

网络出版时间:2017-10-09 09:39

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2017.11.017

网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20171009.0939.034.html

堇叶延胡索夏眠期地下芽的分化与生长节律

刘雪莲¹,朱俊义¹,杨允菲²

(1 通化师范学院 生命科学院,吉林 通化 134002;

2 东北师范大学 草地科学研究所 植被生态科学教育部重点实验室,吉林 长春 130024)

【摘 要】【目的】对长白山早春类短命植物堇叶延胡索地下芽的发生发育过程进行显微观察,并对芽体生长进行测定和相关分析,揭示夏眠期植物个体的发育规律。【方法】于 2014 年 5 月至 11 月在堇叶延胡索生长季和夏眠期,定期挖取块茎进行解剖观察和扫描电镜显微照相,明确地下芽发生发育进程,测定各阶段芽体大小,揭示地下芽生长发育节律。【结果】堇叶延胡索块茎于盛花期完成更新生长,地上生活周期结束后,随即进入 2 个月左右的休眠期,于 7 月中下旬开始萌动,其地下芽的形态分化历经 2 个月左右,进程可分为萌芽期、花序原基分化期、花序形成期和花器官分化期 4 个时期。地下芽形态发生完成后,继续芽体的生长发育,最终以成熟的花序进行越冬休眠。整个夏眠期地下芽芽长呈指数函数生长,芽径则呈线性函数生长,芽长与芽径之间呈幂函数异速生长关系,且相关系数均达到极显著水平。【结论】堇叶延胡索夏眠期块茎需短暂休眠后完成地下芽的形态建成,地下芽存在优先伸长的异速生长节律。

【关键词】堇叶延胡索;地下芽;分化;异速生长

【中图分类号】S567.23⁺⁹

【文献标志码】A

【文章编号】1671-9387(2017)11-0132-06

Differentiation and growth of underground buds of spring ephemeroid plant *Corydalis fumariifolia* during summer dormancy

LIU Xuelian¹, ZHU Junyi¹, YANG Yunfei²

(1 College of Life Science, Tonghua Normal University, Tonghua, Jilin 134002, China;

2 Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun, Jilin 130024, China)

Abstract:【Objective】In this study, the organogenesis and growth of underground buds of *Corydalis fumariifolia*, a spring ephemeroid plant from the Changbai Mountains, China were observed and its individual development pattern in summer dormancy was revealed. 【Method】The development process and growth of underground buds were observed and studied by anatomic and SEM micrograph observation. The size of underground buds was determined through regular excavation of underground tubers in the growing season and summer dormancy from May to November 2014. 【Result】The tubers of *C. fumariifolia* renewed the bulb in the full-blossom period. Tubers switched to dormancy for two months after the end of aboveground life cycle, and buds differentiation began in late July. The differentiation period was two months and can be divided into sprout stage, inflorescence primordium differentiation, inflorescence formative and floral organ differentiation stage. When the buds finished morphogenesis, they continued grow and

【收稿日期】2016-09-23

【基金项目】国家自然科学基金项目(31170180)

【作者简介】刘雪莲(1978—),女,吉林集安人,副教授,博士,主要从事植物种群生态学、植物资源多样性保护与利用研究。
E-mail:liuxuelian1023@163.com

【通信作者】杨允菲(1956—),女,山东掖县人,教授,硕士,博士生导师,主要从事植物种群生态学研究。
E-mail:yangyf@nenu.edu.cn

went into dormancy with mature inflorescences ultimately. During the entire summer dormancy, the length of the underground buds of *C. fumariifolia* grew exponentially, while the diameter grew linearly. There was significant allometric growth in the form of a power function between length and diameter of the buds.

【Conclusion】*C. fumariifolia* needs short dormancy to complete underground bud formation, and underground buds have preferred elongation allometric growth rhythm.

