

孔雀草的开花特性与繁育系统

何燕红¹ 董 淼^{1,2} 马 爽¹ 潘 晨¹ 艾 叶¹ 张洪义¹ 包满珠¹

1. 园艺植物生物学教育部重点实验室/华中农业大学园艺林学学院, 武汉 430070; 2. 华南农业大学林学院, 广州 510642

摘要 于室外观测孔雀草(*Tagetes patula*)花部形态、开花动态,同时测定花粉活力、柱头可授性、传粉方式、杂交指数、花粉/胚珠比及授粉和套袋效果,对孔雀草的繁育系统进行研究。结果显示:孔雀草花序是具有雌性舌状花和两性管状花的异型头状花序,单个花序的开花持续时间为20~22 d,开花结果过程可大致分为舌状花开放期、管状花开放期、果实发育期和果实成熟期;开花后花粉寿命为2~3 d,1~2 d内花粉活力最高;舌状花开花第2~5天可授性最高,管状花开花第4~5天可授性最高;传粉方式以虫媒传粉为主,授粉昆虫的主要类型为蜜蜂和白粉蝶;结合杂交指数、P/O值、杂交试验结果判断,孔雀草的繁育系统属于异交、需要传粉者,且能借助柱头伸长过程中散布的花粉进行同花序自花授粉。

关键词 孔雀草; 开花特性; 花粉活力; 柱头可授性; 杂交指数; 花粉/胚珠比(P/O); 繁育系统

中图分类号 S 682 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2015)02-0009-07

孔雀草(*Tagetes patula*)为菊科万寿菊属1年生草本植物,是一种多功能、多用途的植物^[1],目前,国内外对孔雀草的研究主要集中在栽培管理^[2]、组织培养^[3]、活性物质的作用和提取工艺^[4]、遗传多样性和新品种选育^[5]等方面,对其繁育系统相关的研究仅限于花芽分化和花药发育过程的描述^[6]以及人工授粉有助于提高结实率的报道^[7],有关其开花特性与繁育系统的相关性尚未见研究报道。

植物的繁育系统通过花部式样及其开放方式、雌雄蕊开放的先后及其持续的时间、适应不同交配系统及其自交亲和程度来影响后代遗传组成的有性性别特征^[8],而交配系统则是植物繁育系统的核心^[9]。菊科花卉中,目前国内外学者多着重研究入侵植物,如短葶飞蓬^[10]、加拿大一枝黄花^[11]、三叶鬼针草^[12]的开花特征和繁育系统;此外,对药用植物东北蒲公英^[13]、紫背天葵^[14]也有相关研究;但是对园林观赏花卉的研究报道较少且不全面,仅研究了菊花^[15]、非洲菊^[16]、百日草^[17]和万寿菊^[18]等重要花卉的花粉活力和柱头可授性。

对繁育系统的全面研究有助于了解开花特性与传粉者种类的协同关系,深入解析植物授粉习性和育种方式方法。笔者以现场观察和人工试验等方法,对孔雀草花序开花动态、花粉活力、柱头可授性、

访花昆虫、杂交指数、花粉/胚珠比等繁育系统的特征进行研究,旨在进一步了解孔雀草的繁育习性,为制定孔雀草杂交技术和培育新品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

孔雀草‘云雀黄’,是由华中农业大学园艺林学院园林植物遗传课题组通过杂交育种选育得到的新品种,花黄色、半重瓣、莲状花型。

1.2 开花动态和花部形态观察

在自然条件下,随机选取15株孔雀草,每株分别选2个刚显现的花蕾和未开放的花序进行标记,连续观察并记录花蕾的生长,花朵的开花动态,花萼、花瓣、花药、柱头等形态变化,直至花序干枯或果实成熟。

1.3 花粉活力测定

采用培养基萌发法,对孔雀草花粉活力进行测定,具体配方为ME₃+5%蔗糖+8%PEG4000。早上10:00用滴管吸取一定量的培养基均匀地铺于载玻片上,分别将开花第1、2、3、4、5天的管状花的花粉,均匀地弹撒在培养基上。之后将载玻片平放入铺有湿润滤纸的培养皿中,培养条件为25℃,12 h光照。24 h后统计花粉萌发率。

收稿日期: 2014-03-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31201647);中央高校基本科研业务费专项(2013PY081)

