



3种雌雄异熟樟科植物开花动态的比较研究

金晓芳, 肖昌龙, 张杰, 赵姣, 肖祖飞, 张海燕, 金志农

引用本文:

金晓芳, 肖昌龙, 张杰, 等. 3种雌雄异熟樟科植物开花动态的比较研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(2): 162–170.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4266>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

西双版纳地区4种榕树果实的资源分配及其种子萌发特性

Fig Resource Allocation and Seed Germination of Four Ficus Species in Xishuangbanna

热带亚热带植物学报. 2016, 24(6): 642–648 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.06.007>

气候变化背景下紫楠在中国的适宜分布区模拟

Predicting Suitable Distribution Areas of *Phoebe shearerii* in China under Climate Change

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 435–444 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4201>

茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落组成和优势种更新类型

Community Composition and Regeneration Types of Dominant Species in Evergreen and Deciduous Broad-leaved Mixed Karst Forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 651–660 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3893>

樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 457–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3850>

多叶斑叶兰繁育系统与传粉生物学研究

Breeding System and Pollination Biology of *Goodyera foliosa* (Orchidaceae)

热带亚热带植物学报. 2016, 24(3): 333–341 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.03.012>

3 种雌雄异熟樟科植物开花动态的比较研究

金晓芳, 肖昌龙, 张杰, 赵姣, 肖祖飞, 张海燕, 金志农*

(南昌工程学院水利与生态工程学院, 江西省樟树繁育与开发利用工程研究中心, 南昌 330099)

摘要: 为了解樟科植物雌雄异熟的繁育系统特点, 对 3 种樟科植物阴香(*Cinnamomum burmannii*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)和浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)雌雄异熟花的开花动态进行了比较研究。结果表明, 3 种植物雌性功能期的开始时间、雌性功能期和雄性功能期的时间分配有差异。3 种植物的主要传粉者均为中华蜜蜂, 在雌性功能期和雄性功能期均有访花; 在雌性功能期第四轮退化雄蕊蜜腺和雄性功能期第三轮花丝基部的蜜腺分泌花蜜, 不同开花阶段的花蜜蜜量和含糖量没有显著差异; 柱头可授性和花粉活力在雌性和雄性功能期均较高; 雌性功能期和雄性功能期均有自然花粉落置; 座果率均是异交补粉 > 自然 > 套袋, 表明都存在一定的传粉限制。因此, 樟科植物雌、雄性阶段时间分配的不同, 可能与退化雄蕊蜜腺和第三轮雄蕊附属蜜腺的分泌节律有关。

关键词: 阴香; 紫楠; 浙江楠; 雌雄异熟; 开花; 蜜腺; 退化雄蕊

doi: 10.11926/jtsb.4266

Comparison Study of Flowering Process in Three Dichogamous Lauraceae Species

JIN Xiao-fang, XIAO Chang-long, ZHANG Jie, ZHAO Jiao, XIAO Zu-fei, ZHANG Hai-yan, JIN Zhi-nong*

(Jiangxi Province Camphor Tree Breeding and Development and Utilization Engineering Research Center, College of Water Conservancy and Ecological Engineering, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China)

Abstract: In order to understand the characteristics of breeding system of dichogamous Lauraceae plants, the flowering dynamics of hermaphrodite of *Cinnamomum burmannii*, *Phoebe sheareri* and *P. chekiangensis* were compared. The phases of floral phenology and insect pollinators were observed. Stigma and pollen viability, nectar volume, nectar sugar concentration and natural pollen deposition were measured. Fruit setting were checked with different methods. The results showed that the start time and duration of female and male functional stages were different among three species. *Apis cerana* was the main pollinator at both of female and male functional stages. The nectary in the 4th round staminodia at female functional stage secreted nectar, while that in the 3rd round of filament base secreted nectar in male functional stage. Nectar volume and nectar sugar concentration had no significant difference at different flowering stages. Stigma receptivity and pollen viability were higher in both male and female functional stages, there was natural pollen deposition during the whole flowering stages. Fruit setting of three species was in the order of outcrossing and pollination > natural pollination > bagging, indicating that there were certain pollination restrictions. Therefore, it was suggested that the difference of time distribution between male and female stages in Lauraceae might be related to the secretion rhythm of nectary in staminodia and the third round stamen.

收稿日期: 2020-06-15 接受日期: 2020-07-27

基金项目: 江西省教育厅科学技术研究项目(GJJ151104); 江西省科技厅重点研发计划(20181ACF60002)资助

This work was supported by Project for Science and Technology of Education Department of Jiangxi Province (Grant No. GJJ151104), and the Planning Project for Key Research and Development of Jiangxi Science and Technology Department (Grant No. 20181ACF60002).

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: camphor.tree@qq.com

Key words: *Cinnamomum burmannii*; *Phoebe sheareri*; *P. chekiangensis*; Dichogamy; Flowering; Nectary; Staminode

樟科(Lauraceae)植物主要分布于热带及亚热带地区^[1-2],具有重要的生态和经济价值^[3-4],如制药、木材、香料、水果和香水等^[5]。由于大量资源的掠夺式开发,我国分布的445种樟科植物中有109种被中国物种红色名录收录^[5-7]。自然条件下樟科植物主要靠种子繁殖^[5],因此研究樟科植物的繁殖生态学,对樟科资源的可持续开发利用有重要意义。

开花方式是影响植物繁殖成功的重要因素^[8],雌雄异熟中雌性先熟的开花方式广泛存在于樟科植物中^[9-13]。樟科植物在雌性功能期和雄性功能期的持续时间、同株开花同步性、异株开花同步性等都有很大差异^[9,11,14]。本文选取3种樟科植物,樟属的阴香(*Cinnamomum burmannii*)和楠属的紫楠(*Phoebe sheareri*)与浙江楠(*P. chekiangensis*)为试验材料,观察3种植物在同一移栽环境下的开花和传粉动态,并检测不同开花阶段的柱头可授性、花粉活力、柱头花粉落置、花蜜量和含糖量,统计自交、异交、自然和套袋的座果情况,以探究3种樟科植物的雌雄异熟开花过程的传粉、柱头花粉活性和花蜜的动态变化对其繁殖成功的影响。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料来源于中国科学院武汉植物园,3种樟科植物作为行道树和景观树分散栽种植物园内,植株数量均超过20株。阴香(*Cinnamomum burmannii*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)和浙江楠(*P. chekiangensis*)均具有典型的樟科花部结构^[5](图1),即花基数为3,花被片共6枚分两轮,每轮3枚,两轮花被片交替排列(图1:A,B);花药12枚,能育雄蕊9枚(图1:C~E),四药室,外面2轮雄蕊花药朝内交替排列(第1轮花药靠近第1轮花被片,第2轮花药靠近第2轮花被片),第3轮雄蕊药室开口朝外对准第1轮花药并且花丝基部有2个蜜腺(图1:E),蜜腺分泌面也向外(图2:F),第4轮雄蕊与第2轮雄蕊平行并退化成蜜腺(图1:F)且分泌面朝内(图2:E),雌蕊柱头可授面朝向一边(图1:G),胚珠1枚。

