

中甸刺玫和川滇蔷薇的繁育系统比较研究

伍翔宇^{1,2,3}, 陈敏^{2,3}, 王其刚^{2,3}, 周宁宁^{2,3}, 张婷^{2,3}, 晏慧君^{2,3},
邱显钦^{2,3}, 李淑斌^{2,3}, 张颢^{2,3}, 蹇洪英^{2,3,*}, 唐开学^{2,3,*}

(¹ 云南农业大学园林园艺学院, 昆明 650201; ² 云南省农业科学院花卉研究所, 云南省花卉育种重点实验室, 昆明 650205; ³ 国家观赏园艺工程技术研究中心, 昆明 650205)

摘要: 中甸刺玫 (*Rosa praelucens* Byhouwer) 和川滇蔷薇 (*R. soulieana* Crép.) 是中国西南横断山地区具有代表性的两种蔷薇属植物。对二者进行花形态观测、访花昆虫观察和控制性人工授粉试验, 以研究其繁殖生物学特征。结果表明: 川滇蔷薇呈伞房状花序, 单花小, 白色, 雌雄蕊近等长; 单花寿命 3~4 d, 花开当午午后停止散粉; 柱头在第 2 天起具可授性, 4 d 失活; 花粉胚珠比 (P/O) 为 11 120.5; 访花昆虫主要是蜜蜂和蝴蝶。中甸刺玫花单生、花大, 常有半重瓣现象, 粉红色, 花色随开放过程渐淡, 柱头远短于雄蕊, 位于萼筒口; 单花寿命 6~7 d, 花开后 3 d 停止散粉; 柱头可授性自花开后可维持 4 d; P/O 为 12 485.7; 访花昆虫主要是熊蜂。中甸刺玫和川滇蔷薇都是虫媒植物, 均不能进行无融合生殖和自动自花传粉; 同株异花自交和异株异花授粉均可结实。同株异花自交可显著降低川滇蔷薇和中甸刺玫的单果种子数, 对川滇蔷薇的种子 (瘦果) 单粒质量无影响, 却显著增加了中甸刺玫的种子 (瘦果) 单粒质量。川滇蔷薇的河谷生境使其受到的传粉限制较低, 中甸刺玫则进化出了一系列适应高海拔环境传粉限制的繁殖生物学特征。

关键词: 中甸刺玫; 川滇蔷薇; 繁育系统; 虫媒; 同株异花自交; 异株异花授粉

中图分类号: S 685.12

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 10-2075-10

Comparative Study on the Breeding Systems of *Rosa praelucens* and *Rosa soulieana*

WU Xiang-yu^{1,2,3}, CHEN Min^{2,3}, WANG Qi-gang^{2,3}, ZHOU Ning-ning^{2,3}, ZHANG Ting^{2,3}, YAN Hui-jun^{2,3}, QIU Xian-qin^{2,3}, LI Shu-bin^{2,3}, ZHANG Hao^{2,3}, JIAN Hong-ying^{2,3,*}, and TANG Kai-xue^{2,3,*}

(¹ College of Horticulture and Landscape, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; ² Flower Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences/Yunnan Key Laboratory for Flower Breeding, Kunming 650205, China; ³ National Engineering Research Center of Ornamental Horticulture, Kunming 650205, China)

Abstract: *Rosa praelucens* Byhouwer and *R. soulieana* Crép. are two representative wild rose species in the Hengduan Mountains, Southwestern China. Floral morphology and visiting insects were observed and artificial pollination was carried out in order to investigate their breeding systems. The results were as the follows: *R. soulieana* had white small flowers in corymb, styles of which were subequal to stamens in length. A single flower last 3–4 days and only scattered pollens in the morning of the first

收稿日期: 2014-07-25; **修回日期:** 2014-08-18

基金项目: 国家自然科学基金地区项目 (31260198); 云南省科技攻关项目 (2011BB013); 国家高技术研究发展计划 (‘863’) 项目 (2011AA100208); 云南省农业科学院创新团队专项 (YAAS2014TD002)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: ynwildflower@aliyun.com; kxtang@hotmail.com)

open day. The stigmas had receptivity on the second day after blooming and became inactivated on the fourth day. The ratio of pollen to ovule (P/O) was 11 120.5. The main visiting insects for *R. soulieana* were honey bees and butterflies. *R. praelucens* had much larger crimson single flowers, often semi-doubled and petal color of which gradually faded with senescence. The stigmas were much shorter than the stamens and located at the entrance of hypanthium. A single flower could last 6 – 7 days and keep scattering pollens for 3 days after blooming. The stigma maintained viability for 4 days. P/O of *R. praelucens* was 12 485.7; The main visiting insect was bumble bees. Both *R. praelucens* and *R. soulieana* were entomophilous plants, neither agamospermy nor autogamy. Flowers pollinated with pollens either from other flowers in the same plant or from other plants could fruit, which suggested that both species were geitonogamy selfing and xenogamy. Geitonogamy selfing significantly reduced achenes per hip of both species. However, it had little effect on achene weight of *R. soulieana* and significantly increased the achene weight of *R. praelucens*. *R. soulieana* had endured less pollination restriction in its popular valley habitat while *R. praelucens* had evolved a series of breeding features to adapt the restriction of pollination in habitats with higher altitude.

