云 南 植 物 研 究 2002, **24** (2): 222~ 228
Acta Botanica Yunnanica

黄花杓兰的花芽发育*

翁恩生, 胡 虹**, 李树云, 黄家林
(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 对黄花杓兰 (*Cypripedium flavum* P. F. Hunt et Summerh.) 成年植株做了一个生长季的研究, 提出了一年芽、二年芽和多年休眠芽的概念。指出由芽形成到植株开花需两年时间, 其具体发育路线是: 第一年 6~ 7 月份, 根状茎顶端二年芽基部外侧有两个新的小芽产生, 即“一年芽”, 至 9~ 10 月份发育出 7~ 9 片幼叶, 然后随气温下降停止生长; 第 2 年 4 月份复苏, 即为“二年芽”, 二年芽在本生长季内发育成混合芽, 但一般情况下只有一个充分发育, 另一个未能充分发育并且一般将来也不再有发育的机会, 被称为“多年休眠芽”; 第 3 年 5 月份充分发育的二年芽长出地面, 形成植株, 迅速开花、结果, 至 9 月底植株枯萎。本文还讨论了黄花杓兰发育过程与环境的关系。

关键词: 黄花杓兰; 花芽; 高山植物
中图分类号: Q 945 文献标识码: A 文章编号: 0253- 2700(2002) 02- 0222- 07

Differentiation of Flower Bud of *Cypripedium flavum*

WENG En-Sheng, HU Hong**, LI Shu-Yun, HUANG Jia-Lin
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract: *Cypripedium flavum* P. F. Hunt et Summerh. is an alpine perennial herb growing in Northwest Yunnan, China. The study on differentiation of its flower bud has been carried out. The results show that the process from bud formation to completion of floral organs differentiation lasts two years, and dormant buds can be subdivided into one-year buds, two-year buds and perennial dormant buds by their different developmental phases. From early June to July of the first year, two one-year buds emerge from the lateral base of the two-year bud and differentiate 7 to 9 spires before October and lay dormant in winter. In the next year, they (called 'two-year buds' now) start to grow in late April, and differentiate floral organs in summer. During this period, two new one-year buds develop. After this, usually only one of the two-year buds continue growing. The other one lay dormant and usually do not develop again. It is called 'perennial dormant bud'. At the end of second growth season, an entire mix bud which contains spires, sepals, petals, stamina and pistils occours. In the third year, it's growth commences as the weather become warmer in late spring. The plants flower in May and fruit in June, and wither from September to October. The developmental process of the buds shows an adaptive mode in alpine regions.

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目
** 通讯联系人 Author for correspondence, E-mail: huhong @ 163. net
收稿日期: 2001- 04- 03, 2001- 05- 29 接受发表
作者简介: 翁恩生 (1976-) 男, 河南人, 在读硕士研究生, 主要从事植物生长发育的研究。
© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://ww

Key words: *Cypripedium flavum*; Flower bud; Alpine plant

滇西北高海拔地区 (3 000 m 以上) 气候冷凉, 日辐射强, 气温日差较大, 植物生长季节短。生长在高山地区的植物一般有着特殊的结构特征、发育过程及生理生态适应机制 (Tranquillini, 1964)。当前, 对高山植物适应机制的研究主要集中在它们的抗寒、抗旱机制及特殊的光合和呼吸作用过程上 (卢存福等, 1998, 2000)。国外有人对高山植物的生长发育过程做过研究 (Diggle, 1997), 但国内未见相关报道。

黄花杓兰 (*Cypripedium flavum* P. F. Hunt et Summerh.) 分布在云南西北部、西藏东南部、四川、甘肃南部和湖北西部 (房县) 的高海拔 (1 800~ 3 450 m) 地区, 是一种典型的多年生高山草本植物。它花形奇特花色艳丽, 适于观赏。但对它的高山气候适应机制了解很少。