1.2 方法

开花动态观察 于2019年4月中下旬于3种樟科植物的盛花期开展试验,每种植物选取健康良好,枝条较矮的植株,标记1个大枝条进行开花动态跟踪调查。由于阴雨天会推迟花期,选择连续3个晴天进行观察,阴香为4月15-17日,紫楠为4月18-20日,浙江楠为4月23-25日。用数码相机Canon EOS 6D Mark II对典型花部拍照。每天从8:00-18:00(阴香和浙江楠)或8:00-19:00(紫楠),每0.5h统计1次。根据花瓣打开角度(0°~30°为闭合、30°~100°为半开、大于100°为全开)和花药散粉情况(散粉和未散粉)划分不同阶段:雄性功能期初开(简写成M1,下同)、雄性功能期全开(M2)、雄性功能期半闭(M3)、雌性功能期半开(F1)、雌性功能期全开(F2)和雌性功能期半闭(F3),统计花朵数,由于雄性功能期全闭和雌性功能期全闭的花无法区分不进行统计。浙江楠的雌性功能期有2次,且均经历3个阶段,因此将第1、2次雌性功能期分别记为F1、F2、F3和F4、F5、F6。由于花数量较多,用计数器辅助计数。

访花频率统计 开花状态统计后进行10min的传粉观察。试验过程中3种植物的主要传粉者均为中华蜜蜂(图2:C,G,K),因此只关注中华蜜蜂的访花情况,记录被访花类型和访花量。传粉频率为单花在1h内被访次数,即花序内被访花朵总数×6/花序总花朵数。

柱头可授性和花粉活力测定 采集阴香和紫楠的M1、M2、M3、F3及浙江楠的M1、M2、M3、F1、F2、F3及浙江楠M1、M2、M3、F2、F4、F5、F6阶段20朵花的花粉,阴香和紫楠M1、M2、M3、F1、F2、F3及浙江楠M1、M2、M3、F2、F4、F5、F6阶段20朵花的柱头,采用MTT法检测柱头可授性和花粉活力^[15]。用于检测的花提前1d套袋。

花蜜量量和含糖量测量 阴香和紫楠在M1、M2、M3、F1、F2、F3,浙江楠在M1、M2、M3、F2、F4、F5、F6阶段,用0.1mm内径毛细管吸取花蜜,游标卡尺测量长度,计算花蜜量;用手持式折光仪检测花蜜糖度(Eclipse 45-81)。用于检测的花提前1d套袋,蜜量检测6朵花,含糖量测定是取10~20朵花的混合花蜜。

自然花粉落置和自花授粉试验 在阴香和紫

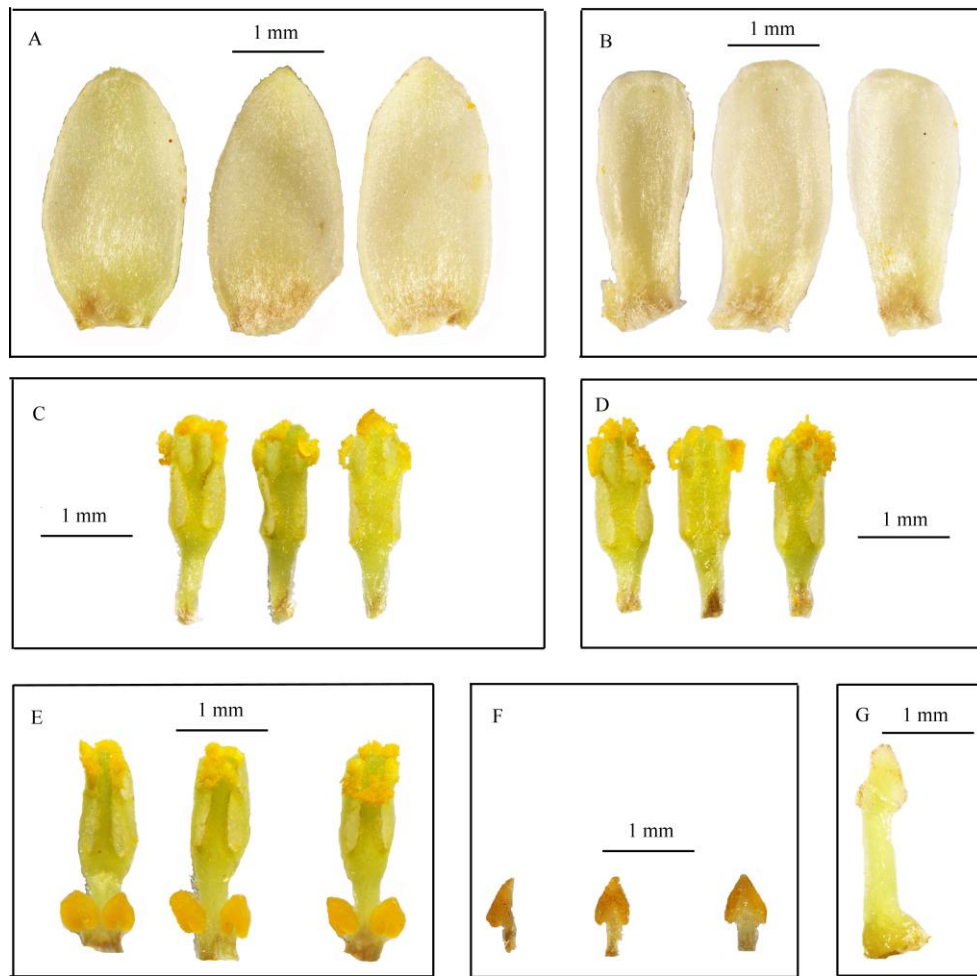


图 1 阴香的花部结构。A: 第 1 轮花被片; B: 第 2 轮花被片; C: 第 1 轮雄蕊; D: 第 2 轮雄蕊; E: 第 3 轮雄蕊, 花丝基部有 1 对腺体; F: 第 4 轮退化雄蕊; G: 雌蕊。

Fig. 1 Flower structure of *Cinnamomum burmannii*. A: 1st whorl tepals; B: 2nd whorl tepals; C: 1st whorl stamens; D: 2nd whorl stamens; E: 3rd whorl stamens, each with 1 pair of nectary at filament base; F: 4th whorl staminodia; G: Pistil.