Key words: *Rosa praelucens*; *Rosa soulieana*; breeding system; entomophily; geitonogamy selfing; xenogamy

繁育系统是决定植物遗传多样性及遗传结构的重要因子之一 (Loveless & Hamrick, 1984), 是植物进化路线和表征变异的重要决定性因素 (Wyatt, 1983; 艾洪莲, 2010), 对研究花的适应性、物种形成机制和濒危植物保护生物学有非常重要的作用 (何亚平和刘建全, 2003)。植物繁育系统对环境所表现出的适应性较为复杂, 高山地区环境条件恶劣且可预见性低, 为研究繁育系统的适应性和进化机制提供了一个较好的试验平台 (何亚平等, 2005)。

虽然全世界蔷薇属 (*Rosa* L.) 植物有近 200 种 (Ku & Robertson, 2003; Wissemann, 2003), 但目前人们对其繁育系统和传粉关系的研究主要集中在月季栽培品种上, 很少对野生种进行研究。自然界常见的 5 种繁育系统无融合生殖 (agamospermy)、自动自花授粉 (automatic autogamy)、促进 (被动) 自花授粉 (facillitated autogamy)、同株异花授粉 (geitonogamy) 和异株异花授粉 (xenogamy) 在蔷薇属野生种中均有报道 (MacPhail & Kevan, 2009)。如玫瑰 (*Rosa rugosa*) 可进行无融合生殖, 一些种类特别是多倍体种类具有自交和异交两种繁育系统, 这说明蔷薇属植物的繁育系统比较复杂, 种间差异较大。中国是世界蔷薇属植物的分布中心之一, 拥有 95 个蔷薇野生种及其变种和变型 (Ku & Robertson, 2003), 是月季育种的资源宝库 (Brichet, 2003)。但鲜有对蔷薇属野生植物繁育系统的研究, 仅见王其刚等 (2012) 对云南特有的大花香水月季 (*R. odorata* var. *gigantea*) 进行了柱头授粉率和花粉管生长途径的荧光观测。

中甸刺玫 (*R. praelucens* Byhouwer) 和川滇蔷薇 (*R. soulieana* Crép.) 是中国西南横断山地区两种代表性蔷薇属植物。二者在形态特征、种群大小和分布格局上有着各自显著的特征和较大的差异。中甸刺玫为蔷薇属小叶组 (Section *Microphyllae* Crép.) 大型直立树状灌木, 是中甸高原的特有种, 天然分布仅限于海拔 3 200 m 左右的小中甸坝子和热水塘坝子 (李树发, 2012; 李树发等, 2013), 被《中国物种红色名录》列为“易危 VU D2”植物 (汪松和解焱, 2004)。川滇蔷薇是蔷薇属合柱组 (Section *Synstylae* DC.) 直立开展灌木, 广泛分布于中国西南山地, 主要分布在横断山地区的怒江、澜沧江、金沙江、大渡河和岷江等干旱河谷及其支流的河岸、山坡路边和灌丛, 是横断山区干旱河谷的乡土灌木和优势种 (周志琼等, 2009)。那么, 除了系统发育和遗传因素外, 二者在繁殖生物学特征, 特别是繁育系统上是否存在显著差异? 繁育系统与其形态特征和分布格局间是否存在

相关性？对这两种蔷薇进行相应的研究，不仅可为高山地区植物繁育系统的适应性和进化机制提供数据支持，还可为研究蔷薇属植物在横断山地区的遗传分化和地理分布格局的形成，提供繁殖生物学方面的证据，同时也是对这两种重要的蔷薇野生资源进行保护和进一步利用的基础。

1 材料与方法

1.1 试验样地

野外观察和控制试验在云南迪庆州香格里拉进行。其中中甸刺玫的样地位于香格里拉县小中甸，川滇蔷薇的样地位于香格里拉县尼西乡金沙江一条支流的沟谷中，为川滇蔷薇在横断山地区分布的典型生境。

1.2 花形态特征观测

2010—2013 年，对分别分布在上述两个地点的中甸刺玫和川滇蔷薇自然居群进行开花物候和单花花期观察；同时记录花部各器官在开花过程中的变化，观察花的开放式样，有无气味等。

2013 年 6 月在野外分别随机观察盛花期的 5 个植株，每个植株随机取 10 朵花，测量其花形态特征各参数。

1.3 繁育系统检测

1.3.1 花粉胚珠比 (P/O) 检测

2013 年 6 月于野外分别选取中甸刺玫和川滇蔷薇各 5 个植株，在每株上随机选取 10 个即将散粉的花蕾，统计花药数和胚珠数，并从每个蕾中随机挑选 10 个雄蕊用 FAA 溶液固定于 2 mL 离心管中，带回实验室。将每朵花 10 个雄蕊所散的全部花粉配成 1.5 mL 的悬浮液，取 100 μ L 稀释至 1 mL 后，每次吸取 20 μ L，在显微镜下统计花粉数。每个样统计 10 次，取其均值。每朵花的花粉数 = 样品花粉数均值 $\times 750 \times$ 花药数/10。物种的花粉胚珠比 (P/O) = 花粉数/胚珠数。

