茎的中部或者分枝处,如果发生在中部(图 5, b),则形成 2 个独立的克隆植株,如果断裂发生在根状茎的分枝处(图 5, a, c, d),则可形成数个独立的克隆植株。

3.7.2 内部组织形态变化 在吉首蒲儿根间隔子断裂过程中,随着将要断裂的部分逐渐变黑,在组织学上也发生了相应的变化。正常状态下的根状茎如图 6, a,当间隔子的一侧开始发黑时,表皮下的皮层细胞和维管束细胞开始破碎(图 6, b);随着黑色逐渐加重,皮层细胞几乎全部破碎并开始出现内陷,后在皮层和维管组织之间形成一断层(图 6, c);随后,

表 5 吉首蒲儿根套袋实验结果

Table 5 The test results of emasculation of *S. jishouensis*

授粉方式 Pollination mode	样本量 Samples	有效样本 Effective samples	结实数 No. of fruit-setting	结实率 Fruit-setting ratio/%
自然传粉 Open pollination	60	57	22	38.60
不去雄,套纸袋 Unemasculatation, paper bagged	60	53	2	3.77
不去雄,套网袋 Unemasculatation, dilly bagged	60	56	3	5.36

表 6 吉首蒲儿根在自然生境中的克隆生长特征

Table 6 The clonal growth characteristics of *S. jishouensis* in natural habitats (n=40)

基株特征 Genet characteristic	平均值 Mean±SE	分布范围 Range	变异系数 CV/%
分株数 Number of ramates	3.61±0.23	2-10	49.54
根茎数 Number of rhizomes	4.74±0.30	3-14	47.46
根茎总长度 Total rhizome length	11.84±1.19	2.40-36.90	63.36
单个根茎平均长度 Mean length of individual rhizome	3.69±0.30	1.20-10.00	51.4

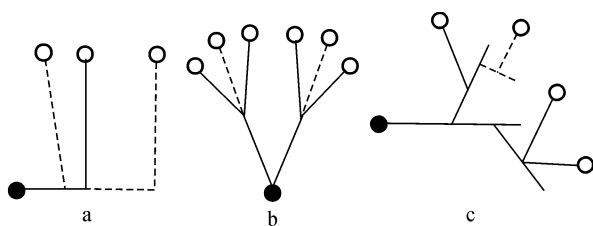


图 3 吉首蒲儿根地下根茎的构筑示意图

●. 基株;○. 无性系分株;—/-/. 根茎
Fig. 3 Diagram of rhizome architectural forms of *S. jishouensis*
●. Parent plant;○. Ramet;—/-/. Rhizome

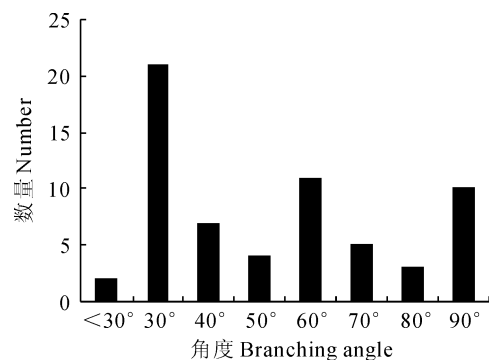


图 4 吉首蒲儿根地下根茎的分枝角度(n=63)

Fig. 4 Branching angle of rhizome of *S. jishouensis*(n=63)