Key words: *Corydalis fumariifolia*; underground bud; differentiation; allometric growth

在丹麦植物生态学家 Raunkiaer 制定的生活型分类系统中,按植物趋同适应方式的不同,将休眠芽或复苏芽埋在土表以下以渡过寒冷、炎热、干旱等恶劣环境的植物生态类群统称为地下芽植物^[1]。早春类短命植物是一类生长在温带落叶阔叶林及针阔混交林下的地下芽植物,这些植物除冬眠外,还具有夏眠现象。它们在早春积雪融化之时萌土、开花、结实,而在林冠层阔叶树展叶时地上部分随即枯萎死亡,整个地上生活周期仅 40~60 d^[2-7]。迄今为止,有关植物冬眠特征的研究报道较多,对起源于干旱地区的花卉植物如番红花^[8-9]、郁金香^[10-11]、水仙^[12-13]等关于其夏眠期鳞茎的休眠解除、花芽分化等也有相关报道,但对天然林下早春类短命植物在夏眠期内地下芽的生长与发育状况却知之甚少,而这些鲜为人知的生物学与生态学特性对于该类群趋同适应及进化的深入研究具有重要的科学意义。

堇叶延胡索(*Corydalis fumariifolia*)是罂粟科(Papaveraceae)紫堇属(*Corydalis*)多年生地下芽植物,是长白山林区林下早春类短命植物类群的主要组分,具有重要的观赏和药用价值。以往对堇叶延胡索的研究主要集中在药用成分提取、化学组成^[14-15]及种子生物学特性^[16]和块茎生长^[17]等方面,而有关堇叶延胡索夏眠期地下芽的分化进程、形态特征,以及芽生长规律迄今未见报道。本研究根据整个生长季定期取样观测数据,分析了堇叶延胡索地下芽萌动、分化的形态变化过程及芽的生长规律,以期对早春类短命植物个体发育及其生态学特性的深入研究提供参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在吉林省通化市微波站天然林下(41°37'55"~41°37'59"N, 125°55'45"~125°55'59"E, 海拔 700~750 m)和通化师范学院实践基地(41°44'47.04"N, 125°58'49.63"E, 海拔 429 m)进行。该区位于吉林省东南部长白山脉通化段老岭山脉和龙岗山脉之间,属于北温带大陆性季风气候,冬季长达 5

个月,严寒而干燥,夏季炎热而短促,年平均气温 5.5~6.0 °C,平均无霜期 140~171 d,年降水量 893~1 083.8 mm,且主要集中在 7—8 月^[18]。

1.2 研究方法

在 2014 年 4 月 11 日天然林下于堇叶延胡索萌土开花至 5 月 19 日枯萎期间,每隔 10 d 左右挖取地下块茎 8 个,观察块茎生长发育情况;至 2014 年 5 月 19 日堇叶延胡索植株枯萎后将其块茎挖出 800 个左右,移植在通化师范学院实践基地的栽培床中,定期清除杂草。

从 5 月 19 日至 7 月 20 日,每隔 7 d 左右取样 1 次,每次取 5 个块茎,观察块茎是否萌动。块茎萌动后,从 7 月 21 日至 9 月 25 日,每隔 3 d 左右取样 1 次;从 9 月 25 日至 11 月 4 日,每隔 12 d 左右取样 1 次;每次均取 8~12 个块茎。每次取样后,将块茎上的小芽取下,先用游标卡尺测量芽长、芽径,再用 FAA 固定液(V(体积分数 70%乙醇):V(甲醛):V(冰乙酸)=90:5:5)固定 48 h 以上,解剖观察并记录地下芽发育时期后,放入体积分数 70%乙醇中保存;经乙醇、丙酮、乙酸异戊酯系列脱水,再经 CO₂ 临界点干燥、粘台、喷金镀膜后在扫描电子显微镜下观察并照相^[19]。

1.3 数据处理

使用 SPSS 17.0 统计软件,对芽长、芽径的测量数据进行 One-way ANOVA 分析。利用 Levene's test 检验方差不齐后,使用 T₂ Tamhane's test 进行多重比较^[20]。