楠 M1、M2、M3、F1、F2、F3 及浙江楠 M1、M2、M3、F2、F4、F5、F6 阶段随机选取 6 朵花, 用 FAA 固定, 检测柱头自然花粉落置。预先套袋若干花序, 待其进入雄性阶段后, 进行自花授粉($n=5$)。授粉过程中, 将散粉花药轻轻触碰柱头, 使花粉充分落置到柱头上^[16]。授粉完成后, 立即将套袋重新套上, 直至 18:00 点, 将整朵花取下并用 FAA 固定, 用于检测花粉管萌发情况。花粉管萌发实验具体操作步骤: 蒸馏水漂洗 8 min, 置于 2% NaOH 溶液中 60℃ 水浴加热 8 min, 将雌蕊剥出置于滴有少量醋酸的蒸馏水中漂洗 5 min, 用 3% 过氧化氢透明 10 min, 蒸馏水漂洗 5 min 后, 将雌蕊置于载玻片上, 吸去多余水分, 滴入 1~2 滴 0.01% 苯胺蓝溶液, 染色 8 min, 压片, 荧光显微镜(E-600; Nikon)下统

计柱头花粉落置及花粉管萌发情况。

座果率 设置 4 种处理, 自然对照(自然状态下的 10 个花序)、套袋不授粉(10 个花序套袋)、自交补粉(用红色细线标记 20 朵套袋后新开的花, M2 期进行自花授粉, 继续套袋)、异交补粉(用红色细线标记 20 朵套袋后新开的花, M1 期进行异株异花授粉, 继续套袋)。授粉过程未去雄, 因为去雄很容易破坏花结构, 造成花部褐化, 提前凋谢。

1.3 统计分析

采用 SPSS 22.0 统计软件对数据进行统计和分析, 自交和异交座果率用卡方检验(Chi-square test), 其他数据采用单因素方差分析(One-Way ANOVA), 数据采用平均值 \pm 标准误表示。

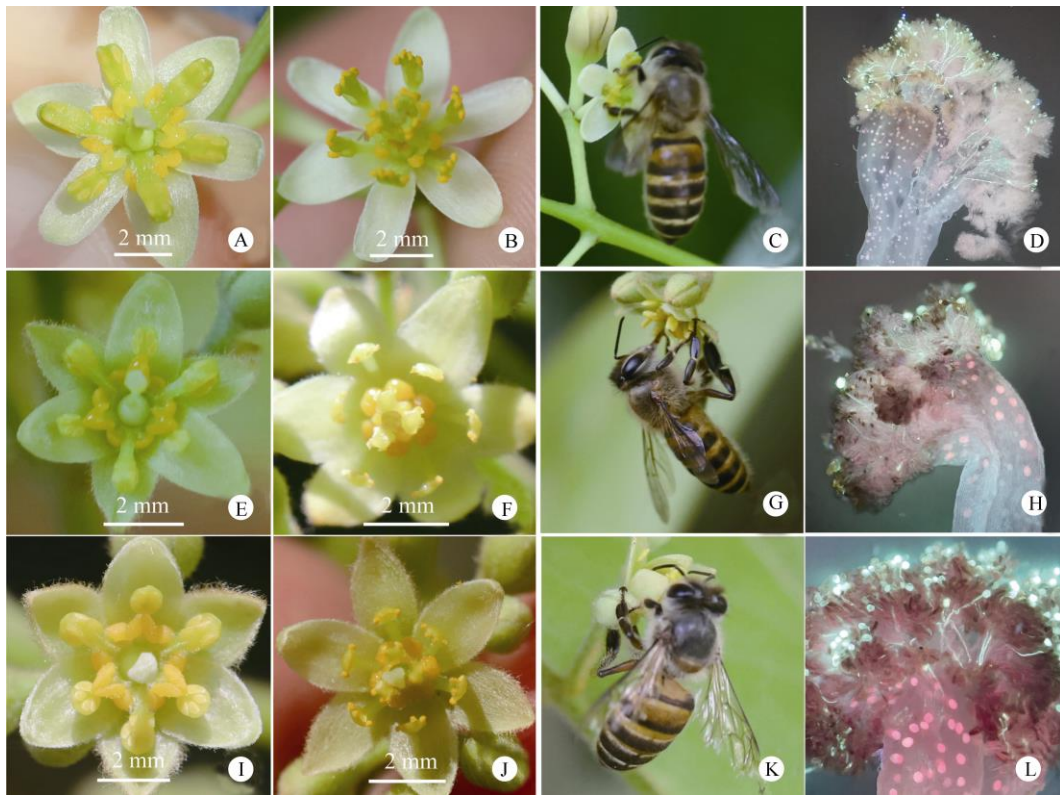


图 2 樟科植物的雌性功能期(A, E, I)、雄性功能期(B, F, J)、中华蜜蜂访花(C, G, K)和自交花粉管萌发(D, H, L)。A~D: 阴香; E~H: 紫楠; I~L: 浙江楠; *: 第 4 轮退化雄蕊蜜腺; ☆: 第 3 轮雄蕊花丝基部的 3 对蜜腺。

Fig. 2 Female phase (A, E, I), male phase (B, F, J), *Apis cerana* visitation (C, G, K) and Germination of selfing pollen tube (D, H, L) of Lauraceae. A~D: *Cinnamomum burmannii*; E~H: *Phoebe sheareri*; I~L: *P. chekiangensis*; *: Nectary at 4th whorl staminodes; ☆: Nectary at 3rd whorl filament base.