1.3.2 花粉活力检测

同上筛选的 5 个植株，在每株上随机固定 10 个花蕾，从早上 9:00 花初开自然散粉时每隔 2 h 收集花粉 1 次，用萌发法进行花粉活力检测。花粉萌发的母液配制方法为：HBO₃ 0.1 g、Ca(NO₃)₂·4H₂O 0.3 g、MgSO₄·7H₂O 0.2 g、KNO₃ 0.1 g、蒸馏水 100 mL。工作液为：母液 1 mL + 10% 蔗糖溶液 9 mL。

1.3.3 柱头活力检测

用授粉观测结实率的方法进行检测：同筛选的 5 个植株，在每株上随机选择 60 朵成熟度一致的花朵，去雄后立即套袋。每天对其中 15 朵花用来自其它植株的花粉进行授粉，第 2 天再重复授粉 1 次，授粉后继续套袋。统计坐果情况，从而推断柱头活力的最佳时间及持续时间。

1.3.4 控制性人工授粉试验

(1) 无融合生殖检测：随机选定 5 个植株，在每个植株上选 20 个花蕾，去雄后用牛皮纸进行套袋。

(2) 主动自花授粉检测：同上选取 20 个花蕾，不去雄直接套袋。

(3) 风媒、虫媒检测：在每个选定的植株上（同上）随机选取 20 个花蕾，去雄后用能通风透气的尼龙网袋套袋，防止昆虫进入。

(4) 被动自花、同株异花、异株异花授粉检测：选取 5 个植株，在每株上选 20 个花蕾进行套袋，在花开后开始散粉时，用自己的花粉对柱头进行人工授粉，连续授粉 3 d；另选取 20 个花蕾去

雄后进行套袋,在柱头具有可授性时用同一株上其它花的花粉进行人工授粉,连续授粉 3 d;再选取 20 个花蕾去雄后进行套袋,在柱头具有可授性时用来自其它某一植株的花粉进行人工授粉,连续 3 d。

(5) 自然对照:不套袋不处理,在自然状态下进行传粉。

(6) 坐果率调查:授粉试验结束后 7~10 d,小心取下纸袋,让果实自然生长发育。2013 年 9 月中旬,在果实成熟但尚未脱落前收取以上所有处理的果实,统计果实数量,坐果率(%)=果实数/处理的花数 $\times 100$,并统计每个果实中成熟的种子数。

1.3.5 传粉昆虫初步观察

2013 年 6 月于野外记录访问中甸刺玫和川滇蔷薇的昆虫种类及时间。

1.3.6 近交衰退检测

为了检验近交对中甸刺玫和川滇蔷薇繁殖成功的影响,分别对同株异花和异株异花授粉处理所获果实的大小、单果所含种子的数量及种子质量进行测(称)量比较。

1.4 统计分析

用 Excel 统计软件包计算数据的平均值,结果用平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)表示。用 Nonparametric Test 中 1-Sample K-S 检验数据是否符合正态分布,对符合正态分布的数据用 Independent *t*-test 比较两组数据间的差异。

2 结果与分析

2.1 中甸刺玫和川滇蔷薇的开花物候、花期及形态比较

中甸刺玫比川滇蔷薇的开花期晚,单株开花时间和单花期均长,但物种的开花期更集中。二者在花朵大小、花色等形态特征上均有显著差异(图 1,图 2,表 1)。

川滇蔷薇的花呈伞房花序,位于花序顶端的花最先开放,有明显香味。单花平均直径为 3.80 cm,花瓣 5,白色;雌蕊淡绿白色,合生直立,柱头白色;雄蕊花丝淡黄色,花药黄色或金黄色;雄蕊与花柱近等长(图 1, a)。在所观测地点的花期为 6 月 10—30 日,花蕾显色后第 2 天即开放。单花于早上温度开始上升时陆续开放,9—11 时完全打开,打开后即开始散粉,午后花药干瘪,停止散粉。花瓣在开放后 3~4 d 开始萎蔫脱落。果实在授粉后 2~3 个月成熟,自然状态下的坐果率为 72%。

中甸刺玫的花单生,香味不明显,平均直径为 11.14 cm,花瓣一般为 5,粉红色,但常有半重瓣现象出现;雌蕊淡绿白色,很短,仅白色柱头簇生于萼筒口;雄蕊花丝绿白色,远长于柱头,花药黄色(图 2, b)。花期 6 月 20 日—7 月 3 日。花蕾显色后 2~3 d 开放,刚开时花瓣色较深,随开放过程渐变淡,脱落前变浅粉色。单花于早上温度开始上升后陆续开放,当天即可完全打开。花开放后 1 h 左右开始散粉,第 2 天花药变色,第 3 天干瘪,停止散粉。花瓣在花开后 6~7 d 开始脱落。果实在授粉后 3~4 月成熟,自然状态下坐果率为 68%。

