



扭肚藤非典型二型花柱及自交不亲和研究

张舰誉, 赵中涛, 涂铁要, 李中阳, 张莫湘

引用本文:

张舰誉, 赵中涛, 涂铁要, 等. 扭肚藤非典型二型花柱及自交不亲和研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(3): 355–364.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5011>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

无籽沙糖桔WUBE1基因的功能验证

Functional Analyses of WUBE1 Gene Isolated from *Citrus reticulata* 'Wuzishatangju'

热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 408–414 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4002>

'早籽银桂'大小孢子发育与花器形态变化

Development of Micro- and Mega-spores and Morphology of Floral Organ in *Osmanthus fragrans* 'Zao Zi Yin'

热带亚热带植物学报. 2017, 25(3): 299–308 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3655>

3种雌雄异熟樟科植物开花动态的比较研究

Comparison Study of Flowering Process in Three Dichogamous Lauraceae Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 162–170 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4266>

安徽羽叶报春核心和边缘居群的形态变异比较研究

Comparative Studies on Morphological Variation of Core and Peripheral Populations of *Primula merrilliana*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(3): 285–292 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3826>

车桑子小孢子发生与雄配子体发育

Microsporogenesis and Male Gametophyte Development of *Dodonaea viscosa*

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 181–186 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3939>

向下翻页，浏览PDF全文

扭肚藤非典型二型花柱及自交不亲和研究

张舰誉^{1,2}, 赵中涛², 涂铁要², 李中阳^{1*}, 张奠湘^{2*}

(1. 赣南师范大学生命科学学院, 江西 赣州 341000; 2. 中国科学院华南植物园, 植物资源保护与可持续利用实验室, 广州 510650)

摘要: 素馨属扭肚藤(*Jasminum elongatum*)是一种攀援灌木, 常见于我国华南地区常绿阔叶林中及林缘地带。为探讨扭肚藤繁育系统特性, 对其野外居群的长柱型和短柱型花部特征、花粉量/胚珠比和柱头附属多态性、人工授粉亲和性和花粉管生长情况进行研究。结果表明, 长花柱型和短花柱型的花柱高度、柱头高度、花药高度、花冠筒直径和花冠筒长度均差异显著, 花粉粒和柱头的附属特征观察表明 2 种花型的花粉大小、纹饰具有花粉二型性, 柱头大小和形态具有柱头二型性。人工授粉后, 长/短柱型花型间异交授粉生长正常, 授粉 8 h 花粉管可进入子房, 而自交和型内异交均表现出不亲和, 花粉管分别抑制在短柱型柱头表面、长柱型柱头中, 花粉管变形膨大且顶端累积胼胝质。因此, 扭肚藤在形态上是非典型二型花柱, 且具有严格的异型自交不亲和系统。

关键词: 扭肚藤; 繁育系统; 亲和性; 二型花柱; 花部特征

doi: 10.11926/jtsb.5011

CSTR: 32235.14.jtsb.5011

Atypical Distyly and Self-incompatibility Studies in *Jasminum elongatum*

ZHANG Jianyu^{1,2}, ZHAO Zhongtao², TU Tiejiao², LI Zhongyang^{1*}, ZHANG Dianxiang^{2*}

(1. College of Life Sciences, Gannan Normal University, Ganzhou 341000, Jiangxi, China; 2. Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: *Jasminum elongatum* is a climbing shrub, usually grows in the evergreen broad-leaved forests and forest edges in south China. In order to understand the sexual system and reproductive characters of *J. elongatum*, the distylous floral morphology, pollen-ovule ratios, ancillary floral characters, inter- and intra-morph incompatibility were studied. The results showed that there are significant differences between L- and S-morph in style length, stigma and anther heights, corolla tube diameter, and corolla tube length. The flower of *J. elongatum* showed pollen dimorphism in terms of size and ornamentation, and stigmatic dimorphism in terms of size and shape. After artificial pollination, the inter-type cross-pollination between long-styled and short-styled flowers grew normally, and the pollen tubes could enter the ovary after pollination 8 hours. However, self-pollination and intra-type cross-pollination showed incompatibility. The pollen tubes were inhibited on the surface of the S-morph stigma and in the middle of L-morph stigma respectively, and the pollen tubes were deformed and swollen with callose accumulation at the tip. Therefore, the flower of *J. elongatum* was atypical dimorphic style in morphology and had a strict heteromorphic self-incompatibility system.

Key words: *Jasminum elongatum*; Breeding system; Compatibility; Distyly; Floral characteristics

自然界中大多数被子植物为两性花, 即在一朵花中同时具有雌蕊和雄蕊。然而, 两性花植物雌雄

功能常存在着潜在的相互干扰, 这种干扰一方面会造成胚珠折损^[1], 降低植株的雌性生殖适合度, 另

收稿日期: 2025-02-18

接受日期: 2025-04-28

基金项目: 广东省林木种质资源调查项目(GDZZDC20228704)资助

This work was supported by the Special Project for Investigation of Forest Tree Germplasm Resources in Guangdong (Grant No. GDZZDC20228704).

作者简介: 张舰誉(1998年生), 女, 硕士研究生, 主要从事系统发育与繁殖生物学研究。E-mail: Zhangjianyu@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lizhongyang@gnnu.edu.cn; dx-zhang@scbg.ac.cn

一方面还会降低花粉的散布效率^[2]。在生存竞争和自然选择的过程中,植物演化出了多种花部特征,其中雌雄异位作为一种重要的适应性特征,能够促进花粉精确传递并降低雌雄干扰^[3]。雌雄异位包括异型花柱、柱高二态和镜像花柱等多种形式^[4],其中异型花柱是一种遗传控制的花柱多态性现象,其特征是在种群内有 2 种(二型花柱)或 3 种(三型花柱)花型,一直以来被视为研究植物繁育系统的经典模型^[5-6]。在二型花柱植物中,种群内存在 2 种花型:短柱型(S 型)具有高位花药和短花柱,而长柱型(L 型)则表现为低位花药和长花柱^[7],这种交互式雌雄异位能够有效避免雌雄干扰并促进花粉在型间精确传播,促进植物的异交^[8]。典型的二型花柱主要有 3 个特征:(1)交互式雌雄异位,即花型间雌雄器官的空间位置相互对应;(2)具有异型自交不亲和系统,即只有等高的柱头和花药间传粉才能完全结实,自交及型内异交的传粉都是不亲和的;(3)柱头和花粉等附属特征具有多态性,例如柱头形态和花粉大小在花型间存在差异。自达尔文时期以来,报春花科(Primulaceae)、时钟花科(Turneraceae)等类群的花柱多态性就得到了广泛的研究,包括异型花柱的形态发育、生态适应及其遗传进化机制等^[9-11],但在素馨属等热带类群中的相关研究相对薄弱。