2 结果和分析

2.1 开花动态变化

3 种樟科植物雌性功能期开始的时间有差异(图 3)。雌(雄)性功能期均为从雌(雄)性花瓣打开到雌(雄)性花瓣闭合, 阴香第 1 天下午 12:00–18:00 为雌性功能期, 第 2 天上午 8:00–12:30 为雄性功能期; 紫楠第 1 天下午 14:30–19:00 为雌性功能期, 第二天上午 8:00–15:00 为雄性功能期; 而浙江楠雌性功能期有 2 次: 第 1 次为第 1 天上午 12:00–13:00, 第 2 次为第 2 天上午 8:00–12:15, 雄性功能期在第 2 天下午 12:00–18:00。

3 种樟科植物的花序开花数量呈逐渐下降的趋势(图 4), 阴香和紫楠前 1 天开的雌性花稍少于第 2 天开的雄性花, 而浙江楠正好相反。

2.2 传粉昆虫观察

中华蜜蜂对阴香、紫楠和浙江楠的平均访花频率分别为 2.204 ± 0.289 、 2.700 ± 0.266 和 2.195 ± 0.300

($n=60$)(图 5), 3 种植物间没有显著差异($F_{2, 59}=1.063$, $P=0.352$)。中华蜜蜂对每种植物在 3 d 内的平均访花频率均无显著差异(阴香 $F_{2, 57}=0.198$, $P=0.821$; 紫楠 $F_{2, 57}=0.309$, $P=0.735$; 浙江楠 $F_{2, 59}=0.315$, $P=0.731$)。中华蜜蜂对阴香雄性功能期的平均访花频率为 1.620 ± 0.221 ($n=24$)、雌雄交换期为 1.422 ± 0.643 ($n=6$)、雌性功能期为 2.828 ± 0.258 ($n=30$), 3 个时期的差异显著($F_{2, 57}=6.888$, $P=0.002$); 紫楠雌性功能期为 2.933 ± 0.249 ($n=39$)、雌雄交换期为 1.730 ± 0.106 ($n=3$)、雄性功能期为 2.443 ± 0.206 ($n=24$), 3 个时期的差异不显著($F_{2, 63}=1.780$, $P=0.177$); 浙江楠雄性功能期为 1.379 ± 0.214 ($n=24$)、雌雄交换期为 2.336 ± 0.176 ($n=6$)、雌性功能期为 2.821 ± 0.251 ($n=30$), 3 个时期的差异显著($F_{2, 57}=9.767$, $P<0.001$)。

2.3 柱头可授性和花粉活力

3 种樟科植物的柱头可授性在整个雌性功能期都有活性, 甚至雄性功能期也具有较高活性(表 1)。花粉活力在整个花期均高于 85%。单因素方差分析

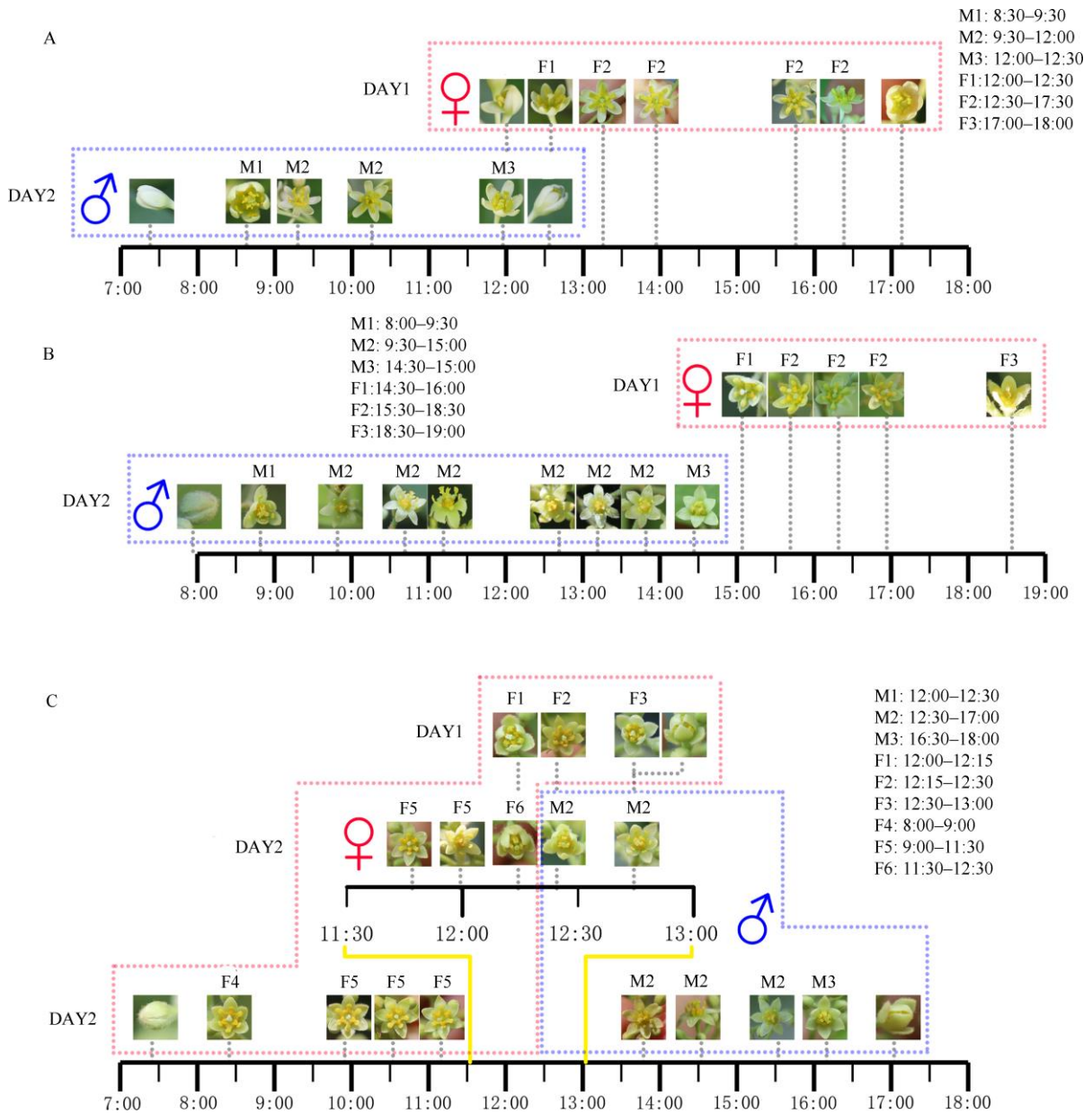


图3 阴香(A)、紫楠(B)和浙江楠(C)的开花动态变化

Fig. 3 Flowering process of *Cinnamomum burmannii* (A), *Phoebe sheareri* (B) and *P. chekiangensis* (C)