已有的研究结果指出一些杓兰从种子萌发到植株开花需 3~ 5 年, 个别情况下甚至长达 16 年 (Cribb, 1997); 成年杓兰开花需要经低温处理 (Olver, 1981), 并且植株能否开花与植株的大小和营养状态密切相关 (Primack 等, 1998)。但目前尚无黄花杓兰方面的相关报道。黄花杓兰引种到昆明地区后往往出现一或两年后不能开花的现象, 从而影响了该植物的成功引种。本工作探讨了成年黄花杓兰花芽产生过程及其与环境的关系, 可以为它的引种栽培提供借鉴, 也可以加深对该植物适应高山环境机制的了解。

1　环境、材料与方法

1.1　材料采集地的环境

地理位置　云南省中甸县纳帕海位于东经 99°35′, 北纬 27°47′, 海拔 3 300 m。

气温及地温 (图 1)　根据中甸县中心镇气象资料 (海拔 3 276 m, 距采样地约 10 km), 该地年平均气温仅 5~ 8℃, 大于 10℃的时间为 120 d 左右, 平均最低气温大于 0℃的时间 160 d 左右。且气温日差较大, 天气多变。5 cm 地温平均比同时期气温高 3~ 4℃, 冻土时间从 10 月下旬始至翌年 4 月下旬止, 约 120 d 左右。

降水 (图 2)　年降水量 600~ 700 mm, 一年中分布极为不均, 其中 6~ 9 月份的降水占全年总量的 70% 以上, 有明显的旱季与湿季之分, 且湿热基本同步。

实验材料来源　云南省西北部中甸县纳帕海附近黄花杓兰 (*C. flavum*) 种群的成年植株。从 4 月份至 10 月份, 每 40 d 左右采集一次根状茎顶端芽, 称重、量取长度和直径后入 FAA 固定液固定。

石蜡切片制作　石蜡切片制作按照李正理 (1996) 方法进行。切片厚度 10~ 15 μm, 铁矾苏木染色, 橙红 G 复染。每阶段切 4~ 7 个芽。

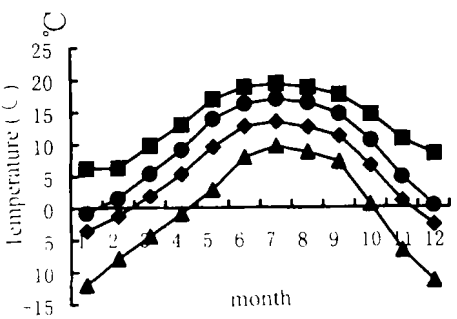


图 1　中甸气温和 5 cm 地温年变化

—●—: 平均最高气温　—◆—: 平均地温 (5 cm)

—■—: 平均气温　—▲—: 平均最低气温

Fig. 1　Monthly variation of air and 5cm ground temperature in Zhongdian

—●—: Mean maximum temperature of air

—◆—: Mean ground temperature (5cm)

—■—: Mean temperature

—▲—: Mean minimum temperature of air

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://ww

二年芽的生长速度 6 月至 10 月，取根状茎顶部两个二年芽中充分发育的一个，统计它们的长度和重量，根据 6~ 20 个芽计算平均值、变异系数。

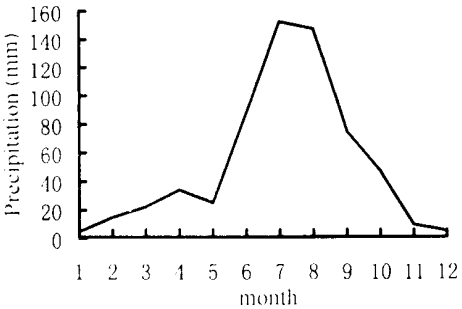


图 2 中甸各月降水量

Fig. 2 Monthly rainfall in Zhongdian

2 结果与分析

2.1 黄花杓兰芽的名称和相对位置

杓兰根状茎上的芽一般被称为休眠芽。在本文中，根据它们发育期的不同将其细分为“一年芽”、“二年芽”和“多年休眠芽”。

9 月份的成年植株根状茎顶端可见两个芽，称之为‘二年芽’。这两个二年芽一般仅一个充分发育，少数情况下两者都充分发育 (图 3)。充分发育的二年芽是一个混合芽，由数片芽鳞包被，含 7~ 9 片幼叶，顶部是一完整的花结构，基部外侧，有两小芽，称为‘一年芽’，这两个一年芽位于不同层的芽鞘之下，一般相差一层。