异型花柱至少发生于 30 个被子植物支系中,并且在科或属的水平上多次独立起源^[12]和瓦解^[13-14]。二型花柱的起源和演化非常复杂,虽然目前还没能明确其进化过程,但已有大量研究通过分析某些类群的演化模式,试图阐明二型花柱的起源与演化机制。例如 Baker^[15]通过对白花丹科(Plumbaginaceae)植物的研究发现二型花柱的建立需要经过多个步骤,且二型花柱综合征的形成源于 2 对等位基因控制的自交不亲和系统的适应性演化。目前,关于异型花柱的起源主要有 2 个经典的假说:Lloyd 等^[7]认为,二型花柱的祖先首先是柱头探出式异位,随后产生突变形成柱头缩入式异位,2 种花型并存形成柱高二态,最终在精确传粉的选择压力下产生二型花柱;而另一种假说则认为二型花柱起源于花柱花药等高的同型花柱,在自交衰退的压力下首先产生自交不亲和,随后在异交花粉有效传粉的选择压力下发生雌雄异位,最终形成了二型花柱^[16]。尽管 2 种模型在进化顺序上存在分歧,但均将柱高二态视为二型花柱进化过程中的中间形态^[12]。由于生物因子和非生物因子的共同作用,二型花柱并不是一成

不变,容易发生不同形态的变异,进而会衍生出其他的繁育系统,二型花柱目前出现的变异方向包括同型花柱、无融合生殖以及在功能上出现雌雄分化的雌雄异株等。此前有研究表明异型花柱在亚麻属(*Linum*)中多次独立起源,且至少存在 1 次向同型花柱瓦解的过程^[17];报春花属的共同祖先是异型花柱,随后多次向同型花柱瓦解^[18]。

素馨属(*Jasminum*)由于具有较为典型的异型花柱而成为长期备受关注的植物类群。该属不仅包含典型的二型花柱植物,如 *J. fruticans*、*J. angustifolium* 和 *J. cuspidatum*^[19-21],还存在一些拥有其他繁育特征的植物,如 *J. mesnyi* 可以产生 2 种不同类型的花:一种类型的花有 2 个能产生花粉的雄蕊,另外一种类型的花有 1 个能产生花粉的雄蕊和 1 个不能产生花粉的雄蕊^[22]。此外,素馨属还具有疑似柱高二态的物种,如 *J. malabaricum* 花药和柱头的位置具有柱高二态性^[23]。素馨属植物类群丰富的繁育系统类型为研究植物繁育系统,特别是二型花柱的演化提供了极好的研究对象。然而,目前对该属二型花柱物种的繁育特性等仍缺乏系统研究。扭肚藤(*J. elongatum*)为素馨属的一种攀援灌木,广泛分布在中国南部和西南部、印度、东南亚以及澳大利亚北部,通常生长在河岸植被、季风林和藤蔓灌木丛及常绿阔叶林的各种次生林中,花期为 4 月至 12 月,花呈白色,伞状花序且密集,其花形优美,多具芳香,具有很高的园艺价值^[24],野外观察发现扭肚藤具有长柱花和短柱花 2 种花型,是研究素馨属繁育系统特征的典型物种。本文探究了扭肚藤的繁育系统特性,为进一步研究二型花柱演化奠定了基础。

1 材料和方法

1.1 材料

野外试验地点位于广东省鹤山市,扭肚藤(*Jasminum elongatum*)一般生长在海拔 200~1 000 m 的山地、丘陵、山谷、溪边或疏林灌丛中,多攀附于其他树木或岩石上生长。在 2023 年 9 月—10 月期间,对扭肚藤的自然居群(112°54' E, 22°41' N)进行观察实验。

1.2 方法

1.2.1 花部形态特征观测

选择处于即将开放时期的扭肚藤的长花柱植

株和短花柱植株各 10 株, 每株植株之间相隔至少 100 m, 每株采 3 朵花, 2 种花型各 30 朵, 共计 60 朵。用游标卡尺对每朵花分别测量其花冠筒直径、花冠筒高度、花柱高度(从子房基部到柱头顶部距

离)、花药高度(从子房基部到花药顶部距离)、花冠长度、柱头高度(从柱头底部到顶部距离)、花药长度(从花药底部到花药顶部距离)等形态特征(图 1), 并将测量的数据分别详细记录, 精确到 0.01 mm。

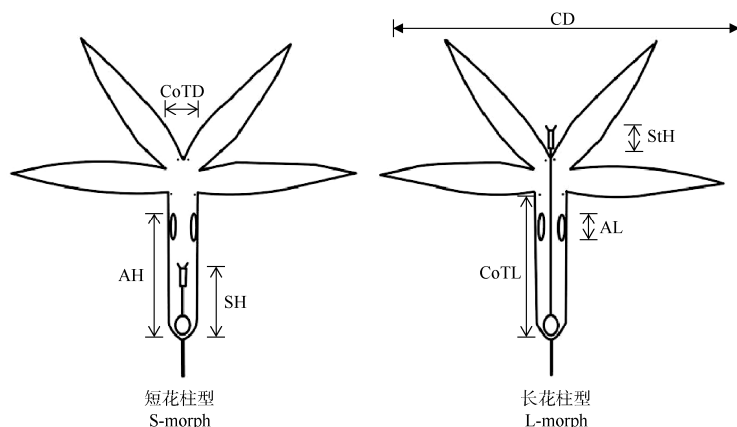


图 1 扭肚藤花部测量参数。CoTD: 花冠筒直径; CoTL: 花冠筒长度; SH: 花柱高度; AH: 花药高度; AL: 花药长度; StH: 柱头高度; CD: 花冠长度。下同
Fig. 1 Floral measurements of *Jasminum elongatum*. CoTD: Corolla tube diameter; CoTL: Corolla tube length; SH: Style height; AH: Anther height; AL: Anther length; StH: Stigma height; CD: Corolla diameter. The same below