表明，3种植物不同开花期的花粉活力有显著差异，分别为阴香($F_{3,36}=21.61, P<0.001$)、紫楠($F_{3,36}=19.394, P<0.001$)、浙江楠($F_{3,36}=25.998, P<0.001$)。

2.4 蜜量和含糖量

3种樟科植物雌性功能期退化雄蕊蜜腺分泌花蜜时，雄蕊蜜腺的表面是干燥的；雄性功能期雄蕊蜜腺分泌花蜜时，退化雄蕊蜜腺变干。单因素方差分析表明，3种植物不同开花期分泌的蜜量无显著差异，分别是阴香($F_{5,30}=0.743, P=0.597$)、紫楠($F_{5,30}=0.942, P=0.468$)、浙江楠($F_{6,36}=0.783, P=0.589$)。但

3种植物间分泌的蜜量差异显著($F_{2,16}=14.019, P=0.001$)，3种樟科植物花蜜的含糖量间差异不显著($F_{2,16}=0.036, P=0.965$)。

2.5 自然花粉落置和自花授粉花粉管萌发

单因素方差分析表明，紫楠和浙江楠不同开花期的自然花粉落置差异显著($F_{5,30}=8.040, P<0.001$; $F_{6,36}=3.765, P=0.005$)；而阴香的差异不显著($F_{5,30}=2.06, P=0.098$)。3种植物间的自然花粉落置差异显著($F_{2,111}=5.708, P=0.004$)。3种樟科植物自花授粉后花粉均可以萌发(图 2: D, H, L)。

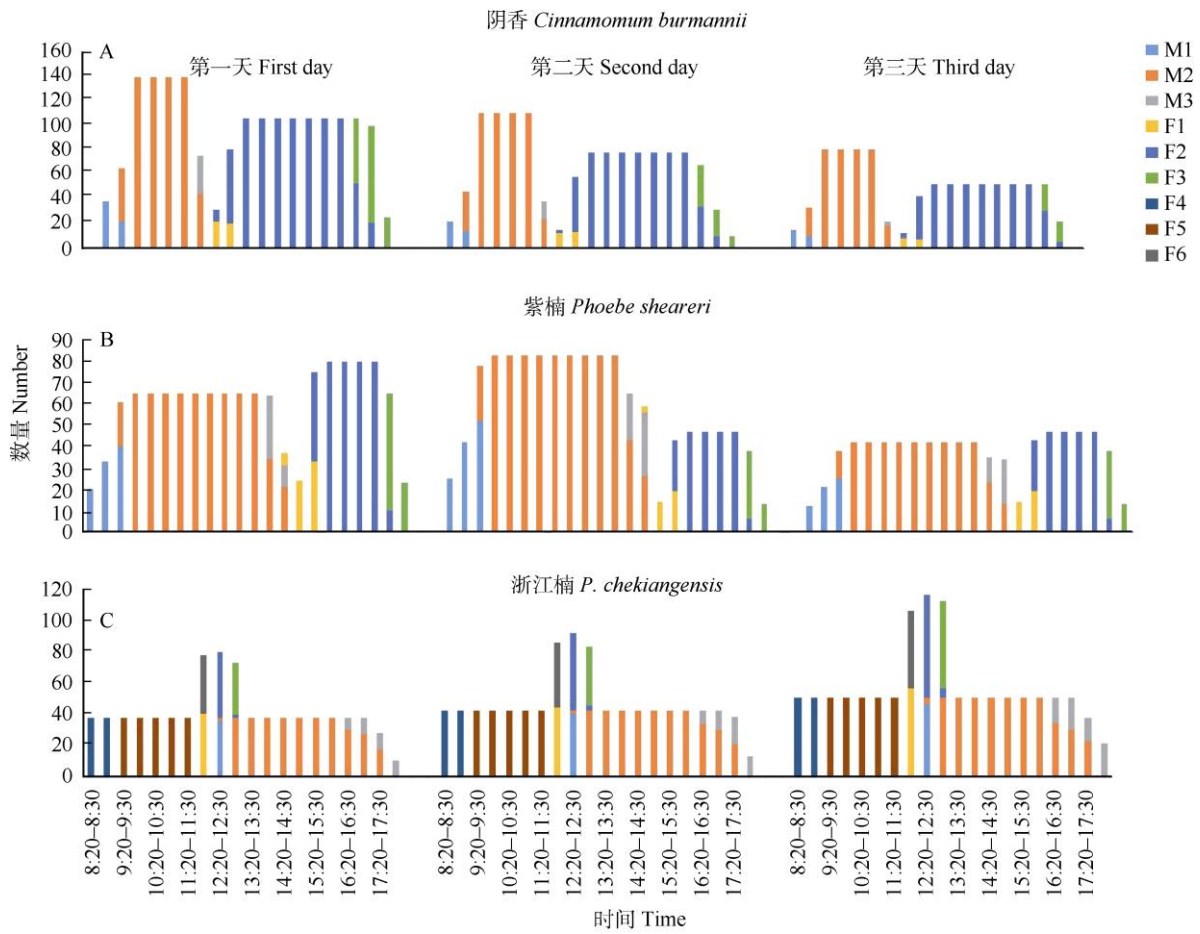


图 4 阴香(A)、紫楠(B)和浙江楠(C)的开花数

Fig. 4 Flower number of *Cinnamomum burmannii* (A), *Phoebe sheareri* (B) and *P. chekiangensis* (C)