何燕红,博士,讲师。研究方向:园林植物遗传育种。E-mail: hyh2010@mail.hzau.edu.cn

通信作者: 包满珠,博士,教授。研究方向:园林植物遗传育种。E-mail: mzbao@mail.hzau.edu.cn

萌发率=已萌发的花粉粒数/花粉粒总数 $\times 100\%$ 。

1.4 柱头可授性测定

将开花第1、2、3、4、5、6、7、8、9天的管状花和舌状花柱头分别浸入凹面载玻片中含有联苯胺-过氧化氢反应液^[17]的凹陷处,若柱头呈现蓝色并有大量气泡出现,则柱头具可授性,每个发育时期3次重复,每个重复随机选择10朵小花。

1.5 传粉方式调查

1)风媒作用的调查。在自然条件下,选取8盆处于盛花期的孔雀草,在四周无遮挡物的空旷场地上摆成整齐的一排,在东南西北四个方位每隔0.5 m放置载玻片各10枚,并在载玻片表面涂布凡士林,涂布面积为2.5 cm \times 5 cm,在载玻片上做好标记,露置1 d后收回,镜检统计孔雀草花粉的数量。

2)访花昆虫的调查。在孔雀草的种群中,随机选取1.0 m \times 1.5 m的观察小区(约50盆花),于开花期,连续观察1 d中07:00—19:00访花者的类别、访花行为和频率。采集访花昆虫或拍摄访花昆虫的照片,鉴定其所属目、科、属或种。注意天气和开花时间等因素对于昆虫访花所产生的影响。

1.6 有性繁育系统检测

1)杂交指数(out-crossing index, OCI)估算。按照 Dafni^[19]的标准,根据花朵或花序直径、花药开裂时间与柱头可授期之间的时间间隔、柱头与花药的空间位置进行杂交指数估算以及繁育系统的判断。具体方法:(1)花朵或花序直径 <1 mm记为0,1~2 mm记为1,2~6 mm记为2, >6 mm记为3;(2)花药开裂时间与柱头可授期之间的时间间隔,同时或雌蕊先熟记为0,雄蕊先熟记为1;(3)柱头与花药的空间位置,同一高度记为0,空间分离记为1。三者之和为OCI值。评判标准为:OCI为0时,繁育系统为闭花受精;OCI为1时,繁育系统为专性自交;OCI为2时,繁育系统为兼性自交;OCI为3时,繁育系统为自交亲和,有时需要传粉者;OCI为4时,繁育系统为部分自交亲和、异交、需要传粉者。

2)花粉/胚珠比(pollen-ovule ratio, P/O)测定。随机选取即将开放的孔雀草管状花30朵,取下每朵花的花药,用1.0 mol/L HCl 60 $^{\circ}$ C下水解去花药壁,制成1 mL的悬浮液。取0.01 mL花粉液,制片,显微镜下记数,观察并统计载玻片上所有花粉的数量,重复计算8次,取平均值,所得结果的100倍即为每朵花的花粉量。取30朵舌状花,用刀片纵剖子房,在体视显微镜下观察胚珠数目。P/O的计算

方法为每朵花的花粉数除以胚珠数。根据 Cru- den^[20]的标准:P/O为2.7~5.4时,闭花受精;18.1~39.0,自交;31.9~396.0,兼性自交;244.7~258 8.0,兼性异交;2 108.0~195 525.0,异交。

3)传粉效果测定。在5月上旬,选生长状况良好、株型直立、茎秆健壮、分枝多而均匀、花蕾饱满、未受虫害的孔雀草植株,按照以下7种方式进行传粉效果测定:①自然条件下,不去除管状花,不套袋(硫酸纸,下同),自由传粉;②去除管状花,不套袋,自由传粉;③去除管状花,套网袋(孔径0.42 mm),自由传粉;④去除管状花,套袋,人工辅助授同一品种其他花序的花粉;⑤去除管状花,套袋,人工辅助授其他品种的花粉;⑥去除管状花,套袋,不进行人工辅助授粉;⑦不去除管状花,套袋,不进行人工授粉。以上7组处理各标记60个花序。处理后约20 d,统计结实率。