未充分发育的二年芽的结构与充分发育的二年芽结构类似，但发育不完全。一般情况下它将来也不再发育，因此我们又将它称为‘多年休眠芽’，图 3: d 即示一个 3 年后仍保持原形态的多年休眠芽。多年休眠芽一般随老龄根状茎的枯萎而死亡。

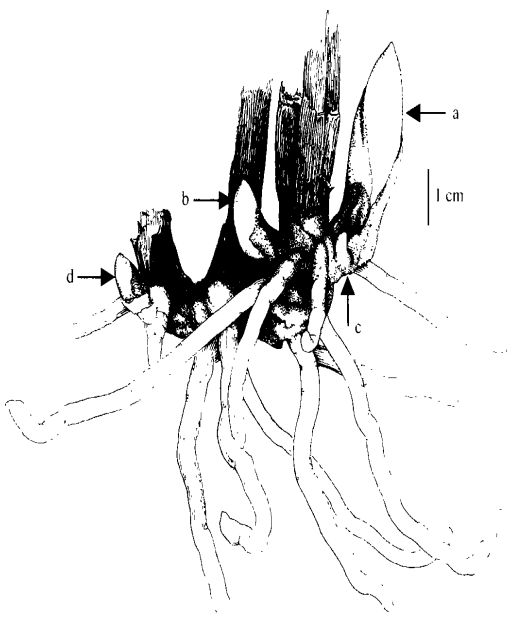


图 3 芽的位置关系

a. 充分发育的二年芽 b. 未充分发育的二年芽 c. 一年芽 d. 多年休眠芽

Fig. 3 Positions of various buds on rhizome of *Cypripedium flavum*

a. the well developed two-year bud b. the poorly developed two-year bud c. the one-year bud

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://ww

2.2 休眠芽的发育过程

第一年 6 月初, 二年芽基部外侧形成两个小芽, 约呈 120° 排列。(图版 I: 1, 示其中一个)。7 月份时, 已有 2~ 3 层芽鞘包被, 并分化出数枚幼叶 (图版 I: 2); 至 9 月份, 已长出 7~ 9 片幼叶 (图版 I: 3)。此后, 气温下降, 芽休眠以越冬。

第二年春末 (4 月底), 芽开始生长, 与去年进入休眠状态前的一年芽相比, 此时芽的生长锥稍显肥大, 边缘有两突起, 为萼片原基 (图版 I: 4)。

6 月初, 又分化出了花瓣原基和雄蕊原基, 并分化出了两个新的一年芽 (图版 I: 5, 示其中一个); 至 6 月中旬, 一些芽的花萼、花瓣和雄蕊已清晰可见 (图版 I: 6)。此时, 两个二年芽的大小尚无明显区别。

7 月份, 分化出了子房, 并有胚珠发育 (图版 I: 7)。

9~ 10 月份, 二年芽继续长大, 一般情况下一个生长迅速而另一个较为缓慢。

充分发育的二年芽生长数据如表 1 所示。

表 1　黄花杓兰充分发育二年芽的生长数据

Table 1　The Data of Growth of Mature Second-year Buds of Cypripedium flavum

采芽时间 Collecting Time	芽数目 Number of Buds	平均芽长 (cm) Mean Length of Buds (cm)	变异系数 Coefficient of Variation	平均芽重 (g) Mean Weight of Buds (g)	变异系数 Coefficient Variation
6 月 12 日 12, Apr	6	0.17	29.3%	0.09	38.2%
7 月 26 日 26, Jul	16	1.53	13.7%	0.38	45.9%
9 月 6 日 6, Sep	20	1.7	32%	0.56	78.6%
10 月 5 日 5, Oct	18	2.74	26%	1.07	51.3%