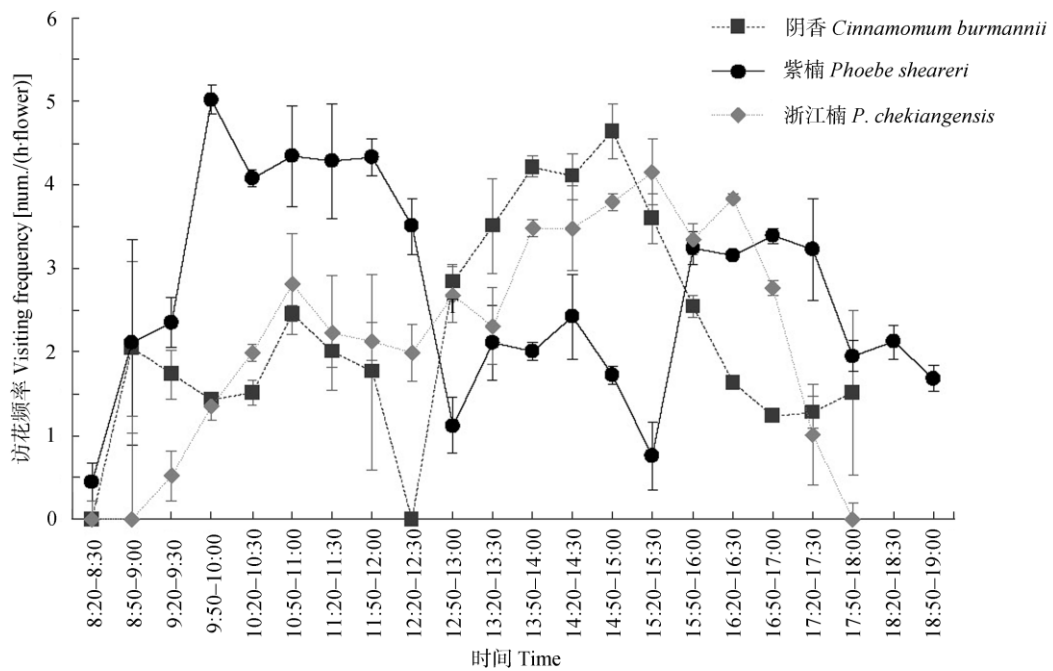


图 5 中华蜜蜂的访花频率

Fig. 5 Visiting frequency of *Apis cerana*

表 1 樟科植物的柱头可授性、花粉活力、蜜量和含糖量、自然花粉落置

Table 1 Stigma viability, pollen viability, nectar volume, nectar sugar content and nature pollen deposition of Lauraceae species

植物 Species	时间 Time	雌雄功能期 Flower stage	柱头可授性 /% Stigma viability (n=20)	花粉活力 Pollen viability (n=10)	蜜量 Nectar volume (n=6)	含糖量 /% Nectar sugar content	自然花粉落置 Nature pollen deposition (n=6)
阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	8:50-9:00	M1	100	0.933±0.008	10.780±2.652	30.56	20.500±9.979
	10:50-11:00	M2	90	0.904±0.015	15.276±4.515	63.22	34.666±17.966
	11:50-12:00	M3	95	0.872±0.013	16.233±2.685	41.81	46.333±13.659
	12:20-12:30	F1	100		16.358±3.448	52.13	0±0
	14:50-15:00	F2	100		18.988±4.396	65.72	14.500±6.731
	17:20-17:30	F3	100	0.992±0.005	12.173±2.654	57.18	34.000±12.350
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	8:50-9:00	M1	95	0.916±0.011	10.110±2.494	30.21	4.833±2.286
	11:50-12:00	M2	90	0.863±0.014	13.923±4.848	60.32	9.000±3.855
	14:50-15:00	M3	90	0.854±0.017	11.263±1.784	41.25	25.000±4.000
	15:20-15:30	F1	100		19.256±0.870	66.38	0.333±0.333
	16:50-17:00	F2	100		14.648±2.748	57.27	4.666±2.458
	18:20-18:30	F3	100	0.982±0.010	15.868±3.648	56.29	7.833±3.553
浙江楠 <i>P. chekiangensis</i>	12:20-12:30	M1	90	0.901±0.010	6.903±2.309	55.26	31.333±5.213
	14:20-14:30	M2	90	0.879±0.015	10.003±2.714	63.62	44.500±15.707
	16:50-17:00	M3	85	0.859±0.016	8.006±2.462	27.24	43.833±8.634
	12:20-12:30	F2	100		5.655±1.374	46.33	4.000±2.016
	8:50-9:00	F4	100		4.096±1.004	47.72	8.000±3.759
	10:50-11:00	F5	100		7.745±2.660	53.53	16.500±7.774
	12:50-13:00	F6	100	0.997±0.003	6.663±1.572	57.88	20.500±8.131

2.6 座果率

阴香的自然坐果率和套袋坐果率分别为(53.9±6.5)%和(9.4±3.2)% (n=9), 差异显著($F_{1,16}=37.492$, $P<0.001$), 自交座果率(23.5%, n=17)与异交座果率(69.6%, n=23)差异显著($P=0.004$); 紫楠的自然坐果率(6.8±8)% (n=0.8)与套袋坐果率(2.1±0.7)% (n=6)的差异显著($F_{1,12}=15.851$, $P=0.002$), 自交座果率(0%, n=21)与异交座果率(20%, n=20)的差异显著($P=0.031$); 浙江楠的自然坐果率[(13.6±1.9)%, n=10]与套袋坐果率[(2.8±0.6)%, n=10]的差异显著($F_{1,18}=29.224$, $P<0.001$), 自交座果率(4.5%, n=22)与异交座果率(16.7%, n=18)的差异不显著($P=0.204$)。

3 结论和讨论

阴香、紫楠和浙江楠开花时雌雄异熟的时间呈现多样性, 但是在花蜜分泌、柱头可授性、花粉活力、花粉落置和座果率上又呈现出相似性。

3.1 开花动态的比较

本研究中的 3 种樟科植物均是雌性先熟, 这在樟科植物中是普遍现象^[11-13,17], 但雌性功能期开始

的时间不同, 阴香为 12:00-13:00, 紫楠为 15:00-16:00, 浙江楠则比较特殊, 单花期的第 1 天 12:00-13:00 经历短暂的雌性功能期之后花瓣马上闭合, 第二天 8:00-9:00 花再次打开呈雌性功能状态。