1.7 数据分析方法

用Excel软件求平均值,用DPS7.05软件进行方差分析和Duncan's多重比较。

2 结果与分析

2.1 孔雀草的开花动态和花部形态

1)孔雀草花部构造。孔雀草具有菊科植物典型的头状花序,外围3~4轮单性舌状花,具有透明的膜质萼片,舌状花冠和丫状柱头;中间两性管状花,具有透明的膜质萼片、顶端五裂的管状花冠、聚药雄蕊和丫状柱头。

2)花序开放式样。孔雀草‘云雀黄’头状花序由主枝顶端向分枝依次开放。花黄色,植株在整个开花过程中平均花朵数目为186~245朵。头状花序中小花数量为65~79朵,其中舌状花23~33朵,管状花32~46朵。花序上小花的开放顺序是由外到内,外侧舌状花先开放,然后是管状花开放,管状花高出舌状花2.65 mm。以第1朵舌状花开放作为花序开放的标志,整个花序形成过程,即从显蕾到第1朵舌状花开放需要21~24 d。花序开放过程,即从第1朵舌状花开展至所有小花全部开放的过程,所需时间为6~7 d。‘云雀黄’平均花序直径为3.32 cm,花序完全开放5~6 d后花朵颜色开始逐渐变淡,单个花序的开花持续时间为20~22 d。

3)单花开放式样。孔雀草小花1 d的开放时间为08:00—16:00,晴天绝大部分花在08:00—11:00开放,形成第1个开花高峰,极少部分花在14:00—

16:00 开放。阴天或下雨时,花朵开放时间延后,当天开花数量减少,开花具体时间不明确。

‘云雀黄’的舌状花以及管状花雌蕊均为二心皮合生,子房下位,一室,一胚珠,花柱两裂外弯。

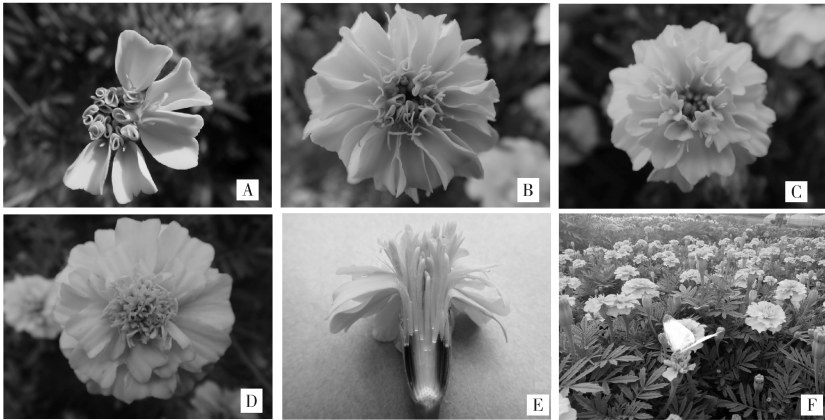
头状花序的开花以第 1 朵舌状花开放作为开花的第 1 天。参照郝建华等^[21]的方法,将孔雀草‘云雀黄’整个头状花序的发育进程分为舌状花开花期、管状花开花期、果实发育期和果实成熟期 4 个时期。

舌状花开花期(图 1A,B):第 1 朵舌状花冠开放后的 3~4 d,舌状花冠先后开放,为舌状花开花期。‘云雀黄’花序上的舌状花大多在晴天上午 08:00—09:00 之间开放,开花时黄色的花冠展开。随舌状花的开放,在舌状花开放的第 1 天,每朵舌状花的柱头两裂片不断伸长,长度变化差异明显($P<0.01$)(表 1),有些柱头两裂片开始分开,从第 2 天开始到第 5 天,柱头两裂片逐渐展开成锐角状、平展状、外弯状(图 2A)、羊角状等多种形态,角度变

化差异显著($P<0.01$)。

管状花开花期(图 1C,D,E):第 1 朵舌状花开放后的第 3~4 天,花序中央的管状花开始开放。在管状花开放前 1 d,花蕾松动膨大,解剖发现,聚药雄蕊高于柱头,并包裹柱头,花冠基部具蜜腺,花药此时开裂,将花粉散布在柱头的扫粉毛上,后期雄蕊花丝长度无明显变化($P>0.05$)(表 1)。开花当天,5 枚黄色的花冠裂片向外展开,同时,柱头伸长,逐步超过了雄蕊,伸出花冠。柱头两裂片仍然并合,柱头的扫粉毛上沾满了雄蕊散布的花粉,在昆虫前来取食时,可带走花粉。在之后的 2~3 d 里,花粉仍可随昆虫散布,雌蕊的柱头两裂片逐渐伸长和扩展,长度变化差异明显($P<0.01$)(表 1)。从开花第 4 天开始,柱头停止伸长,但两裂片之间的角度无差异($P>0.05$)(图 2,表 1)。