2.2 中甸刺玫和川滇蔷薇的 P/O 比较

中甸刺玫和川滇蔷薇在单花柱头数、雄蕊数、单个花药所含花粉量以及花粉/胚珠(P/O)方面均有显著差异($P < 0.05$)。中甸刺玫平均每朵花有柱头 61.3 个,雄蕊 139.2 个,单个花药可产生花粉 5 400 粒,单朵花大约可产生花粉 754 960 粒,P/O 为 12 485.7(表 1)。川滇蔷薇平均每朵花的柱头数为 24.0 个,雄蕊数为 93.7 个,单个花药可产生花粉约 2 820 粒,每朵花可产生花粉 264 380 粒,P/O 为 11 120.5。因此,中甸刺玫与繁育相关的指标均显著大于川滇蔷薇。



图1 川滇蔷薇的花形态及传粉昆虫

Fig. 1 Floral morphology and visiting insects of *Rosa soulieana*

图2 中甸刺玫的花形态及传粉昆虫

Fig. 2 Floral morphology and visiting insects of *Rosa praelucens*

表1 中甸刺玫和川滇蔷薇花形态及 P/O 比较

Table 1 Comparison of flower morphological characteristics and P/O between *R. praelucens* and *R. soulieana*

种类 Species	花瓣数 Petal number	柱头数 Stigma number	雄蕊数 Stamen number	花直径/cm Flower diameter	单花药花粉数/ ($\times 10^3$) Pollen number per sac	单花花粉数/ ($\times 10^3$) Pollen number per flower	花粉/胚珠 (P/O)
中甸刺玫 <i>R. praelucens</i>	5.9 ± 1.1 a	61.3 ± 10.2 a	139.2 ± 21.0 a	11.14 ± 0.75 a	5.40 ± 0.58 a	754.96 ± 152.81 a	$12\ 485.7 \pm 2\ 601.7$ a
川滇蔷薇 <i>R. soulieana</i>	5.0 ± 0.0 a	24.0 ± 3.4 b	93.7 ± 9.2 b	3.82 ± 0.51 b	2.82 ± 0.29 b	264.38 ± 37.96 b	$11\ 120.5 \pm 2\ 013.9$ b

注：数据为平均值 \pm 标准误；同列不同字母表示两种蔷薇差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Data were means \pm SE. The different letters in the same column indicated significant difference between the two species ($P < 0.05$).

2.3 中甸刺玫和川滇蔷薇的花粉活力和柱头可授性比较

中甸刺玫和川滇蔷薇的花粉活力持续时间及随时间的变化方式差异显著。从图 3 可知, 川滇蔷薇的花粉在刚散粉的上午 9: 00 萌发率最高, 达 88.86%, 缓慢下降至中午 11: 00 的 87.98%, 下午 13: 00 后迅速下降至 8.85%, 15: 00 仅为 5.4%。中甸刺玫的花粉在第 1 天能维持较高的萌发率, 早上花刚开时的花粉萌发率为 54.5%, 中午 11: 00 时为 31.3%, 此后收集的花粉的萌发率上升为 86.95%, 15: 00 时花粉的萌发率仍高达 79.83%。

柱头可授性试验结果(图 4)表明, 川滇蔷薇在开花第 1 天(人工套袋后第 1 天)柱头可授性为 0, 2 d 时的为 55%, 3 d 时为 40%, 4 d 时柱头完全干枯。中甸刺玫在开花第 1 天柱头可授性为 25%, 2 d 时为 32.5%, 3 d 后开始下降, 且植株间差异较大($P < 0.05$)。

2.4 中甸刺玫和川滇蔷薇人工授粉结果

由表 2 可知, 中甸刺玫和川滇蔷薇去雄套袋、不去雄套袋和去雄后套网袋均无植株结实, 表明二者均不能进行无融合生殖、自动自花授粉和风媒传粉。同时, 二者的同株同花授粉试验的坐果率也为 0, 说明中甸刺玫和川滇蔷薇也不是被动自花授粉植物。川滇蔷薇的同株异花授粉试验有 1 株没有坐果, 坐果植株的坐果率平均为 41.25%; 异株异花人工授粉的植株全部结实, 平均坐果率为 65.00%。中甸刺玫的同株异花授粉试验有 2 株没有坐果, 坐果植株的人工授粉坐果率为 56.67%; 同株异花授粉不坐果的植株在异株异花人工授粉时也没有坐果, 同株异花授粉坐果的植株在异株异花授粉时均坐果, 异株异花授粉坐果植株的平均坐果率为 75.00%。因此, 川滇蔷薇和中甸刺玫大部分植株均是既可进行异交, 也可进行同株异花自交。

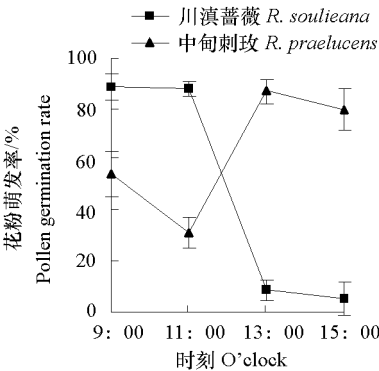


图 3 中甸刺玫和川滇蔷薇花粉活力检测
Fig. 3 Pollen viability of *R. praelucens* and *R. soulieana*