1.2.2 附属特征观察

单花花粉量和胚珠数的测定 选取处于花蕾期的(雄蕊成熟但未散粉)长花柱和短花柱各 5 朵。用乙醇含量 50% 的 FAA 固定, 摘取所有花药在离心管中夹碎, 用蒸馏水定容至 1 mL, 使用涡旋振荡器充分震荡均匀, 得到花粉悬浊液。将 1 mL 花粉悬浊液置于细胞计数板, 使用自动细胞计数仪 CountStar 2.0 统计花粉悬浊液的浓度, 换算得到单花花粉量。解剖出子房放到体视镜下, 用镊子将子房进行解剖, 计算每个子房内的胚珠数。花粉/胚珠比=该花的花粉总量/胚珠数量。

花粉粒的微观形态观察 取 2 种花型中已开放的花朵各 5 朵保存于含 70% 乙醇的 FAA 固定液中, 带回实验室后取其花药, 经过固定(3% 戊二醛和 2% 多聚甲醛混合溶液)、清洗(0.1 mol/L 磷酸缓冲液)、脱水(乙醇溶液)、干燥(临界点干燥仪 LEICA EM CPD 300)后, 继而使用 JFC-1600 离子溅射仪镀膜约 10 nm 的 Pt, 置于 JSM-6360LV 电子显微镜下观察花粉赤道面、极面、表面纹饰和网孔形状, 并进行拍照。测量花粉极轴长(P)、赤道轴长(E)、网孔直径, 用 Image-J 测量。每种花型选取 30 粒花粉测量。

柱头的微观形态观察 取 2 种花型中即将开放的大花蕾各 5 朵保存于含 70% 乙醇的 FAA 固定

液中, 带回实验室后取出花柱, 与观察花粉同样步骤进行观察和拍照。

1.2.3 人工授粉及花粉管生长观察

选取具有长花柱和短花柱 2 种花型植株各 5 株, 每个植株分别选取 6 朵花在花朵开放前对花进行去雄处理, 然后用 40 目的纱网套袋, 待花开放后用镊子进行人工授粉, 对各花型进行以下 3 种处理: (1) 自交, 用同一植株的花粉授予同一植株的柱头, 选取每个植株前处理的 2 朵花进行自交授粉; (2) 型内异交, 用同一花型的不同植株的花粉授粉, 选取每个植株前处理的 2 朵花进行型内异交授粉; (3) 型间异交, 使用不同花型的花互相授粉, 选取每个植株前处理的 2 朵花进行型间异交授粉。对自交、同型异交和异型异交授粉处理 4 和 8 h 后将花柱与子房一同取下, 立即置于含 75% 乙醇的 FAA 固定液中, 随后用 10% 无水亚硫酸钠溶液进行沸水浴(90 °C~100 °C)处理, 透明软化 4 h 后, 用蒸馏水清洗干净。接着, 使用 0.1 mol/L 的脱色苯胺蓝染色 10 min, 最后用 75% 甘油封片, 在荧光显微镜(BX41, Olympus)下观察花粉管的生长情况, 利用 Image-Pro Plus 拍摄花粉管生长情况。

1.3 数据的统计分析

通过 Excel2021 对数据进行预处理, 所有数据均为平均值±标准差表示, 2 种花型和花粉特征参数

利用 R4.3.1 的 $t()$ 函数进行独立样本 t 检验比较差异显著性, 使用 $\text{cor}()$ 函数计算 Pearson 相关系数。使用 Excel2021 绘制花柱与花药高度分布图。总体交互指数使用 Excel 宏“RECIPRO-V20”进行计算^[25]。总体交互指数: 将长柱花的花柱高度和短柱花的花药与长柱花的花药和短柱花的花柱高度直接使用 Excel 宏“RECIPRO-V20”进行计算; 上层器官交互指数: 将长柱花的花柱高度和短柱花的花药高度与不参与比较的长柱花的花药高度和短柱花的花柱高度的平均值输到 RECIPRO-V20 直接计算; 下层器官交互指数: 将长柱花的花药高度和短柱花的花柱高度与不参与比较的长柱花的花柱高度和短柱花的花药高度的平均值输到 RECIPRO-V20 直接计算。

2 结果和分析

2.1 花部形态

通过观察野生扭肚藤自然种群, 解剖花发现, 扭肚藤存在长柱型(L 型)和短柱型(S 型) 2 种花型的花, 其中 L 型花柱高于花药, 柱头探出花冠筒外(图 2: A), 而 S 型花柱低于花药, 花药藏于花冠筒内(图 2: B)。2 种花型的花部特征测量值见表 1。在 2 种花型中, 柱头与花药位置间存在一定的空间分离(雌雄异位), 其中 S 型花的花柱与花药之间的距离更显著($t=12.06$, $P<0.001$)。S 型的花药高度显著高于 L 型($t=5.42$, $P<0.001$), 但是花药长度在 2 种花型中未呈现显著差异, 说明花药高度差异主要源于花丝延伸程度的差异。S 型的花柱高度显著低于 L 型($t=30.06$, $P<0.001$), L 型柱头高度显著低于 S 型($t=4.01$, $P<0.001$)。此外, 2 种花型的花冠筒直径

和花冠筒长度有显著差异, 花冠直径没有差异。2 种花型的整体交互指数为 $R=0.178$, 上层器官的交互指数为 $R=0.807$, 下层器官的交互指数为 $R=0.637$ 。交互指数越接近 1, 交互性关系越高。这表明扭肚藤雌雄交互性程度较差, 且上层器官的交互程度大于下层器官的交互程度, 即 L 型的花柱和 S 型的花药之间的对称性高于 L 型花药与 S 型花柱的对称性, 通过长、短柱花药高度和花柱长度分布图(图 3)也可以明显看出交互式雌雄异位程度差, 因此, 扭肚藤不存在精确的交互式雌雄异位, 为非典型二型花柱植物, 呈现出柱高二态的特征。