果实发育期和成熟期:花序开花后如被成功授粉,则进入果实发育期和成熟期。



A:舌状花开放第 1 天; B:舌状花完全开放; C:管状花开始开放; D:花序完全开放; E:花序剖面; F:‘云雀黄’群体。A:Flowering of ray florets at the first day; B:Complete bloom of ray florets; C:Flowering of disk florets at the first day; D:Complete bloom of the capitulum; E:Section of capitulum; F:Population of ‘Yunque Yellow’.

图 1 孔雀草‘云雀黄’花序开花动态

Fig. 1 Flowering dynamics of capitulum of *Tagetes patula* ‘Yunque Yellow’



A:舌状花; B:管状花; C:管状花雄蕊及雌蕊第 1~9 天变化动态(从左到右)。A:Ray floret; B:Disk floret; C:Growth dynamics of stamen and pistil of disk florets in 1-9 days.

图 2 孔雀草‘云雀黄’小花和柱头生长动态

Fig. 2 Growth dynamics of floret and pistil of *Tagetes patula* ‘Yunque Yellow’

表 1 孔雀草开花雌雄蕊生长动态¹⁾

Table 1 Growth dynamics of stamen and pistil of *Tagetes patula*

开花时间/d Time	舌状花 Ray florets		管状花 Disk florets	
	雌蕊长度/mm	柱头角度/(°)	雌蕊长度/mm	柱头角度/(°)
	The length of pistil	The angle of stigmas	The length of pistil	The angle of stigmas
1	16.55±0.79 cB	0.00±0.00 cC	14.68±0.25 cD	8.40±8.32 cB
2	18.18±0.44 bA	8.60±10.03 cC	16.22±0.94 bC	23.4±17.20 bcAB
3	18.94±0.89 abA	40.00±10.03 bB	17.06±0.64 bBC	16.20±11.32 bcAB
4	19.02±0.34 abA	46.80±11.30 baB	18.13±0.51 aAB	37.00±17.82 abAB
5	18.96±0.62 abA	63.80±8.04 aA	18.41±0.35 aA	34.00±23.67 abAB
6	18.52±0.69 abA	63.20±14.89 aA	18.47±0.30 aA	46.80±23.51 aA
7	19.12±1.11 aA	65.40±12.46 aA	18.64±1.48 aA	38.20±16.95 abAB
8	18.91±0.80 abA	66.19±5.86 aA	18.74±0.19 aA	35.40±24.63 abAB
9	—	—	18.59±0.35 aA	36.4±17.78 abAB

1)表中数据为平均值±标准差;同列数值后含相同的小写或大写字母表示在 0.05 或 0.01 水平差异不显著。下表同。Data are mean value± standard deviation; values followed by common letter within the same column are not significant at 0.05 (lowercase letter) or 0.01(uppercase letter) level. The same as follow.

表 2 孔雀草柱头可授性

Table 2 The stigma receptivity of *Tagetes patula* %

开花时间/d Time	舌状花 Ray florets	管状花 Disk florets
1	20.00±10.00 dCD	0.00±0.00 eC
2	76.67±5.77 abAB	0.00±0.00 eC
3	83.33±5.77 aA	30.00±10.00 bB
4	76.67±11.55 abAB	83.33±5.77 aA
5	60.00±17.32 bcAB	60.00±17.32 aA
6	46.67±11.55 cBC	20.00±10.00 bcB
7	20.00±10.00 dCD	10.00±10.00 cdBC
8	10.00±10.00 dDE	3.33±5.77 deC
9	0.00±0.00 eE	3.33±5.77 deC

2.2 孔雀草花粉活力

孔雀草花粉活力较低,随时间变化呈现出一定的差异性,开花第 1~5 天的花粉活力分别为 9.73%、6.70%、4.30%、1.48%、0,开花第 1~2 天与第 3~5 天相比具有显著差异,开花后花粉活力逐步降低,到第 5 天,花粉活力已经降为 0,说明孔雀草花粉寿命较短。