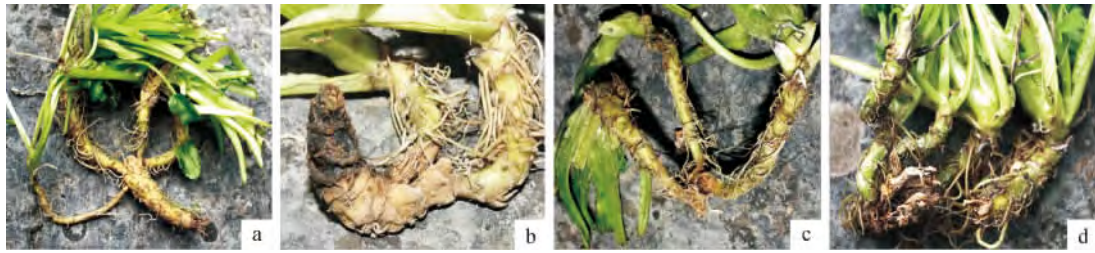


图5 间隔子的外观形态变化

a. 正常间隔子; b. 间隔子变黑; c. 间隔子变空心; d. 间隔子断裂

Fig. 5 The appearance morphology changes of spacers

a. Normal spacer; b. Spacer turn to black; c. Spacer turn to hollow; d. Spacer fractured

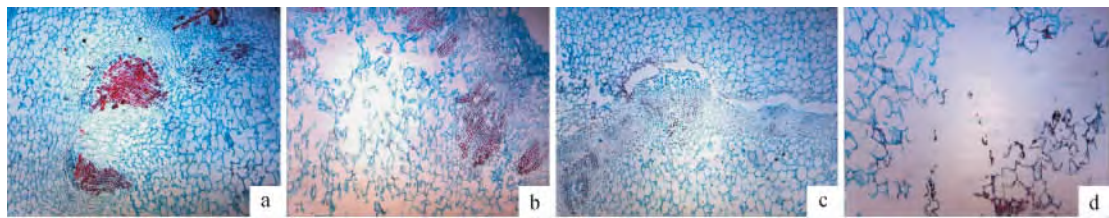


图6 间隔子组织结构变化, ×200

a. 正常间隔子结构; b. 皮层细胞破碎; c. 出现断层; d. 髓细胞破碎

Fig. 6 The organization structure changes of spacers, ×200

a. Normal structure of spacer; b. Cortical cell disruption; c. Faultage appeared; d. Myelocyte disruption

韧皮部、形成层所有细胞及木质部细胞也开始破裂,髓部细胞几乎全部破碎(图6, d);最后,间隔子整个根状茎成为中空状,一段时间后发生断裂。

4 讨论

4.1 吉首蒲儿根的繁育系统类型及其适应性

花冠形态特征的性表达多样性是造成传粉表达形式高度多样性的主要原因^[24]。从吉首蒲儿根花部综合特征看,其表现出对虫媒传粉的适应性:头状花序进一步构成伞房花序、花序中花数较多、舌状花舌片较大、颜色鲜艳、具蜜腺、柱头面积大等。植物开花时间可以在多方面强烈影响其生殖成功^[25],这种影响可能是个体、种群及物种间因素所造成的^[26]。因此,开花物候也被认为是一个很重要的适合度因子^[27]。吉首蒲儿根3个群体的物候曲线表现出正偏性,均具有一个明显的峰值,且群体中个体开花同步性较高,表明吉首蒲儿根的开花属于“集中开花模式”,这与前文报道的初步观察结果相吻合^[11]。一般认为,这种“集中开花模式”将有助于物种吸引更多的传粉昆虫,从而有利于传粉成功^[28]。作为一种稀有、濒危物种,吉首蒲儿根野外的数量有限,且分布区域狭窄,这种“集中开花模式”无疑有助于其吸引更多的传粉昆虫,有利于传粉成功。