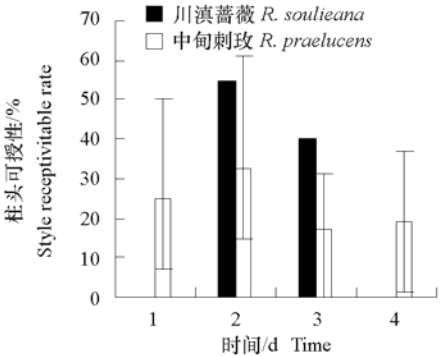


图 4 中甸刺玫和川滇蔷薇柱头可授性检测
Fig. 4 Stigma receptivity of *R. praelucens* and *R. soulieana*

表 2 中甸刺玫和川滇蔷薇人工授粉坐果率比较

Table 2 Fruit set percentage in controlled artificial pollination of <i>R. praelucens</i> and <i>R. soulieana</i> %					
物种 Species	去雄套袋 Bagging after emasculatation	不去雄套袋 Bagging without emasculatation	去雄套网袋 Nilon bagging after emasculatation	同株异花授粉 Pollination with pollens from other flowers in the same plant	异株异花授粉 Pollination with pollens from other plant
川滇蔷薇 <i>R. soulieana</i>	0	0	0	41.25 ± 34.73	65.00 ± 25.74
中甸刺玫 <i>R. praelucens</i>	0	0	0	56.67 ± 32.53	75.00 ± 8.66

2.5 中甸刺玫和川滇蔷薇的访花昆虫比较

访问川滇蔷薇的昆虫主要是蜜蜂 (*Apis cerana cerana*)，还可见熊蜂 (*Bombus* sp.)、酪色绢粉蝶 (*Aporia potanini*)、枯叶蝶 (*Kallima inachus*) 和微型甲壳类昆虫 (图 1)。这些昆虫多在上午 9: 00—12: 00 活动，随着午后气温升高昆虫活动减少。蜜蜂和蝴蝶等在一朵花上停留的时间很短，很快到同株另一朵花或另一植株。甲壳类停留的时间长，主要是取食雄蕊和花粉。

访问中甸刺玫的昆虫主要是另一种熊蜂 (*Bombus* sp.)，偶见蜜蜂 (*Apis cerana cerana*) 和微型甲壳类昆虫 (图 2)。白天天气晴朗时昆虫的访问一直持续，遇天阴或下雨时活动停止。熊蜂在中甸刺玫同一朵花上停留的时间较长，主要在同一植株上活动。

2.6 同株异花传粉和异株异花传粉繁殖结果比较

川滇蔷薇同株异花人工授粉所获得的蔷薇果果实纵径、种子 (瘦果) 单粒质量与异株异花相比没有显著差异，但果实横径 ($P < 0.05$) 和单果所含种子数 ($P < 0.05$) 均显著小于异株异花授粉处理，同株异花授粉的单果平均产生种子 6.70 粒，单粒种子质量为 0.073 g；异株异花授粉的单果平均产生种子 20.10 粒种子，单粒种子质量为 0.075 g (表 3)。

中甸刺玫同株异花人工授粉所获蔷薇果的果径和单果所含种子数与异株异花授粉相比均显著降低，但种子单粒质量却显著增加 (表 3)，其同株异花授粉每个果的种子数为 8.21 粒，单粒种子质量为 0.167 g；异株异花授粉每个果可产生种子 21.38 粒，单粒种子质量仅为 0.126 g。

表 3 川滇蔷薇和中甸刺玫同株异花和异株异花果实及种子比较

Table 3 Comparison of hips and seeds between geitonogamy selfing and xenogamy of *R. soulieana* and *R. praelucens*

物种 Species	授粉方法 Pollination method	果横径/cm Hip width	果纵径/cm Hip length	种子质量/g Seed weight	种子数量 Seed number
川滇蔷薇	同株异花 Geitonogamy	0.75 ± 0.11 a	0.94 ± 0.20 a	0.073 ± 0.002 a	6.70 ± 6.27 a
<i>R. soulieana</i>	异株异花 Xenogamy	0.85 ± 0.10 b	0.96 ± 0.24 a	0.075 ± 0.006 a	20.10 ± 10.26 b
中甸刺玫	同株异花 Geitonogamy	2.75 ± 0.44 a	2.61 ± 0.27 a	0.167 ± 0.049 b	8.21 ± 9.59 a
<i>R. praelucens</i>	异株异花 Xenogamy	3.11 ± 0.40 b	2.77 ± 0.30 b	0.126 ± 0.057 a	21.38 ± 14.73 b

注：数据为平均值 ± 标准误；同一物种的同列不同字母表示不同授粉方法差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Data were means ± SE. The different letters in the same column of each species indicated significant difference between the two pollination method ($P < 0.05$).