2.3 柱头可授性

利用联苯胺-过氧化氢法发现,孔雀草‘云雀黄’

舌状花和管状花柱头活力随时间变化差异显著 ($P<0.01$)。舌状花在开花当天,即具有可授性,第 2~5 天柱头过氧化物酶活性为最高水平,可授性最强;第 6 天以后,过氧化物酶活性下降;第 9 天以后,无过氧化物酶活性(表 2)。管状花柱头过氧化物酶活性在开花第 3 天开始出现,在开花第 4 天到第 5 天达到最高水平,此后过氧化氢酶活性逐步下降。

2.4 传粉方式

1)风媒作用。用重力玻片法检测到孔雀草花粉粒随风散布的现象不明显。在自然条件下,于晴朗的白天所测得的数据显示没有花粉随风力散播到载玻片上,说明孔雀草不是风媒传粉植物。

2)访花昆虫。在孔雀草‘云雀黄’种群中记录到的访花者共有 10 余种,主要为膜翅目(Hymenoptera)、鳞翅目(Lepidoptera)、双翅目(Diptera)及鞘翅目(Coleoptera)昆虫。不同类型昆虫的访花时间之间($P<0.01$)和一种昆虫在不同时间的访花频率上均存在明显差异($P<0.01$)(表 3)。

表 3 昆虫活动频率

Table 3 Insects activity frequencies

时间 Time	蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	白粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	苍蝇 <i>Musca domestica</i>	其他 Others
07:00—08:00	0.33±1.15 hG	2.00±0.60 fEF	4.33±0.35 cdCDE	5.33±0.89 cD
08:00—09:00	2.00±2.00 ghFG	5.00±0.61 deDE	6.33±0.34 bBC	6.33±0.70 cCD
09:00—10:00	4.00±2.00 fgEF	10.67±2.51 bcAB	13±0.34 aA	6.00±0.62 cD
10:00—11:00	13.33±6.11 dC	13.33±1.40 aA	12.67±0.89 aA	6.33±0.36 cCD
11:00—12:00	28.67±6.11 aA	12.67±0.71 abAB	4.00±0.00 dDE	2.00±0.00 dE
12:00—13:00	14.33±1.15 cdC	2.00±1.05 fEF	0.33±0.34 fF	1.00±0.60 dE
13:00—14:00	9.33±1.15 eD	0.67±0.34 fF	1.00±0.00 efF	1.00±0.00 dE
14:00—15:00	16.00±0.00 cC	2.67±0.35 efDEF	1.67±0.68 efF	5.33±0.35 cD
15:00—16:00	22.33±1.15 bB	6.00±0.00 dCD	5.67±1.41 bcBCD	10.00±1.05 bB
16:00—17:00	22.33±1.15 bB	9.33±1.26 cBC	13±0.36 aA	14.00±1.21 aA
17:00—18:00	6.00±2.00 fDE	10.67±0.59 abcAB	6.67±0.35 bE	6.00±0.70 bBC
18:00—19:00	1.00±2.00 hFG	3.33±0.35 defDEF	2.33±0.34 eEF	6.00±1.09 cD

通过观察发现,蜜蜂(*Apis cerana*)是孔雀草最主要的访花昆虫,访花频率较高。1 d 中的访花时间在 10:00—17:00 之间,在上午 11:00—12:00 和下午 15:00—17:00 达到最大值,且中午访花量变化幅度较缓;它在一个花序上停留的时间通常为 5~20 s。蜜蜂虫体体型中等,腿部和足部较粗壮有力,在花序上取食花蜜的过程中,来回在各个管状花之间爬动,会触碰到管状花雌蕊柱头,使花粉散开弹出到其他的柱头上,使不同的小花之间相互授粉。

白粉蝶(*Pieris rapae*)也是孔雀草的有效传粉昆虫(图 1F),1 d 中的访花时间在 08:00—18:00 点之间,在上午 11:00—12:00 和下午 15:00—17:00 达到最大值,且中午访花量急剧下降。在花序上采粉时,由于白粉蝶体型较大,在从花序飞走瞬间,翅膀挥动触碰到管状花雌蕊柱头,弹开花粉,会使不同的小花之间相互授粉。