除去花瓣闭合时间, 阴香的雄性功能期(包括花瓣半开、全开和半闭的时间, 下同)约 3.5 h, 雌性功能期约 6 h; 紫楠的雄性功能期约 6.5 h, 雌性功能期约 4.5 h; 浙江楠的雄性功能期约 6 h, 雌性功能期约 5 h。说明 3 种樟科植物在雌性功能时间和雄性功能时间的分配上差别很大, 阴香侧重于雌性功能, 紫楠侧重于雄性功能, 浙江楠则相对比较均衡。这种雌雄功能期时间的差异明显在樟科是非常普遍的现象, Alcaraz 等^[16]报道 *Machilus thunbergii* 具有 2 种类型的雌雄异熟, 上午雌性功能型的雌性功能期为 4 h, 雄性功能期也大约 4 h; 上午雄性功能型的雌性功能期约为 3 h, 雄性功能期约 6 h。

本研究中阴香、紫楠和浙江楠植株开花同步, 居群内个体间开花时间也表现一致。而黄向荣报道^[14]黄绒润楠(*Machilus grijsii*)全株开花不同步, 不同植株的开花方式无差异; 而柳叶润楠(*M. salicina*)有 2 种开花类型, 即上午雌性功能型和下午雌性功能型, 但同株开花同步。柳叶润楠的这种异型雌雄异熟的开花方式在 *Machilus thunbergii*^[16]和鳄梨

(*Persea americana*)^[10,18]中也有报道。

3.2 开花动态与蜜腺分泌花蜜间的关系

阴香、紫楠和浙江楠在雌性功能期和雄性功能期均有花蜜分泌, 花蜜分泌规律同其他樟科植物一样^[11]: 雌性功能阶段, 雄蕊向外弯曲, 基本上平躺在花被片上, 药室还未打开, 这个阶段退化雄蕊蜜腺分泌花蜜(图 2: A, E, I); 雌性阶段过后花瓣暂时闭合, 当花瓣再次打开, 花药已开始散粉进入雄性功能期, 第三轮雄蕊已呈直立状态, 花丝紧贴胚珠, 花药稍微向外弯曲, 药室裂瓣开始打开, 裂瓣外卷, 通常所有花粉都附在药室裂瓣上; 雄性阶段雄蕊蜜腺分泌花蜜(图 2: B, F, J), 而退化雄蕊蜜腺变干, 藏在花柱和第三轮雄蕊之间。

Rohwer 报道樟科植物 *Machilus grijsii* 雄蕊和退化雄蕊蜜腺都只分泌 1 次花蜜^[11], 这与 *Umbellularia californica*^[19]的花蜜分泌机制一致, 表现为腺体表面没有任何撕裂的口子, 而是上表皮细胞破裂排出粘稠的蜜液到腺体表面。Rohwer 认为这种单次使用的蜜腺可能是大多数樟科两性花为什么一定要有第四轮雄蕊退化并且变成蜜腺的原因^[11]。对两性花而言, 初始的雌性阶段需要退化雄蕊蜜腺分泌花蜜, 随后雄性功能阶段需要第三轮雄蕊基部的蜜腺分泌花蜜。而对于单性花, 只需执行单一的雌性功能或者雄性功能, 所以仅由第三轮雄蕊基部的蜜腺分泌花蜜就可满足花蜜作为报酬来源的功能。因此樟科雌雄异株植物大部分雄花第三轮雄蕊有蜜腺, 雌花退化雄蕊没有变成蜜腺^[5]。樟科最有可能的姐妹群莲叶桐科(Hernandiaceae)的雌雄异株植物 *Hernandia nymphaeifolia* 雄花虽然有雄蕊附属结构, 但是不分泌花蜜; 雌花有蜜腺, 可能是退化雄蕊形成的^[20]。因此推测莲叶桐科和樟科雌雄异株的祖先已经具备雌性先熟的开花机制, 并且分别选择了不同的花蜜产生机制, 莲叶桐科丢失花药附属物的花蜜分泌功能, 而樟科则是最内层退化雄蕊丢失分泌功能^[11]。

3.3 开花动态与传粉频率间的关系

樟科植物中涉及传粉观察的研究主要集中在热带水果鳄梨上^[21-22], 其传粉者种类较多^[23], 但主要的传粉昆虫是意大利蜂^[24-25]。本研究中阴香、紫楠和浙江楠的主要传粉者是中华蜜蜂, 3 种植物的传粉频率没有显著差异。但是在一天中, 3 种植物的传粉频率都有明显的变化, 阴香在 12:00 出现无传

粉者现象, 因为这个时间点雄性功能期花基本闭合而雌性功能期花还未打开。浙江楠在 17:50 后所有花就全部闭合, 没有访花者; 而此时阴香和紫楠的花才开始部分闭合, 尤其是紫楠花闭合的时间最晚。还观察到即使花瓣已经半闭, 中华蜜蜂还在用嘴巴撬开花瓣吸取花蜜, 因为此时花蜜量和含糖量仍较高。

3 种樟科植物均为中华蜜蜂传粉, 因此若要培养种子, 需要种植地有一定规模的中华蜜蜂或意大利蜂, 而且当地同时开花的植物不会因为竞争影响访樟科植物的蜜蜂数量。

3.4 开花动态与座果率间的关系

自然条件下, 座果率会受到很多因素的影响, 一个很重要的影响因素是花粉落置, 特别是异交花粉^[26]。Davenport 报道上午雌性功能型鳄梨在雌性功能期小于 2% 的花有花粉落置, 而雄性功能期的花粉落置约为雌性功能期的 15 倍, 且主要是同花自交花粉^[27]。Borrone 用微卫星标记方法检测上午雌性功能型鳄梨植株的异交率为 74%, 而雄性功能型植株达到 96%^[18]。这可能与樟科植物的胚珠数只有 1 个有关, 仅需要一个花粉粒就能使胚珠受精。但是到达胚珠的花粉管的的比例与落置到柱头的花粉总数呈正相关关系, 这种现象被称为群体效应, 广泛存在于被子植物中^[28-29]。本研究中, 阴香、紫楠和浙江楠柱头可授性和花粉活力在整个开花期都比较高, 自交均可萌发花粉管, 但是存在一定的自交衰退。总体而言, 樟科植物的坐果率普遍较低, 可能和落花和落果现象比较严重有关。

参考文献

- [1] ROHWER J G. Lauraceae [M]// KUBITZKI K, ROHWER J G, BITTRICH V. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer, 1993: 366-391.
- [2] CHANDERBALI A S, VAN DER WERFF H, RENNER S S. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 2001, 88(1): 104-134. doi: 10.2307/2666133.
- [3] VAN DER WERFF H, RICHTER H G. Toward an improved classification of Lauraceae [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1996, 83(3): 409-418. doi: 10.2307/2399870.
- [4] HUANG X D, LIU J Q. Chemical composition and antibacterial activities of the essential oil from the leaves of *Syzygium buxifolium* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2004, 12(3): 233-236. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.