扭肚藤的花部特征参数的 Pearson 相关性分析表明(图 4), 在 L 型花中, 花药高度与花药长度、花柱高度、柱头高度、花冠筒长度和花冠直径都存在极显著的相关性, 其中与花冠筒长度的相关系数最大, 为 0.89, 但是在 S 型中花药高度仅与花冠筒的长度呈极显著相关, 相关系数为 0.77。说明 L 型与花冠筒的关联性比 S 型与花冠筒的关联性更突出。与 L 型花柱高度极显著相关的参数有花冠筒长度和花冠直径, 与花药长度呈显著相关, S 型花柱高度与花冠筒的长度显著相关。

2.2 花粉、花药附属特征

扭肚藤 2 种花型的花粉粒均以单粒形式存在, 2 种花型均为圆球形或近似圆球形(图 5: A, B), 极面观呈现 3 裂圆形, 具有三孔沟, 沟在中间变宽, 到两端变窄(图 5: C, E), 因此从形状上很难将 2 种花型的花粉粒分开, 2 种花型在花粉形态上并没有呈现明显的二型性。外壁纹饰呈现明显的网状纹饰, 纹饰形态不一, L 型表现出粗网状纹饰(图 5: D, H), S 型表现出细网状纹饰(图 5: F, J)。2 种花型花粉粒的极轴长表现出显著差异($t=9.60$, $P<$



图 2 扭肚藤 2 种花型的花。A: 长花柱型; B: 短花柱型; C: 长/短花柱花交互式雌雄异位, 左边是短花柱型, 右边是长花柱型。St: 柱头; An: 花药。标尺=1 cm

Fig. 2 Two morph flowers of *Jasminum elongatum*. A: L-morph; B: S-morph; C: Reciprocal herkogamy, the left is S-morph, and the right is L-morph. St: Stigma; An: Anther. Bar=1 cm

表 1 扭肚藤长/短花柱型花部及花粉特征

Table 1 Floral and pollen attributes of long-styled and short-styled flowers of *Jasminum elongatum*

特征 Character	长花柱型 L-morph	短花柱型 S-morph	t-test	自由度 df
花药高度 Anther height (mm)	17.97±2.50	21.40±2.40	5.42**	58
花柱高度 Style length (mm)	25.64±2.51	9.35±1.59	30.06**	58
花药-花柱距离 Anther-style distance (mm)	7.67±1.74	12.06±2.53	7.83**	58
花药长度 Anther length (mm)	3.40±0.56	3.46±0.44	0.42	58
柱头高度 Stigma height (mm)	1.86±0.45	2.41±0.60	4.01**	58
花冠筒直径 Corolla tube diameter (mm)	1.55±0.15	1.65±0.18	2.23*	58
花冠筒长度 Corolla tube length (mm)	21.18±2.66	23.04±2.74	22.67*	58
花冠直径 Corolla diameter (mm)	26.55±4.57	26.25±3.20	0.77	58
花粉数 Number of pollen grains per flower	14 520±704	13 843±863	1.36	8
胚珠数 Number of ovules per flower	2±0.0	2±0.0	0	8
花粉/胚珠比 Ratio of pollen to ovary (P/O)	7 260±352	6 922±431	1.36	8
花粉极轴长 Length of polar axis of pollen (P, μm)	31.56±4.29	42.41±4.46	9.60**	58
花粉赤道轴长 Length of equatorial axis of pollen (E, μm)	30.37±3.89	40.44±3.82	10.11**	58
极轴长/赤道轴长 P/E	1.05±0.14	1.05±0.08	0.17	58
极面网孔面积 Size of polar lumina (μm^2)	0.81±0.46	2.23±0.80	8.50**	58
赤道面网孔面积 Size of equatorial lumina (μm^2)	1.14±0.31	2.23±0.98	5.77**	58

n=30; *: $P<0.05$; **: $P<0.001$

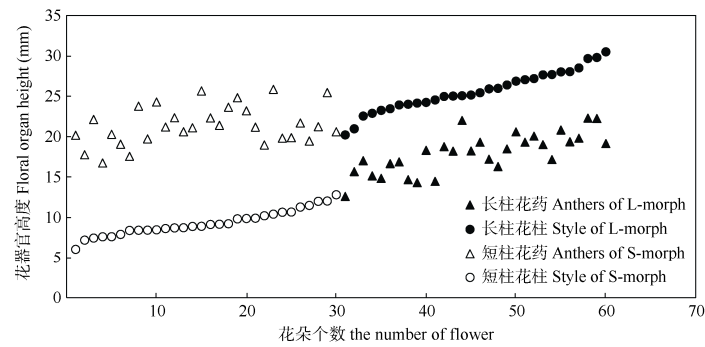


图 3 扭肚藤长/短柱花药和花柱高度分布

Fig. 3 Height distribution of style and anther of *Jasminum elongatum*

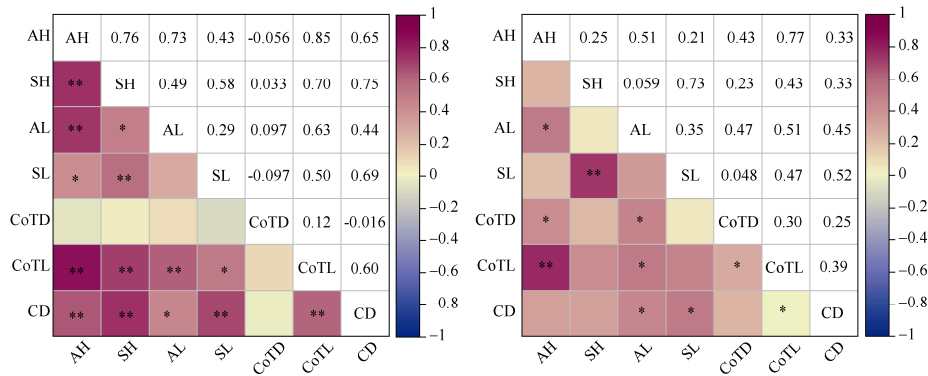


图 4 扭肚藤 2 种花型花部特征的 Pearson 相关性分析。左: 长柱型花; 右: 短柱型花。

Fig. 4 Pearson correlation analysis of floral traits in two floral morphs of *Jasminum elongatum*. Left: L-morph flower; Right: S-morph flower.