苍蝇(*Musca domestica*)也是访花频率较高的昆虫,1 d 中的访花时间在 08:00—18:00 之间,在 10:00—11:00 和下午 16:00—17:00 达到最大值,且中午访花量急剧下降。苍蝇在花序上活动,吸食花瓣上的分泌物,苍蝇体型较小,质量较轻,对于传粉有一定作用,但效果不如蜜蜂和白粉蝶。

此外,访花者还包括七星瓢虫(*Coccinella septempunctata*)、蝗虫(*Oxya chinensis*)、蜘蛛(*Araneae*)和蟋类(*Pentatomidae*)等其他昆虫,它们在花序或植株上主要是啃食花部幼嫩器官,对于植株来说是一种害虫,但是他们在花序上活动的同时,对于传粉又有一定的辅助作用。访花时间不固定,但是在晴天中午阳光较强烈的时候,访花频率明显降低。

2.5 有性繁育系统

孔雀草‘云雀黄’的花序平均直径 3.32 cm,舌状花花瓣宽度 9.89 mm,长度 11.82 mm,管状花直径平均 4.89 mm,同一花序中,舌状花无雄蕊,管状花雄蕊先于雌蕊成熟,柱头高度高出雄蕊 5.25 mm,即雌雄器官空间也分离,孔雀草的杂交指数(OCI)大于 4。根据 Dafni^[19]提出的标准,孔雀草的繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者。

统计结果显示,孔雀草‘云雀黄’每朵花的平均花粉量为 3 687.5 粒,每朵花具有 1 个胚珠,其 P/O 值为 3 687.5。根据 Cruden^[20]的标准,孔雀草属于异花授粉。

统计不同条件下孔雀草的传粉效果与结实率(表 4),结果表明同株异花授粉(处理④)、异株异花授粉(处理⑤)舌状花的结实率显著高于其他处理,其中去除管状花、不套袋、自由传粉(处理②)舌状花的结实率为 6.46%,去雄套网袋(处理③)和硫酸纸袋(处理⑥)的结实率为 0.00,表明孔雀草不存在无融合生殖方式,不能进行风媒传粉,需要昆虫或人工作为传粉媒介。套袋、不拔除管状花、不进行人工授粉(处理⑦),舌状花和管状花的结实率分别为 15.16%和 15.12%,显著低于自然条件下的结实率(处理①)。这可能是因为花序中管状花的高度、管状花开放时间以及开放后花药和柱头的位置高低不同所导致的。内轮的管状花后于舌状花开放,且高出舌状花 2.65 mm;管状花开花当天花粉活力高,柱头伸长过程中散布的花粉正好授给早先开花的柱头可授性较高的外轮舌状花或管状花,表明孔雀草可以借助花序各小花的高度差异和雌雄异熟的特

表 4 有性繁育系统结实率
Table 4 Sexual breeding system seed setting rate

处理 Treatment		舌状花结实率 Seed setting rate of ray florets	管状花结实率 Seed setting rate of disk florets
①	自由传粉 Free pollination	24.76±3.75 bBC	33.37±5.03 aA
②	去除管状花,不套袋,自由传粉 Remove disk florets,unbagged,free pollination	6.46±5.54 dD	
③	去除管状花,套网袋,自由传粉 Remove disk florets,bagged with screen mesh,free pollination	0.00±0.00 eE	
④	去除管状花,套袋,人工辅助授同品种花粉 Remove disk florets,bagged with parchment paper,artificial pollination with the same cultivar	40.79±3.58 aA	
⑤	去除管状花,套袋,人工辅助授其他品种花粉 Remove disk florets,bagged with parchment paper,artificial pollination with another cultivar	32.71±6.46 aAB	
⑥	去除管状花,套袋,不进行人工辅助授粉 Remove disk florets,bagged with parchment paper,no artificial pollination	0.00±0.00 eE	
⑦	不去除管状花,套袋,不进行人工授粉 Unremove disk florets,bagged with parchment paper,no artificial pollination	15.16±2.79 cC	15.12±2.87 bB