可以看出, 芽长和芽的重量在整个生长季内增加很快, 且 9~ 10 月份, 花器官分化完成后, 仍有很大的增加。同时期芽的个体差异很大。

2.3 植株生长及成年植株生长发育周期

黄花杓兰植株一般丛生于山地斜坡上的树阴下, 每天约有半天时间可接受光照。4 月末 5 月初, 充分发育的二年芽长出地面形成植株, 2~ 3 周后开花, 花期约 2 周。开花时间因海拔高度和生境不同而有早晚。授粉后, 果实 9 月初成熟, 随后植株枯萎。

通过上述解剖和观察结果可以总结出成年黄花杓兰的生长发育路线: 第 1 年 6~ 7 月份, 根状茎顶端二年芽基部外侧有两个新的小芽产生, 即“一年芽”, 至 9~ 10 月份一年芽发育出 7~ 9 片幼叶, 然后随气温下降停止生长; 第 2 年 4 月份复苏, 即为“二年芽”, 二年芽在本生长季内发育成混合芽, 但一般情况下只有一个充分发育; 第 3 年 5 月份充分发育的二年芽长出地面, 形成植株, 迅速开花、结果, 至 9 月底植株枯萎。

这样可以将成年黄花杓兰 *C. flavum* 的生长周期分为 3 个时期。一年芽期、二年芽期和植株期。共历时两年多一些。如图 4 所示。

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://ww

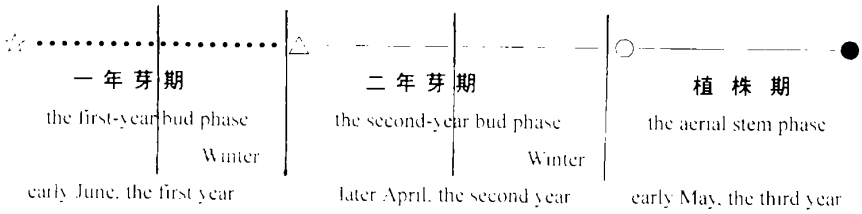


图4 成年黄花杓兰的生长发育期

Fig. 4 Developmental phases of adult *Cypripedium flavum*

3 讨论

3.1 黄花杓兰发育过程与环境的关系

云南省中甸县黄花杓兰的生境是一个典型的高寒环境（海拔3 300 m），一年当中适宜于植物生长发育的时间很短（约150 d左右）。高山植物进化过程中产生了许多巧妙的机制适应高山短暂的生长季，使发育期与短暂的适宜季节相吻合是其中的一种。

实验和观察结果表明，从芽产生到开花结果需两年多一些的时间，其中仅最后5个月左右露出地面。整个生长发育过程利用了3个生长季，经历了2次生长停止：一次以营养芽状态，另一次以混合芽状态。这样植物就充分利用了一年中短暂的暖季来完成生长发育。

干旱是高山植物经常遇到的胁迫之一。中甸海拔3 300 m地带的降水主要集中在6~9月份，与黄花杓兰的生长发育期相吻合，这样黄花杓兰的生长发育就不会受干旱的胁迫。

该地区许多植物有着类似的生长发育过程。生长在中甸的桃儿七 *Sinopodophyllum hexandrum*、南方山荷叶 *Diphylleia sinensis*（马绍宾等，1997；马绍宾等，2000）均在开花前一年的7、8月份形成花芽，但著者没有指出该芽出现的具体时间。