0.001), 赤道轴长亦呈现显著差异($t=10.11$, $P<0.001$) (表 1), 说明扭肚藤 S 型花粉粒大小显著大于 L 型花粉粒, 而 L 型花粉粒的网孔大小明显大

于 S 型。2 种花型的花粉外壁纹饰和大小呈现明显的二型性。

2 种花型的柱头表面分泌物较少, 且柱头顶

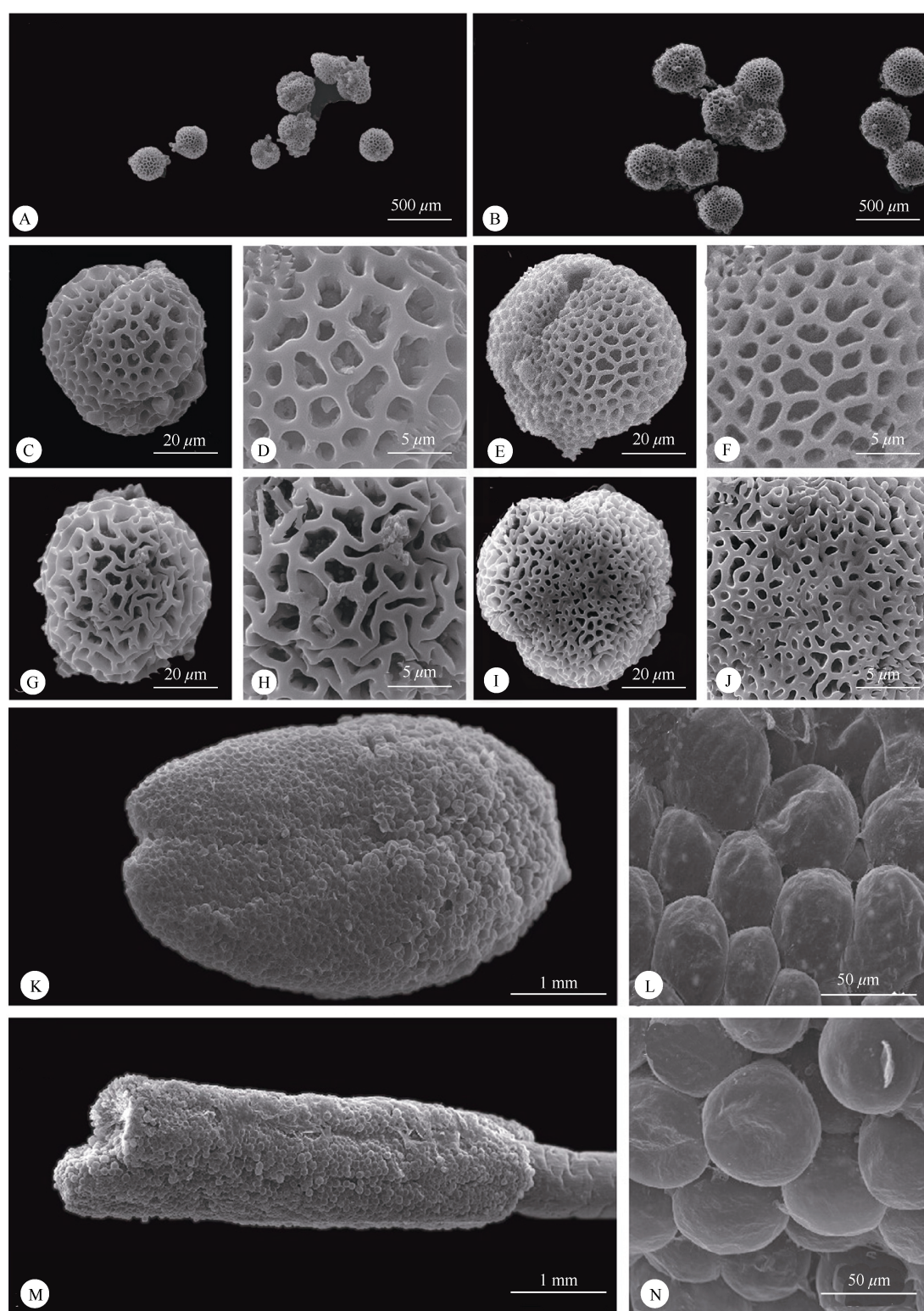


图 5 扫描电镜下扭肚藤长/短花柱型的花粉和柱头。A: 长柱花粉; B: 短柱花粉; C, D: 长柱花的花粉赤道面观; E, F: 短柱花的花粉赤道面观; G, H: 长柱花的花粉极面观; I, J: 短柱花的花粉极面观; K: 长柱柱头; M: 短柱柱头; L: 长柱乳突细胞; N: 短柱乳突细胞。

Fig. 5 Pollen grains and stigmas from L-morph and S-morph flowers of *Jasminum elongatum* under scanning electron micrographs. A: Pollen grains of L-morph flower; B: Pollen grains of S-morph flower; C, D: Equatorial view of pollen grains of L-morph flower; E, F: Equatorial view of pollen grain of S-morph flower; G, H: Polar view of pollen grain of L-morph flower; I, J: Polar view of pollen grain of S-morph flower; K: Stigma of L-morph flower; M: Stigma of S-morph flower; L: Papillae cells of L-morph flower; N: Papillae cells of S-morph flower.

端开裂。2种花型的柱头形态差异非常明显, L型柱头呈现明显的楔形(图5: K), S型柱头呈现明显的棍状(图5: M), 此外, L型的柱头高度明显要低于S型(表1), 其原因可能是由于扭肚藤花冠筒长, 而短柱的花柱位于花冠筒的中部靠下, 因此需要更长的柱头以获取花粉。柱头表面均有乳突细胞, 且2种花型乳突细胞差异不明显(图5: L, N)。扭肚藤2种花型的花粉大小、花粉纹饰具有花粉二型性, 柱头大小和柱头形态上具有柱头二型性。

2.3 扭肚藤的亲性和

扭肚藤的长花柱单花花粉总量为14 520粒, 短花柱为13 843粒, 长花柱和短花柱的胚珠数量

均为2(表1)。荧光显微镜观察表明, 人工授粉后L型和S型在自交及型内异交4 h后, 花粉粒在柱头上能正常萌发, 但花粉管在柱头上停止生长; 8 h后, 花粉管在自交和型内异交的生长情况均与4 h没有明显差异, 2个时期花粉管均表现出变形膨大, 胼胝质积累在花粉管顶端。2种花型的花粉管在自交和型内异交的柱头抑制位点均在柱头表面(图6: A~D, a~d)。扭肚藤L型/S型表现出严格的自交及型内不亲和现象, 而型间授粉4 h后花粉管正常生长, 胼胝质塞有规律地间隔分布(图6: E, e), 花粉管几乎全部到达花柱底部, 8 h后进入子房, 其中S型花粉管的生长情况较L型更好(图6: F, f)。