性,进行同花序自花授粉。结实率测定结果表明,孔雀草的繁育系统是以异花授粉为主、与同花序自交并存的混合交配型系统。

3 讨论

植物的繁育器官通过花的设计及花的展示来适应传粉媒介,促进植物之间成功地交配^[21],且授粉的成功以大量的花粉、有效的传媒和处于可授期的柱头为前提。Cruden等^[20]认为大量的花粉、较高的P/O值有利于促进异交,孔雀草管状花花粉数量大,P/O值为3 687.5,且雄蕊先于雌蕊成熟,花粉寿命不长,开花后3 d花粉活力显著下降,表明孔雀草是异交植物。柱头可授期能在很大程度上影响自花传粉率、开花不同阶段的传粉成功率、各种传粉者的相对重要性等^[22]。孔雀草的舌状花在开花当天即具有可授性,且柱头活力持续时间较长,管状花柱头后于雄蕊成熟,花柱伸长,柱头裂片展平露出授粉面后开始具有可授性,雌雄功能在空间和时相上的分离有助于防止自花授粉,促进异交^[6],这也充分说明孔雀草属于异花授粉植物。风媒、水媒和虫媒(主要是指昆虫)为异交传粉的主要媒介,孔雀草以昆虫为主要传粉媒介,最有效授粉昆虫为蜜蜂和白粉蝶。孔雀草通过花瓣鲜艳的颜色、花蜜花粉、花气味、较长的花期、大量小花组成头状花序等花部构成和花的开放式样等特征吸引了大量的传粉者,从而促进了异花之间的授粉。花粉活性、传粉媒介和柱头可授期等3个性状的研究结果表明,孔雀草是典型的异花授粉植物。此外,OCI、P/O、套袋试验3种方法检测到的孔雀草繁育系统结果基本一致,为异交、部分自交亲和、虫媒传粉。OCI、P/O作为植物繁育系统的指示参数,因简便易行被广泛使用,本研究再次证明它们可以快速简便地检测显花植物的繁育系统。

对开花特性和繁育系统的了解既是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究必需的背景知识。菊科花卉都具有典型的头状花序,小花由外向内逐渐开放,各个时期的小花都有重叠,这种结构也不可避免地发生同花序授粉,如短葶飞蓬^[10]、三叶鬼针草^[12]、紫背天葵^[14],对应的繁育系统为兼性异交,即异交和同花序自交并存的混合交配型系统,与孔雀草相似。但是菊科花卉中加拿大一枝黄花^[11]、东北蒲公英^[13]单个花序自交及同株异花授粉不亲和,为专性异交系统。虽然不同花卉种类的授粉机制相

同,但是因生活史各异,对应的繁育或生殖补偿机制亦不同。如紫背天葵对生存环境的专一性依赖及其小居群长期自交的方式导致该物种成为了濒危植物,“球茎”是其生殖补偿的有效途径^[14]。三叶鬼针草自交结实率和花粉活力均较高,结实量大、种子产生迅速且适于传播,种子萌发范围广和短期快速萌发等特性使其成为入侵植物^[12]。孔雀草具有保证异交的许多特征:花序中花朵数目较多、舌状花舌片较大、颜色鲜艳、具蜜腺、花粉粒多、二叉状柱头面积大并具许多突起等,但其能借助柱头伸长过程中散布的花粉进行同花序自花授粉,是以异花授粉为主与同花序自交并存的混合交配型系统,在繁育过程中能接受自花和异花的花粉,结实能力强。在育种过程中,同株系可以通过空间隔离或沙网隔离来收获自交种子,如要进行严格的杂交育种,必须拔除孔雀草的管状花,去除雄蕊,但此种去雄方法复杂且对孔雀草花序的创伤严重,因此,选育雄性不育系是孔雀草杂交育种的关键技术。