3 讨论

中甸刺玫和川滇蔷薇的 P/O 都介于 2 108 ~ 195 525 之间，根据 Cruden (1977) 的标准均属于专性异花授粉植物，但进一步的人工控制授粉试验结果却表明二者均可进行同株异花自交。虽然异花授粉植物可以通过杂合优势提高后代个体的适合度 (Barret & Harder, 1996)，从而维持较高的遗传多样性和较小的居群间遗传分化 (Loveless & Hamrick, 1984)，但自交在占据新生境、克服传粉媒介短缺、维持植物种群的局部适应等方面有却明显优势 (Piper et al., 1984; 阮成江 等, 2006)。因此，中甸刺玫和川滇蔷薇既可进行同株异花自交又可进行异交，这种繁殖特性对其分布和扩散，保持各自对横断山区复杂的气候和环境条件的适应性并维持较高的遗传多样性具有重要意义。

川滇蔷薇主要分布于横断山区的干热河岸及沟谷环境，气候相对稳定，活动昆虫较多且活动能力也较强。同时，川滇蔷薇的花成伞房状多花，能够吸引较多的传粉者 (Benitez-Vieyra et al., 2006)，保证较高的花粉输出率 (Ishii & Sakai, 2002)，因此所受传粉限制较小。

中甸刺玫分布的海拔较高，昆虫的多样性和活动能力降低，为了适应这种环境，降低传粉限制

的影响,进化出了相应的繁殖生物学特征:柱头远短于雄蕊仅位于萼筒口主要是为了避免雌蕊对雄蕊的干扰,促进花粉散发(白伟宁和张大勇, 2005);单花寿命延长也是其适应极端环境下昆虫访花频率低、保障繁殖成功的重要机制(Arroyo et al., 1982; Duan et al., 2007)。同时,中甸刺玫的主要传粉昆虫熊蜂具有较高的传粉效率,可以弥补其它传粉昆虫访花频率低对其传粉造成的影响(Bingham & Orthner, 1998)。中甸刺玫在开放的过程中花色变化可能是为了增大植株的开放式样,吸引更多的访花者(Ids & Kudo, 2003)。此外, Körner (1999)认为随海拔升高植物的自交亲和性、无融合生殖、多倍化及营养繁殖等比例增高。中甸刺玫是 10 倍体(唐开学, 2009; Jian et al., 2010),天然居群中主要通过根蘖进行营养繁殖(李树发, 2012)等,也是其适应高海拔环境造成的传粉限制的繁殖策略。

在人工控制授粉试验中,川滇蔷薇异株异花人工授粉和自然结实的坐果率相近,而同株异花人工授粉的坐果率则低得多,且有植株在异交和自然条件下均能正常结实但同株异花人工授粉不能结实的情况,说明川滇蔷薇在自然条件下因居群内植株多,开花植株分布密集,可以通过昆虫实现异交,同株异花自交不是其主要的繁殖方式。而中甸刺玫同株异花人工授粉和自然结实的坐果率相近,说明同株异花自交是其主要的繁殖方式,这可能与天然居群中植株很少、植株间距离较远有关。熊蜂在同一植株上停留的时间较长,主要访问同一植株上的不同花朵,因此增加了同株异花自交的可能性。中甸刺玫异株异花人工授粉和同株异花人工授粉没有结实的植株,自然情况下的坐果率也为零,说明这些植株本身的有性繁殖能力很弱,天然居群中主要通过根蘖进行繁殖(李树发, 2012)。

在植物中,近交衰退对后代适合度的影响体现在其生活史的各个阶段(Charlesworth & Charlesworth, 1987)。以自交为主的物种,近交衰退的影响主要表现在种子萌发、后代生长阶段;以异交为主的物种,近交衰退通常表现在种子结实方面(Barrett & Harder, 1996; Dudash & Fenster, 2001)。川滇蔷薇的同株异花自交只是显著降低了单果种子数,对种子单粒质量的影响不大。然而,自交虽然降低了中甸刺玫的单果种子数,但其种子单粒质量却显著增加。由于川滇蔷薇种子萌发较容易,自交结实率低可以最大限度地减少天然居群中因自交而产生的适合度低的后代个体,避免近交衰退。而中甸刺玫的种子萌发非常困难,由于居群中植株少、传粉昆虫也少,产生同株异花自交的可能性较大,因此,虽然同株异花授粉后产生的种子数少,但如果种子发育饱满,从而增大天然居群中的种子萌发率,以促进居群通过实生种苗更新,而不仅是通过根蘖苗来维持其群体的稳定,这将比异交获得较多但却不能萌发的种子具有更重要的现实意义。

此外,大量研究表明雌雄异熟可减少同株异花授粉的机会(Routley & Husband, 2003; Brunet & Sweet, 2006),而同一植株上花色变化也能减少同株异花授粉(唐璐璐和韩冰, 2007)。川滇蔷薇的雄蕊在开放后很快停止散粉,而柱头在开放后第 3 天授粉还能维持一定的活力,说明它可能是通过雌雄异熟来减少同株异花自交。中甸刺玫的花色变化是因为授粉成功后变色从而缩短昆虫在同一植株上的访问时间,还是为了增加开花式样从而促进昆虫对同一植株的访问,尚需要进一步系统研究。