在环境条件苛刻或不稳定,传粉昆虫少的生境

中(如高山),很多植物交配系统有由远交向自交方向演化的趋势^[29]。吉首蒲儿根生于峡谷瀑布下或溪沟边,生境内高湿(水雾弥漫)和多风(峡谷风)等因素对其传粉媒介的活动产生了十分不利影响,理论上其繁育系统应以自交为主或占优势。但本研究显示,吉首蒲儿根杂交指数(*OCI*)为5,繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者;*P/O*比约为3 188,繁育系统归于专性异交类型;套袋实验结果显示其自然条件下以异花传粉为主、虫媒,这也有前文报道发现6种传粉昆虫相佐证^[11]。综合分析*OCI*、*P/O*和套袋实验结果认为吉首蒲儿根繁育系统应属于混合交配系统,但更倾向于异交。究其原因,一方面吉首蒲儿根属于典型的雌花两性花同株植物^[30],这种特殊的花序能使传粉昆虫的运动方式由外向内,促使边缘的雌花由于被访花的传粉者优先访问其异交率就会增大^[31],同时其边缘雌花不产生花粉,亦降低了落置在柱头上的自交花粉的比例,从而有利于提高异交率^[32]。另一方面,吉首蒲儿根自身也形成了与异交相适应的特性,首先,雄蕊先于雌蕊成熟,花开后柱头高于药筒,形成花冠、药筒、柱头三者空间上的分离;其次,花粉活力在散粉后2 h就达到最高,随后迅速降低,48 h时后几乎没有活性,而柱头的可授粉性在散粉后4 h最强,48 h时后亦没有可授性。我们认为花粉活力和柱头可授性仅

在短时间内有活性,也可在一定程度上避免了与同株间高活性的花粉活力和柱头接触,从而降低自交率,以产生高适合度的种子。

4.2 吉首蒲儿根的克隆繁殖特征及其适应性

克隆植物是一个具有分株、克隆片段和基株等层次的等级结构系统^[33-35],正是由于这种等级结构性,克隆植物对环境条件的反应格局在基株与分株水平上存在差异^[36]。克隆植物可通过减少间隔子长度,增加分枝,增强对有利生境的利用,通过延长根茎节间长度,逃避不利生境^[37]。吉首蒲儿根生境内水源丰富,有机质、氮含量高,其根茎分株数和根茎分枝均较多,分别为(3.61±0.23)个和(4.74±0.30)个,而无性系小株间隔较小,仅为(3.69±0.30)cm。此外,其克隆构型归属于密集型,构筑图多呈“V”型,分枝夹角以30°为主。这种克隆特征有助于其充分利用小范围内的丰富资源,从而利于它在异质性环境中生存和扩大种群,并成为生境中的优势种类。

伴随着克隆生长,基株的死亡风险被分摊到各个克隆分株或分株系统,从而具有进化上的优势^[38]。自然生境中,吉首蒲儿根种群以克隆繁殖为主,每一个无性系都呈密集的丛状分布,而通过间隔子彼此相连。克隆分株间间隔子的早期断裂似乎是一种基株风险分摊对策^[39]。同时,由于生理整合作用,使营养物质通过间隔子在无性系间进行转移,到一定时间后,根茎断裂,形成多个无性系片段,并以此为始点开始新的无性系扩散^[40]。吉首蒲儿根根

茎上的潜伏芽一定时间后能生长成无性系小株,新产生的无性系小株通过间隔子与母株相连,间隔子生长到一定程度后能自动发生断裂,从而分离出相对独立的2个(或多个)自然个体,在降低了基株投资风险的同时,断裂的分株能随着斜坡和瀑流传播扩散,借助于峡谷陡峭地势,占据和使用更多有效资源、开拓新的生境,从而有利于种群延续和扩大。

4.3 吉首蒲儿根在特殊生境下生态适应对策

在自然条件下,许多植物兼有性生殖和营养繁殖两种方式,二者在个体水平上均表现为占据新的生境,但在适应策略上却有所不同。种子繁殖产生的个体主要依靠自身能力去生存,在对不同环境的适应能力方面存在着优越性^[41],克隆繁殖产生的个体与母体之间仍然有物质信息传递,在无干扰或干扰强度较弱的环境中处于激烈的竞争状态。竞争中,克隆分株比种子形成的幼苗更容易成活,营养繁殖在选择上占优势^[42]。自然状态下,吉首蒲儿根克隆繁殖占优势,兼有有性繁殖方式,反映了峡谷瀑布特殊生境植物的生存动态和生态适应对策。一方面,吉首蒲儿根形成以异交为主的混合交配繁育系统,以便产生竞争力强或适合度高的后代,有利于扩大其种群生存范围;另一方面,对于以小居群形式存在的物种而言,近交是不可避免的^[43],这就导致其种子萌发率极低。为此,吉首蒲儿根通过基株产生大量克隆分株,每一个克隆分株自动断裂后又能够占据一定空间,以此确保其在生境中的有利地位,为其自身生存和维持种群提供保障。