许多生长在高纬度或高海拔地区的多年生植物的花在前一年预先形成，能够使之在雪融后立即开放，这样植物就能在很短的夏季完成开花和结果以及此后的越冬营养物质积累（Diggle，1997）。不同的植物预先形成的程度和所需时间不同。Larcher（1999）提到过5种生长在阿尔卑斯山地区的植物从芽到果实预先形成的过程。其中冰川毛茛 *Ranunculus glacialis* 的生长发育过程与黄花杓兰相似：芽经过2个冬天后才长出地面成为植株，花器官在芽产生后的第2年8月份形成。

3.2 两个冬天的可能意义

成年黄花杓兰一个发育周期所经历的2个冬天可能有不同的作用，探讨这2个冬天的作用将很有意义。

我们曾于1999年10月初引种到昆明一些成年植株，12月中旬（17日）由室外移至20℃温室中，两周后即可开花。而昆明地区当年12月上半月平均气温为10.1℃，平均最低气温6.1℃，远高于中甸同时期的温度（平均气温：－0.9℃，平均最低气温：－9℃）。据此，我们推测第二个冬天对植物正常的开花不是必需的，可能仅仅是因为当地（中甸）暖季太短，不能满足它生长的时间需要，从而使生长不得不停止，以待下一个暖季的到

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://ww

来。

探讨高山植物的适应机制是一项很有意义的工作。它不仅可以为我们提供高山植物适应机制的基本知识，还可以为这些美丽的植物的保护与开发提供参考。

致谢　本工作得到了李存信教授、梁汉兴教授、潘跃芝女士和朱慧芬女士的指导和帮助。

〔参　考　文　献〕

李正理，1996. 植物组织制片学 [M]. 北京：北京大学出版社

Larcher W，翟志席等译，1999. 植物生态生理学 [M]，北京：中国农业大学出版社. 230—233

Cribb P，1997，The Genus Cypripedium [M]. Portland：Timber Press. 27—36

Diggle PK，1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*：anarchitectural and developmental analysis [J]. *Amer J Bot*，**84** (2)：154—169

Lu CF (卢存福)，Jian LC (简令成)，Kuang TY (匡廷云)，1998. Freezing Hardiness in Alpine Plants [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报)，**15** (3)：17—22

Lu CF (卢存福)，Jian LC (简令成)，Ben GY (贲桂英)，2000. Photosynthesis in alpine plant lagotis brevituha and its response to freezing stress [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报)，**17** (6)：559—564

Ma SB (马绍宾)，Xu ZY (徐正尧)，Hu ZH (胡志浩)，1997. A contribution to the reproductive biology of *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying (Berberidaceae) [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin* (西北植物学报)，**17** (1)：49—55

Ma SB (马绍宾)，Huang HY (黄衡宇)，Zhao NX (赵念玺)，*et al*，2000. A contribution to the reproductive biology of *Diphylleia sinensis* (Berberidaceae) in Zhongdian，Yunnan province [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin* (西北植物学报)，**20** (4)：628—637

Olver S，1981. Growing *Cypripedium reginae* in controlled environment chambers [J]. *American Orchid Society Bulletin*，**50** (9)：1091—1092

Primack R，Stacy E，1998. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*，*Orchidaceae*)：an eleven-year experimental study of three populations [J]. *Amer J Bot*，**85** (12)：1672—1679

Tranquillini W，1964. The physiology of plants at high altitudes [J]. *Ann Rev Plant Physiol*，**15**：345—362