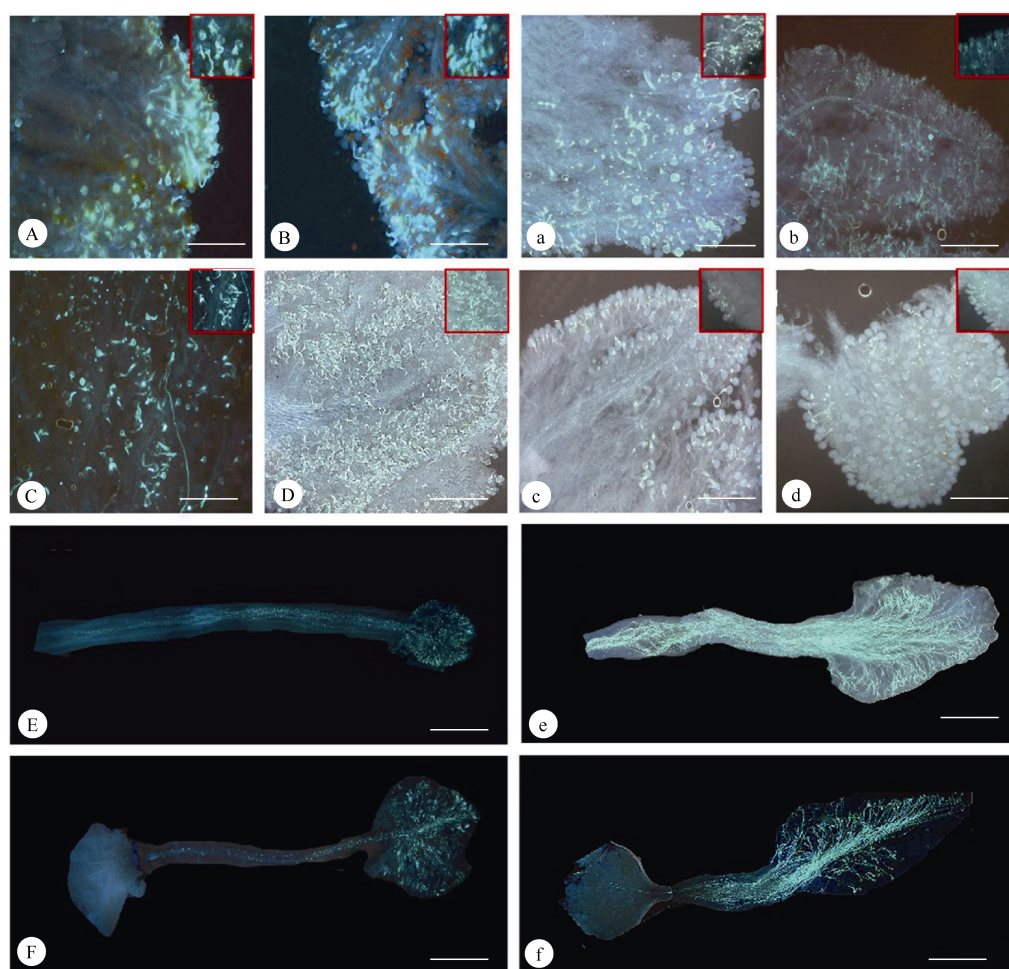


图6 扭肚藤人工授粉后花粉管的生长。A~F: 长柱型花; a~f: 短柱型花; A, a: 自交4 h; B, b: 自交8 h; C, c: 型内异交4 h; D, d: 型内异交8 h; E, e: 型间异交4 h; F, f: 型间异交8 h; 红框示花粉管顶端膨大。标尺=1 mm

Fig. 6 Growth of pollen tube of *Jasminum elongatum* after artificial pollination. A~F: L-morph flowers; a~f: S-morph flowers; A, a: Self-pollination at 4 h after pollination; B, b: Self-pollination at 8 h after pollination; C, c: Intra-morph cross-pollination treatment at 4 h after pollination; D, d: Intra-morph cross-pollination treatment at 8 h after pollination; E, e: Inter-morph cross-pollination treatment at 4 h after pollination; F, f: Inter-morph cross-pollination treatment at 8 h after pollination. Red boxes show expanded tips of pollen tube. Bars=1 mm

3 讨论和结论

3.1 扭肚藤为非典型的二型花柱植物

交互式雌雄异位是二型花柱最主要的识别特征,是二型花柱与其他柱头多态性相区别的关键因素^[26],该特征有利于传粉精确性,减少花粉的浪费,研究发现这种雌雄异位交互性的不精确性,可能会影响合法花粉粒的沉积,进而改变花型间的交配模式^[27]。而由于居群中交配型数量有限和有效传粉者的匮乏等因素的影响,这种雌雄异位会表现出不稳定性^[28]。在本研究中根据扭肚藤的长/短柱型花柱和花药的交互指数结合花柱与花药高度分布图,两型间并不呈现精确的交互式雌雄异位,上层器官的交互关系大于下层器官,说明长花柱型的花柱高度和短花柱型花药高度的对称变异程度小于长花柱型的,总体交互雌雄异位发生了一定的变异。同时该种两型间的花药高度有极显著差异,亦不完全符合柱高二态的定义,因此认为扭肚藤是非典型的二型花柱植物。