- 2004.03.007.
黄晓冬, 刘剑秋. 赤楠叶精油的化学成分及其抗菌活性 [J]. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(3): 233–236. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2004.03.007.
- [5] LI H W, LI J, HUANG P H, et al. Lauraceae, Calycanthaceae-Schisandraceae [M]// Flora of China, Vol. 7. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008: 102–254.
- [6] YANG Y, LIU B. Species catalogue of Lauraceae in China: Problems and perspectives [J]. Biodiv Sci, 2015, 23(2): 232–236. doi: 10.17520/biods.2015027.
杨永, 刘冰. 中国樟科物种编目: 问题和展望 [J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 232–236. doi: 10.17520/biods.2015027.
- [7] WANG S, XIE Y. China Species Red List [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004: 1–405.
汪松, 解焱. 中国物种红色名录 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 1–405.
- [8] O'NEIL P. Selection on flowering time: An adaptive fitness surface for nonexistent character combinations [J]. Ecology, 1999, 80(3): 806–820. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[0806:SOFTAA]2.0.CO;2.
- [9] KUBITZKI K, KURZ H. Synchronized dichogamy and dioecy in Neotropical Lauraceae [J]. Plant Syst Evol, 1984, 147(3/4): 253–266.
- [10] STOUT A. A study in cross-pollination of avocados in southern California [J]. Calif Avocado Assoc Ann Rep, 1923, 7: 29–45.
- [11] ROHWER J G. The timing of nectar secretion in staminal and staminodial glands in Lauraceae [J]. Plant Biol, 2009, 11(3): 490–492. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00184.x.
- [12] WATANABE S, NOMA N, NISHIDA T. Flowering phenology and mating success of the heterodichogamous tree *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc (Lauraceae) [J]. Plant Spec Biol, 2016, 31(1): 29–37. doi: 10.1111/1442-1984.12078.
- [13] DE SOUZA L A, MOSCHETA I S. Morphology, anatomy and floral biology of *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) [J]. Acta Bot Bras, 2000, 14(1): 15–25.
- [14] HUANG X R. Pollination biology of two species in *Machilus* (Lauraceae) [D]. Guangzhou: South China Normal University, 2010: 1–63.
黄向荣. 润楠属两种植物的传粉生物学研究 [D]. 广州: 华南师范大学, 2010: 1–63.
- [15] DAFNI A. Pollination Ecology: A Practical Approach [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992: 1–57.
- [16] ALCARAZ M L, HORMAZA J I. Optimization of controlled pollination in avocado (*Persea americana* Mill., Lauraceae) [J]. Sci Hort, 2014, 180: 79–85. doi: 10.1016/j.scienta.2014.10.022.
- [17] LIU S J, YANG A H, ZHOU H, et al. Floral traits and pollination biology of *Cinnamomum camphora* (Lauraceae) [J]. J Anhui Agric Sci, 2019, 47(1): 111–114. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.01.034.
刘淑娟, 杨爱红, 周华, 等. 樟树的开花特性及传粉生物学研究 [J]. 安徽农业科学, 2019, 47(1): 111–114. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.01.034.
- [18] BORRONE J W, OLANO C T, KUHN D N, et al. Outcrossing in Florida avocados as measured using microsatellite markers [J]. J Amer Soc Hortic Sci, 2008, 133(2): 255–261. doi: 10.21273/JASHS.133.2.255.
- [19] KASAPLIGIL B. Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. [J]. Univ Calif Publs Bot, 1951, 25: 115–240.
- [20] ENDRESS P K, LORENCE D H. Heterodichogamy of a novel type in *Hernandia* (Hernandiaceae) and its structural basis [J]. Int J Plant Sci, 2004, 165(5): 753–763. doi: 10.1086/422049.
- [21] ISH-AM G, LAHAV E. Evidence for a major role of honeybees (*Apis mellifera*) rather than wind during avocado (*Persea americana* Mill.) pollination [J]. J Hort Sci Biotechnol, 2011, 86(6): 589–594. doi: 10.1080/14620316.2011.11512808.
- [22] DAG A, FETSCHER A E, AFIK O, et al. Honey bee (*Apis mellifera*) strains differ in avocado (*Persea americana*) nectar foraging preference [J]. Apidologie, 2003, 34(3): 299–309. doi: 10.1051/apido:2003022.
- [23] PÉREZ-BALAM J, QUEZADA-EUÁN J J G, ALFARO-BATES R, et al. The contribution of honey bees, flies and wasps to avocado (*Persea americana*) pollination in southern Mexico [J]. J Pollinat Ecol, 2012, 8(6): 42–47. doi: 10.26786/1920-7603(2012)6.
- [24] PEÑA J F, CARABALI A. Effect of honey bee (*Apis mellifera* L.) density on pollination and fruit set of avocado (*Persea americana* Mill.) cv. Hass [J]. J Apic Sci, 2018, 62(1): 5–14. doi: 10.2478/jas-2018-0001.
- [25] READ S F J, HOWLETT B G, JESSON L K, et al. Insect visitors to avocado flowers in the Bay of Plenty, New Zealand [J]. New Zeal Plant Prot, 2017, 70: 38–44. doi: 10.30843/nzpp.2017.70.25.
- [26] ARMSTRONG J E, IRVINE A K. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities [J]. Amer J Bot, 1989, 76(1): 74–85. doi: 10.1002/j.1537-2197.1989.tb11287.x.
- [27] DAVENPORT T L. Pollen deposition on avocado stigmas in southern florida [J]. Hortscience, 1989, 24(5): 844–845.
- [28] SHOVAL S. Pollination rate and pollen tube growth of avocado in relation to yield [D]. Rehovot, Israel: The Hebrew University of Jerusalem, 1987: 1–161.
- [29] CRUDEN R W. Pollen grains: Why so many? [J]. Plant Syst Evol, 2000, 222(1/2/3/4): 143–165. doi: 10.1007/BF00984100.