References

- Ai Hong-lian. 2010. Reproductive biology of *Incarvillea mairei* and *I. lutea* (Bignoniaceae) in Hengduan Mountains Region [Ph. D. Dissertation]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. (in Chinese)
- 艾洪莲. 2010. 横断山鸡肉参和黄波罗花的繁育生物学[博士论文]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所.
- Arroyo M, Primack R, Armesto J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69 (1): 82 - 97.
- Bai Wei-ning, Zhang Da-yong. 2005. Sexual interference in cosexual plants and its evolutionary implications. *Acta Phytocologica Sinica*, 29: 672 - 679.

(in Chinese)

- 白伟宁, 张大勇. 2005. 雌雄同体植物的性别干扰及其进化意义. 植物生态学报, 29: 672 - 679.
- Barrett S, Harder L. 1996. Ecology and evolution of plant mating. Trends in Ecology and Evolution, 11: 73 - 79.
- Benitez-Vieyra S, Medina A, Glinos E, Cocucci A. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. Functional Ecology, 20: 948 - 957.
- Bingham R, Orthner A. 1998. Efficient pollination of alpine plants. Nature, 391: 238 - 239.
- Brichet H. 2003. Distribution and ecology/continental Asian and Japan//Roberts A, Debener T, Gudin S. Encyclopedia of rose sciences. 1st ed. Oxford: Elsevier Science: 204 - 215.
- Brunet J, Sweet H. 2006. Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. Evolution, 60: 234 - 246.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annual Review of Ecology and Systematics, 18: 237 - 268.
- Cruden R W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31: 32 - 46.
- Duan Yuan-wen, Zhang Ting-feng, Liu Jian-quan. 2007. Interannual fluctuations in floral longevity, pollinator visitation and pollination limitation of an alpine plant (*Gentiana straminea* Maxim., Gentianaceae) at two altitudes in the Qinghai - Tibetan Plateau. Plant Systematics and Evolution, 267: 255 - 265.
- Dudash M, Fenster C. 2001. The role of breeding system and inbreeding depression in the maintenance of an outcrossing mating strategy in *Silene virginica* (Caryophyllaceae). American Journal of Botany, 88: 1953 - 1959.
- He Ya-ping, Fei Shi-ming, Liu Jian-quan, Chen Xiu-ming, Wang Peng, Jiang Jun-ming, He Fei. 2005. A preliminary review of studies of alpine plant breeding system. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 26 (4): 43 - 49. (in Chinese)
- 何亚平, 费世明, 刘建全, 陈秀明, 王 鹏, 蒋俊明, 何 飞. 2005. 高山植物繁育系统研究进展初探. 四川林业科技, 26 (4): 43 - 49.
- He Ya-ping, Liu Jian-quan. 2003. A review on recent advances in the studies of plant breeding system. Acta Phytoecologica Sinica, 27 (2): 151 - 163. (in Chinese)
- 何亚平, 刘建全. 2003. 植物繁育系统研究的最新进展和评述. 植物生态学报, 27 (2): 151 - 163.
- Ida T, Kudo G. 2003. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): Reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. American Journal of Botany, 90: 1751.
- Ishii H, Sakai S. 2002. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae). American Journal of Botany, 89 (3): 441.
- Jian Hong-ying, Zhang Hao, Tang Kai-xue, Li Shu-fa, Wang Qi-gang, Zhang Ting, Qiu Xian-qin, Yan Hui-jun. 2010. Decaploidy in *Rosa praelucens* Byhouwer (Rosaceae) endemic to Zhongdian Plateau, Yunnan, China. Caryologia, 63: 162 - 167.
- Körner C. 1999. Alpine plant life-functional plant ecology high mountain ecosystem. Heidelberg: Springer.
- Ku T C, Robertson K R. 2003. *Rosa* (Rosaceae) // Wu Z Y, Raven P H. Flora of China. Vol. 9. Beijing: Science Press. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 339 - 381.
- Li Shu-fa. 2012. Key techniques in the domestication and cultivation of *Rosa praelucens* Byhouwer in Kunming [M. D. Dissertation]. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 李树发. 2012. 中甸刺玫引种驯化的关键技术 [硕士论文]. 北京: 中国农业科学院研究生院.
- Li Shu-fa, Li Chun-jia, Jian Hong-ying, Li Shu-bin, Li Jin-kun, Tang Kai-xue. 2013. Studies on phenotypic diversity of vulnerable *Rosa praelucens* endemic to Shangrila, Yunnan. Acta Horticulturae Sinica, 40 (5): 924 - 932. (in Chinese)
- 李树发, 李纯佳, 蹇洪英, 李淑斌, 李进昆, 唐开学. 2013. 云南香格里拉特有易危植物中甸刺玫的表型多样性. 园艺学报, 40 (5): 924 - 932.
- Loveless M D, Hamrick J L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 65 - 95.
- MacPhail V J, Kevan P G. 2009. Review of the breeding systems of wild roses (*Rosa* spp.). Floriculture and Ornamental Biotechnology, 3: 1 - 13.
- Piper J, Charlesworth B, Charlesworth D. 1984. A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses. Nature, 310:

- 50 - 51.
- Routley M, Husband B. 2003. The effect of protandry on siring success in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) with different inflorescence sizes. *Evolution*, 57: 240 - 248.
- Ruan Cheng-jiang, Qin Pei, Yin Zeng-fang. 2006. Advancements in reproductive assurance and delayed selfing. *Acta Ecologica Sinica*, 26 (1): 195 - 204. (in Chinese)
- 阮成江, 钦 佩, 尹增芳. 2006. 繁殖保障和延迟自交的研究进展. *生态学报*, 26 (1): 195 - 204.
- Tang Kai-xue. 2009. Study on germplasm resources of *Rosa* L. in Yunnan [Ph. D. Dissertation]. Kunming: Yunnan University. (in Chinese)
- 唐开学. 2009. 云南蔷薇属种质资源研究 [博士论文]. 昆明: 云南大学.
- Tang Lu-lu, Han Bing. 2007. Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science*, 15 (6): 680 - 686. (in Chinese)
- 唐璐璐, 韩 冰. 2007. 开花式样对传粉者行为及花粉散布的影响. *生物多样性*, 15 (6): 680 - 686.
- Wang Qi-gang, Liu Hong-ming, Yan Hui-jun, Jian Hong-ying, Zhang Hao, Tang Kai-xue. 2012. Pollination rate and pollen tube growth in the gynoeceum of *Rosa odorata* Sweet var. *gigantea*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 27 (3): 391 - 395. (in Chinese)
- 王其刚, 刘红明, 晏慧君, 蹇洪英, 张 颢, 唐开学. 2012. 大花香水月季的授粉率及花粉管生长途径. *云南农业大学学报*, 27 (3): 391 - 395.
- Wang Song, Xie Yan. 2004. China species red list. Vol. 1. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
- 汪 松, 解 焱. 2004. 中国物种红色名录. 1 卷. 北京: 高等教育出版社.
- Wissemann V. 2003. Conventional taxonomy of wild roses//Roberts A, Debener T, Gudin S. *Encyclopedia of rose science*. London: Academic Press: 111 - 117.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems//Real L. *Pollination biology*. London: Academic Press: 51 - 95.
- Zhou Zhi-qiong, Bao Wei-kai, Wu Fu-zhong, Wu Ning. 2009. Capability and limitation of regeneration of *Rosa hugonis* and *Rosa soulieana* in the dry valley of the upper Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 29 (4): 1931 - 1939. (in Chinese)
- 周志琼, 包维楷, 吴福忠, 吴 宁. 2009. 岷江干旱河谷黄蔷薇和川滇蔷薇更新能力及其限制因素. *生态学报*, 29 (4): 1931 - 1939.

欢迎订阅 2015 年《作物学报》

《作物学报》是中国科学技术协会主管、中国作物学会和中国农业科学院作物科学研究所共同主办、科学出版社出版的有关作物科学的学术期刊。前身可追溯到 1919 年创办的《中华农学会丛刊》。主要刊载农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、种质资源以及与作物生产有关的生物技术、生物数学等学科具基础理论或实践应用性的原始研究论文、专题评述和研究简报等。办刊宗旨是报道本领域最新研究动态和成果, 为繁荣我国作物科学研究、促进国内外学术交流、加速中国农业现代化建设服务。读者对象是从事农作物科学研究的科技工作者、大专院校师生和具有同等水平的专业人士。

《作物学报》从 1999 年起连续 12 年获“国家自然科学基金重点学术期刊专项基金”的资助。2006—2014 年连续 9 年获“中国科协精品科技期刊工程项目 (B 类和学术质量建设)”资助。从 2002 年起连续 12 年被中国科技信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号。2013 年被新闻出版广电总局评为“百强科技期刊”, 2011 年获“第二届中国出版政府奖期刊奖提名奖”, 2005 年获“第三届国家期刊奖提名奖”。2008 和 2011 年被中国科学技术信息研究所授予“中国精品科技期刊”称号。2012 和 2013 年被 CNKI 评为“中国最具国际影响力学术期刊”。2009 年被中国期刊协会和中国出版科学研究所授予“新中国 60 年有影响力的期刊”称号。据北京大学图书馆编著的《中文核心期刊要目总览》(2004、2008 和 2011 年版) 登载, 《作物学报》被列在“农学、农作物类核心期刊表”的首位。

《作物学报》为月刊, 每期 192 页, 定价 60 元/册, 全年 720 元。可通过全国各地邮局订阅, 刊号: ISSN 0496-3490, CN 11-1809/S, 邮发代号: 82-336。也可向编辑部直接订购。

地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号, 中国农业科学院作物科学研究所《作物学报》编辑部 (邮编 100081)
电话: 010-82108548; 传真: 010-82105793; 网址: <http://zxwb.chinacrops.org/>; E-mail: zxwb301@caas.cn。