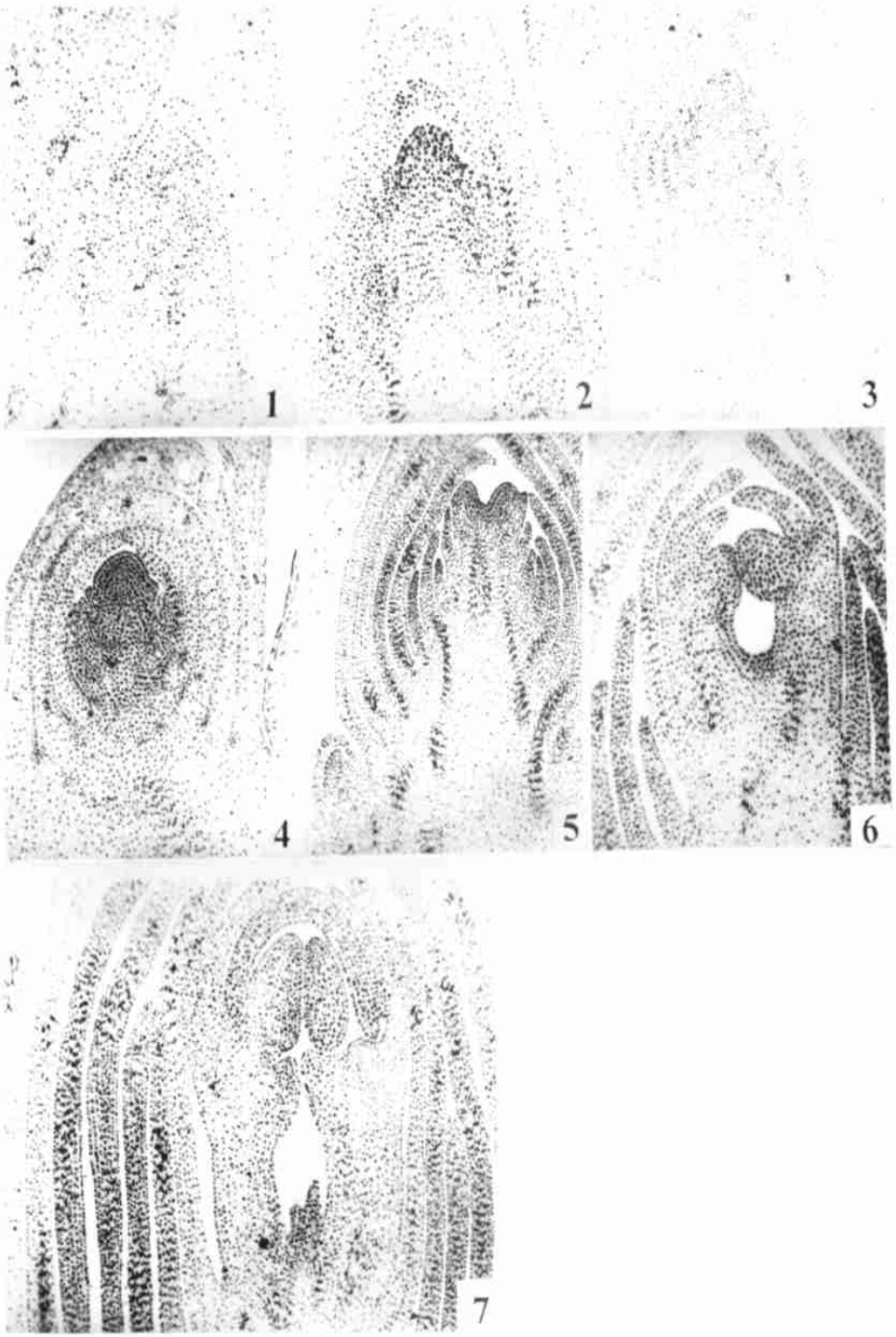
图版说明

图版 I　1~ 3. 第一年 6~ 9月份的一年芽，× 40；4. 第二年 4 月份的芽 (二年芽)，× 30；5. 6 月上旬的二年芽，× 25；6. 6 月中旬的二年芽，× 30；7. 7 月份的二年芽，× 45

Explanation of Plates

Plate I　1~ 3. The one-year bud from June to September，× 40；4. The two-year bud in April，× 40；5. The two-year bud in early June，× 25；6. The two-year bud in middle June，× 30；7. The two-year bud in July，× 45

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://ww



翁恩生等： 图版 I WENG En-Sheng *et al*: Plate I

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://ww