参考文献:

- [1] WYATT R. Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems[M]//REAL L. Pollination Biology. Orlando, Academy Press, 1983.
- [2] XIAO Y A(肖宜安), HE P(何平), LI X H(李晓红). Floral syndrome and breeding system of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2004, **28**(3): 333-340(in Chinese).
- [3] ZHANG R B(张仁波), DOU Q L(窦全丽), HE P(何平), et al. Study on the breeding system of the endangered plant *Euonymus chloranthoides* Yang[J]. *Guihaia*(广西植物), 2006, **26**(3): 308-312(in Chinese).
- [4] SAMPAIO M C, PERISSÉ L E, DE OLIVEIRA G A, et al. The contrasting clonal architecture of two bromeliads from sandy coastal plains in Brazil[J]. *Flora*, 2002, **197**(6): 433-451.
- [5] LOVETT D L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats[J]. *Journal of Ecology*, 1981, **69**(3): 743-755.
- [6] SCHMID B. Spatial dynamics and integration within clones of grassland perennials with different growth form[J]. *Proceedings of the Royal Society of London*(Series B; Biological Sciences), 1986, **1** **251**(228): 173-186.
- [7] CHEN SH(陈尚), LI Z ZH(李自珍), WANG G(王刚). Advances in researches of growth form of the clonal plant[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 1997, **16**(4): 59-63(in Chinese).
- [8] ZHANG D G, LIU Y, YANG Q E. *Sinosenecio jishouensis* (Compositae), a new species from north-west Hunan, China[J]. *Botany Studies*, 2008, **49**(3): 287-294.
- [9] JEFFREY C, CHEN Y L. Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae*(Compositae) of eastern Asia[J]. *Kew Bulletin*, 1984, **39**(2): 205-446.
- [10] LI L CH(李连春), CHEN G X(陈功锡), et al. The growth influence about new species *Sinosenecio jishouensis* under three different light intensities[J]. *Sunyatsen University*(Nat. Sci. Edi. Med.) (中山大学研究生学刊·自然科学、医学版), 2010, **31**(3): 75-81(in Chinese).