在异型花柱的植物中,花冠筒的形态和高度与传粉者口器有密切关联,因此绝大部分短吻昆虫由于花冠筒的限制成为次优传粉者,同时也成为花型间的雌雄异位变异的因素^[29]。此外,大部分二型花柱植物的 S 型花较 L 型花更大,因为 S 型的柱头位置低,相对更难接受到花粉,而增大花型有利于促进柱头接受来自传粉昆虫携带的花粉以补偿花粉流的不对称性^[30]。然而,扭肚藤中 2 种花型的花冠大小并没有显著差异,因此认为扭肚藤中花的大小并非补偿花粉流不对称性的因素。与典型的二型花柱植物相比,扭肚藤花冠筒更为细长,且长柱花冠筒直径小于短柱型花冠筒,因此推测细长的花冠筒导致传粉者(蛾类)不易接触到花粉,或即使能够接触到花粉也会由于狭窄的筒壁造成花粉损失,而高花药有利于传粉者获取花粉且会降低花粉损失。因此,下层器官的变异结果很可能由长花柱型的花药高度伸长所致,但仍需要进一步的实验证据支持。Valois-Cuesta 等^[31]在对 *Palicourea demissa* 的分析中发现,决定交互式雌雄异位的花柱高度和花药高度都与花冠筒的高度相关,认为花药的相对位置是由于花丝基部与花冠筒相连,因此 2 种花药的高度都会随着花冠筒高度的增加而升高。本研究中扭肚藤的花药高度和花柱高度也与花冠筒高度相关,与其研究结果一致。

3.2 扭肚藤花的附属特征多态性

在扭肚藤中花粉和柱头的微观形态观察中发现花粉形状为圆球形或近圆球形,花粉壁纹饰呈现网状,这与前人^[32]研究结果一致,且本研究中短柱型花粉大小显著大于长花柱型。有研究认为长花柱型中较小的花粉是对短柱较低花柱的一种适应,源于短花柱型较低的花柱相比长花柱型更难接触到花粉,而短花柱型更大的花粉也为花粉萌发后通过长柱花的较长花柱提供更多的能量,以便实现更有效的传粉^[33-34]。此外,在扭肚藤 2 种花型的柱头中发现短柱型比长柱型更长,原因可能是由于短柱型的柱头位置低且花冠筒较细,为了适应形态和位置关系以便有效获取花粉,需要更长的柱头来补偿低位造成的花粉损失。

3.3 扭肚藤对花粉的不亲和性

人工授粉的实验结果表明扭肚藤存在严格的异型自交不亲和。当长柱型和短柱型分别进行自交和型内不合法授粉时,花粉会在柱头的不同位置停止生长,不亲和反应抑制位点不一致在茜草科(Rubiaceae)和报春花属(*Primula*)的研究中均有报道^[35]。但在扭肚藤自交和型内异交不合法授粉后并没有出现这种抑制位点不一致的现象,扭肚藤的长/短柱型不亲和花粉管在自交和型内异交授粉后出现扭曲变形和胼胝质塞顶端膨大,无明显差异。已有的研究表明二型花柱植物中控制花柱长度的基因同时决定了短柱型的自交不亲和性,且该基因均为半合子遗传结构,即在隐性单倍型中不存在等位基因^[10]。最新的研究在同属于木犀科(Oleaceae)的木犀榄(*Olea europaea*)中鉴定到了控制二型性自交不亲和的基因(*GA2ox*),有趣的是,该基因同样为半合子遗传结构^[36]。鉴于素馨属与木犀榄较近的系统发育关系,推测扭肚藤的短柱型个体中自交不亲和性很可能与该基因相关,且 2 种花型中存在相互独立的型内自交不亲和机制。

综上,扭肚藤不具有精确的交互式雌雄异位,是形态上呈现部分柱高二态特征的非典型的二型花柱植物;其花粉大小和纹饰与柱头形态、大小等在 2 种花型间存在差异;具有严格的异型自交不亲和系统,能通过物理和生理特征使合法的型间传粉得到充分的保证。前人对素馨属的研究表明 *J. fruticans* 和 *J. odoratissimum* 为典型的二型花柱植物^[37],且 *J. fruticans* 处于素馨属系统发育关系的基部位置^[38],因此推测二型花柱应该为素馨属的原始状