参 考 文 献

- [1] VASUDEVAN P, KASHYAP S, SHARMA S. *Tagetes*: a multipurpose plant[J]. Bioresource Technology, 1997, 62: 29-33.
- [2] 任吉君, 王艳, 孙秀华, 等. 多效唑、矮壮素和摘心对孔雀草的矮化效应[J]. 沈阳农业大学学报, 2006, 37(3): 390-394.
- [3] 齐迎春, 叶要妹, 刘国锋, 等. 不同基因型孔雀草高效植株再生体系的建立[J]. 中国农业科学, 2005, 38(7): 1414-1417.
- [4] ROMAGNOLI C, BRUNI R, ANDEROTTI E, et al. Chemical characterization and antifungal activity of essential oil of capitula from wild Indian *Tagetes patula* L. [J]. Protoplasma, 2005, 225: 57-65.
- [5] 齐迎春, 宁国贵, 包满珠. 应用 ISSR 分子标记和表型性状评价孔雀草自交系的遗传关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(6): 1236-1241.
- [6] 何燕红, 艾叶, 吴颖, 等. 孔雀草花芽分化和花药发育[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(2): 18-24.
- [7] 高荣侠. 人工授粉对不同品种孔雀草结实率的影响[J]. 北方园艺, 2011, 37(5): 105-108.
- [8] WYATT R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems: pollination biology[M]. New York: Academic Press, 1983: 51-89.
- [9] HE Y P, LIU J Q. A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27: 151-163.
- [10] 李鹏, 党承林. 短葶飞蓬(*Erigeron breviscapus*)的花部综合特征与繁育系统[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 570-578.
- [11] 郝建华, 钱海军, 强胜, 等. 加拿大一枝黄花的开花动态及柱头

与花粉活力[J]. 南京农业大学学报, 2010, 33(6): 63-67.

[12] 郝建华, 刘倩倩, 强胜. 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系[J]. 植物学报, 2009, 44(6): 656-665.

[13] 张建, 邢艳萍, 赵鑫, 等. 东北蒲公英花部综合特征与繁育系统研究[J]. 中国农学通报, 2013, 29(33): 214-219.

[14] 陈雄伟, 邵玲, 梁广坚, 等. 紫背天葵花部特征与繁育系统的研究[J]. 园艺学报, 2013, 40(2): 363-372.

[15] 孙春青, 陈发棣, 房伟民, 等. 野菊与菊花杂交中花粉活力和柱头可授性及胚胎发育研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1335-1341.

[16] 孙强, 芦建国, 沈永宝, 等. 非洲菊花粉和柱头生物学习性初步研究[J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2008, 26(1): 78-80, 90.

[17] 叶要妹, 张俊卫, 齐迎春, 等. 百日草柱头可授性和花粉生活力的研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2376-2381.

[18] 赵剑颖, 张华丽, 张西西, 等. 万寿菊花粉活力及柱头可授性研究[J]. 中国农学通报, 2012, 28(19): 159-163.

[19] DAFNI A. Pollination ecology: a practical approach[M]. New York: Oxford University Press, 1992: 1-57.

[20] CRUDEN R W. Pollen ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flower[J]. Evolution, 1977, 31: 32-46.

[21] 杨琨. 植物繁育系统中传粉机制的多样性及交配系统研究评析[J]. 西安文理学院学报: 自然科学版, 2012, 15(3): 41-44, 48.

[22] DAFNI A, MAUËS M M. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity[J]. Sexual Plant Reproduction, 1998, 11: 177-180.

Flowering characteristics and breeding system of *Tagetes patula*

HE Yan-hong¹ DONG Miao^{1,2} MA Shuang¹ PAN Chen¹ AI Ye¹ ZHANG Hong-yi¹ BAO Man-zhu¹

1. Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education/College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;
2. College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract The morphologies of flower organs, flowering dynamics, pollen viability, stigma receptivity, pollination methods, out-crossing index, pollen-ovule ratio, pollination and bagging effects were investigated with observation in the outside to determine the breeding system of *Tagetes patula*. The results showed that heterotypic inflorescence of *Tagetes patula* was composed of female ray florets and bisexual disk florets. The flowering duration of a single inflorescence was 20-22 d. The flowering process of the inflorescence was classified into four stages including flowering of ray florets, flowering of disk florets, development of achene and maturity of achene. Pollen vitality only sustained 2-3 days after flowering, with the maximum values within the first and second days. The highest stigma receptivity of ray florets was kept from the second day to the fifth day after flowering, while that of the disk florets was kept from the forth day to the fifth day. Insect pollination was the major pollination method and bees and butterflies were the main insects. The combination of the out-crossing index, pollen-ovule ratio and hybridization experiment showed that the breeding system of *Tagetes patula* was belonged to cross pollination system and pollinators were required. The self-pollination could occur in same inflorescence via the spreading of pollens during the process of stigma elongation.

Key words *Tagetes patula*; flowering characteristics; pollen viability; stigma receptivity; out-crossing index; pollen-ovule ratio; breeding system

(责任编辑: 张志钰)