- [11] DENG T(邓 涛), CHEN G X(陈功锡), ZHANG D G(张代贵), *et al.* The reproductive ecological characteristics of *Sinosenecio jishouensis* (Compositae) and its endangerment mechanisms[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(15): 4 318—4 326(in Chinese).
- [12] XU L(徐 亮), CHEN G X(陈功锡), LIU H J(刘慧娟), *et al.* Characteristics of soil nutrients and distribution pattern of *Sinosenecio jishouensis* population[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(8): 1 664—1 670(in Chinese).
- [13] ZHOU Q(周 强), XIANG F(向 芬), TIAN X R(田向荣), *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic apparatus in *Sinosenecio jishouensis*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2014, **3**(7): 1 404—1 410(in Chinese).
- [14] XIANG F(向 芬), ZHOU Q(周 强), TIAN X R(田向荣), *et al.* Leaf morphology and PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sinosenecio jishouensis* in different habitats[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(2): 337—344(in Chinese).
- [15] 应俊生, 张玉龙. 中国植物特有属[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [16] CHEN G X(陈功锡), LIU SH B(刘世彪), AO CH Q(敖成齐), *et al.* On endemic genera to China of spermatophytic flora from Mt. Wulingshan region[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2004, **24**(5): 865—871(in Chinese).
- [17] CHEN G X(陈功锡), DENG T(邓 涛), ZHANG D G(张代贵), *et al.* Preliminary study on floristic characteristics and ecological adaptability of vascular plants in the special eco-environment of canyon in Dehang, Hu'nan[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2009, **29**(7): 1 470—1 478(in Chinese).
- [18] DAFNI A. Pollination Biology, a Practical Approach[M]. New York: Oxford University Press, 1992.
- [19] CRUDEN R W. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, 1977, **31**(1): 1—6.
- [20] DAFNI A, KEVAN P G, HUSBAND B C. Practical Pollination Biology[M]. Cambridge: Enviroquest Ltd. Press, 2005.
- [21] WEI X H(魏晓慧), YIN D SH(殷东生), ZHU N(祝 宁). Clonal architecture of *Physocarpus amurensis* in natural conditions[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2007, **31**(4): 625—629(in Chinese).
- [22] BELL A D. Branching pattern: the simulation of plant architecture[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1979, **81**(2): 351—375.
- [23] SHAN B Q(单保庆), DU G ZH(杜国祯), LIU ZH H(刘振恒). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, **24**(1): 46—51(in Chinese).
- [24] PROCTOR M, YEO P, LACK A. The Natural History of Pollination[M]. London: Harper Collins Press, 1996.
- [25] RATHCKE B, LACEY E P. Phenological patterns of terrestrial plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, **16**: 179—214.
- [26] BRONSTEIN J L. The Plant-Pollinator Landscape[M]//HANSSOS L, FAHRIG L, MERRIAM G. Mosaic Landscapes and Ecological Processes. London: Chapman & Hall. Press, 1995.
- [27] O'NEIL P. Selection on flowering time: an adaptive fitness surface for nonexistent character combinations[J]. *Ecology*, 1999, **80**(3): 806—820.
- [28] BUIDE M L, DIAZ-PEROMINGO J A, GUITIAN J. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb[J]. *Vegetatio*, 2002, **163**(1): 93—103.
- [29] ESCARAVAGE N, FLUBACKER E, PORNON A, *et al.* Stamen dimorphism in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae): development and function[J]. *American Journal of Botany*, 2001, **88**(1): 68—75.
- [30] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [31] WILLSON M F. Plant Reproductive Ecology[M]. New York: John Wiley and Sons Press, 1983.
- [32] BERTIN R I, KERWIN M A. Floral sex ratios and gynomonoeicy in Aster (Asteraceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1998, **85**(2): 235—244.
- [33] ERIKSSON O, JERLING L. Hierarchical Selection and Risk Spreading in Clonal Plants[M]//VAN GROENENDAEL J, DE KROON H. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. The Netherlands: The Hague, SPB Academic Publishing, 1990.
- [34] DONG M, DURING H J, WEGER M J A. Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb, *Trientalis europaea* L. [J]. *Plant Ecology*, 1997, **131**(2): 233—239.
- [35] VUORISALO T, TUOMI J, PEDERSEN B. Hierarchical Selection in Clonal Plants[M]//DE KROON H, VAN GROENENDAEL J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Netherlands: Bachbuys Press, 1997.
- [36] HE W M(何维明), DONG M(董 鸣). Ramets and genets in the tillering clonal herb panicum miliaceum in hierarchical response to heterogeneous nutrient environments[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(2): 169—175(in Chinese).
- [37] MACEK P, LEPS J. The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L[J]. *Plant Ecology*, 2003, **168**(1): 31—43.
- [38] COOK R E. Growth and Development in Clonal Plant Population[M]//JACKSON J B C, BUSS L W, COOK R E. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985.
- [39] DONG M(董 鸣). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: Risk-spreading[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1996, **20**(6): 543—548(in Chinese).
- [40] ROILLO S R, RETUERTO R. Presence of developing ramets of *Fragaria vesca* L. increases photochemical efficiency in parent ramets [J]. *International Journal of Plant Science*, 2005, **166**(3): 795—803.
- [41] ZHONG ZH CH(钟章成) Reproductive strategies of plant populations[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 1995, **14**(1): 37—42(in Chinese).
- [42] GRIME J P. Plant Strategies and Vegetation Processes[M]. Chichester: John Wiley and Sons Press, 1979.
- [43] HE Y P(何亚平), LIU J Q(刘建全). A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2003, **27**(2): 151—163(in Chinese).

(编辑:潘新社)