态, 而扭肚藤非典型二型花柱自祖先的二型花柱演化而来。本研究结果为探究二型花柱的进化提供了新的案例, 有助于理解植物繁育系统的进化模式及生态适应意义。

参考文献

- [1] LLOYD D G. Self- and cross-fertilization in plants. II: The selection of self-fertilization [J]. *Int J Plant Sci*, 1992, 153(3): 370–380. doi: 10.1086/297041.
- [2] HOLSINGER K E, FELDMAN M W, CHRISTIANSEN F B. The evolution of self-fertilization in plants: A population genetic model [J]. *Am Nat*, 1984, 124(3): 446–453. doi: 10.1086/284287.
- [3] BARRETT S C H. Sexual interference of the floral kind [J]. *Heredity*, 2002, 88(2): 154–159. doi: 10.1038/sj.hdy.6800020.
- [4] ZHANG D Y. *Plant Life History Evolution and Reproductive Ecology* [M]. Beijing: Science Press, 2004: 318–331. [张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版, 2004: 318–331.]
- [5] DARWIN C R. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species [M]. London: John Murray, 1877: 1–13.
- [6] GEBER M A, DAWSON T E, DELPH L F. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants [M]. Berlin: Springer, 1999: 1–31. doi: 10.1007/978-3-662-03908-3.
- [7] LLOYD D G, WEBB C J. The Evolution of Heterostyly [M]. Berlin: Springer, 1992: 151–178. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2_6.
- [8] SAKAI S, TOQUENAGA Y. Heterostyly: Speciation within a species [J]. *Popul Ecol*, 2004, 46(3): 253–262. doi: 10.1007/s10144-004-0191-y.
- [9] BRENNAN A C. Distyly supergenes as a model to understand the evolution of genetic architecture [J]. *Am J Bot*, 2017, 104(1): 5–7. doi: 10.3732/ajb.1600363.
- [10] KAPPEL C, HUU C N, LENHARD M. A short story gets longer: Recent insights into the molecular basis of heterostyly [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(21/22): 5719–5730. doi: 10.1093/jxb/erx387.
- [11] MILET-PINHEIRO P, DE ANDRADE PENANTE D C, SCHLINDWEIN C. Low legitimate pollen flow in distylic *Turnera hermannotides* (Passifloraceae) and its consequences on fruit and seed set [J]. *Flora*, 2013, 208(10–12): 570–578. doi: 10.1016/j.flora.2013.09.005.
- [12] BARRETT S C H. ‘A most complex marriage arrangement’: Recent advances on heterostyly and unresolved questions [J]. *New Phytol*, 2019, 224(3): 1051–1067. doi: 10.1111/nph.16026.
- [13] MAST A R, CONTI E. The primrose path to heterostyly [J]. *New Phytol*, 2006, 171(3): 439–442. doi: 10.1111/j.1469-8137.
- [14] ORNDUFF R. Heterostyly and pollen flow in *Hypericum aegypticum* (Guttiferae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 1975, 71(1): 51–57. doi: 10.1111/j.1095-8339.1975.tb00938.x.
- [15] BAKER H G. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. The Plumbaginaceae [J]. *Evolution*, 1966, 20(3): 349–368. doi: 10.1111/j.1558-5646.
- [16] CHARLESWORTH D, CHARLESWORTH B. A model for the evolution of distyly [J]. *Am Nat*, 1979, 114(4): 467–498. doi: 10.1086/283496.
- [17] SCOTT ARMBRUSTER W, PÉREZ-BARRALES R, ARROYO J, et al. Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): A new twist on heterostyly [J]. *New Phytol*, 2006, 171(3): 581–590. doi: 10.1111/j.1469-8137.
- [18] YUAN S, BARRETT S C H, DUAN T T, et al. Ecological correlates and genetic consequences of evolutionary transitions from distyly to homostyly [J]. *Ann Bot*, 2017, 120(5): 775–789. doi: 10.1093/aob/mcx098.
- [19] GUITIÁN J, GUITIÁN P, MEDRANO M, et al. Floral biology of the distylous mediterranean shrub *Jasminum fruticans* (Oleaceae) [J]. *Nord J Bot*, 1998, 18(2): 195–201. doi: 10.1111/j.1756-1051.
- [20] THOMPSON J D, DOMMÉE B. Morph-specific patterns of variation in stigma height in natural populations of distylous *Jasminum fruticans* [J]. *New Phytol*, 2000, 148(2): 303–314. doi: 10.1046/j.1469-8137.
- [21] RAJU P S, RAJU A J S. Floral biology and pollination of *Jasminum angustifolium* Willd. and *J. cuspidatum* Rottler (Oleaceae) [J]. *Discovery*, 2022, 58(320): 893–897.
- [22] HEILING A M, HERBERSTEIN M E. Floral quality signals lure pollinators and their predators [J]. *Ann Zool Fenn*, 2004, 41(2): 421–428.
- [23] GANGULY S, BARUA D. High herkogamy but low reciprocity characterizes isoplethic populations of *Jasminum malabaricum*, a species with stigma-height dimorphism [J]. *Plant Biol*, 2020, 22(5): 899–909. doi: 10.1111/plb.13127.
- [24] AYAZ M, SADIQ A, JUNAID M, et al. Neuroprotective and anti-aging potentials of essential oils from aromatic and medicinal plants [J]. *Front Aging Neurosci*, 2017, 9: 168. doi: 10.3389/fnagi.2017.00168.
- [25] SÁNCHEZ J M, FERRERO V, NAVARRO L. Quantifying reciprocity in distylous and tristylous plant populations [J]. *Plant Biol*, 2013, 15(3): 616–620. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00720.x.
- [26] ARROYO J, BARRETT S C H, HIDALGO R, et al. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae) [J]. *Am J Bot*, 2002, 89(8): 1242–1249. doi: 10.3732/ajb.89.8.1242.
- [27] FURTADO M T, MATIAS R, PÉREZ-BARRALES R, et al. Do reciprocal herkogamy and pollinators affect legitimate pollen flow in

- distylous species of Rubiaceae? [J]. Bot J Linn Soc, 2021, 196(4): 524–539. doi: 10.1093/botlinnean/boab004.
- [28] MATIAS R, PÉREZ-BARRALES R, CONSOLARO H. Patterns of variation in distylous traits and reproductive consequences in *Erythroxylum* species and populations [J]. Am J Bot, 2020, 107(6): 910–922. doi: 10.1002/ajb2.1478.
- [29] SIMÓN-PORCAR V I, SANTOS-GALLY R, ARROYO J. Long-tongued insects promote disassortative pollen transfer in style-dimorphic *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae) [J]. J Ecol, 2014, 102(1): 116–125. doi: 10.1111/1365-2745.12179.
- [30] CASTRO C C, OLIVEIRA P E A M, ALVES M C. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic rain forest, SE Brazil [J]. Plant Biol, 2004, 6(6): 755–760. doi: 10.1055/s-2004-830349.
- [31] VALOIS-CUESTA H, SORIANO P J, ORNELAS J F. Dimorphisms and self-incompatibility in the distylous species *Palicourea demissa* (Rubiaceae): Possible implications for its reproductive output [J]. J Plant Res, 2011, 124(1): 137–146. doi: 10.1007/s10265-010-0359-9.
- [32] WEI Z X, ZHOU Z K, BAI P Y. Studies on the pollen morphology of plants of the genus *Jasminum* [J]. Acta Bot Yunnan, 1988, 10(3): 271–279. [韦仲新, 周浙昆, 白佩瑜. 素馨属植物花粉形态的研究 [J]. 云南植物研究, 1988, 10(3): 271–279.]
- [33] GANDERS F R. The biology of heterostyly [J]. New Zealand J Bot, 1979, 17(4): 607–635. doi: 10.1080/0028825x.1979.10432574.
- [34] CRUDEN R W, LYON D L. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems [J]. Oecologia, 1985, 66(2): 299–306. doi: 10.1007/BF00379868.
- [35] BAWA K S, BEACH J H. Self-incompatibility in the Rubiaceae of a tropical forest [J]. BioScience, 1984, 34(4): 257–259. doi: 10.2307/1309467.
- [36] CASTRIC V, BATISTA R A, CARRÉ A, et al. The homomorphic self-incompatibility system in Oleaceae is controlled by a hemizygous genomic region expressing a gibberellin pathway gene [J]. Curr Biol, 2024, 34(9): 1967–1976. doi: 10.1016/j.cub.2024.03.047.
- [37] OLESEN J M, DUPONT Y L, EHLERS B K, et al. Heterostyly in the Canarian endemic *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae) [J]. Nord J Bot, 2003, 23(5): 537–539. doi: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00431.x.
- [38] XU X M, HUANG H C, LIN S Q, et al. Twelve newly assembled jasmine chloroplast genomes: Unveiling genomic diversity, phylogenetic relationships and evolutionary patterns among Oleaceae and *Jasminum* species [J]. BMC Plant Biol, 2024, 24(1): 331. doi: 10.1186/s12870-024-04995-9.