芽长、芽径生长速率的计算公式为:

$$S_{t+1} = (LM_{t+1} - LM_t) / T.$$

式中:S 为某段时间的生长速率,LM 为每次样品芽长(芽径)的平均值,T 为生长时间(即 2 次取样间隔的天数),t 为取样时间,t+1 为下一次取样时间。

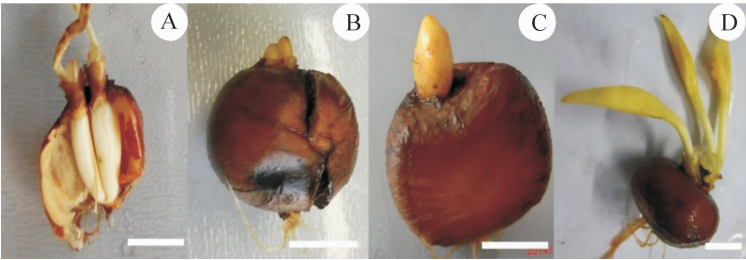
芽生长规律的回归中,以第 1 次测量时间为第 1 天开始累计,芽长与芽径的相关分析以 8 次取样的全部数据为样本。从线性函数($y = a + bx$)、指数函数($y = ae^{bx}$)和幂函数($y = ax^b$)中选择相关性最高的模型进行回归和相关分析。

2 结果与分析

2.1 莖叶延胡索地下芽的分化过程及形态变化

长白山区莖叶延胡索块茎的更新生长是在 4 月

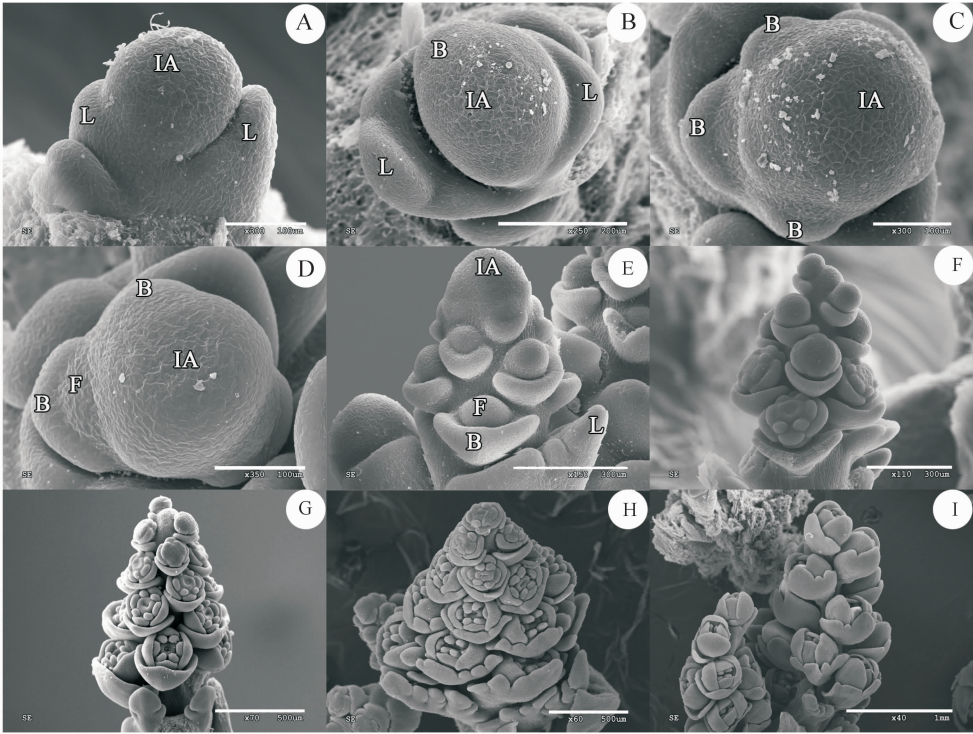
中旬盛花期完成的(图 1-A),5 月中下旬地上生活周期结束后,块茎需进行 2 个月左右的夏眠,于 7 月末开始萌生新芽(图 1-B)。莖叶延胡索地下芽发生发育的扫描电镜观察见图 2。



A. 块茎于 4 月中旬盛花期时完成更新生长;B. 7 月末块茎萌生新芽;C,D. 不同发育阶段的地下芽;比例尺=1 cm
A. Tubers renewed during the full-bloom stage in mid-April;B. Tubers sprout new buds in late July;
C-D. Buds at different developmental stages. Scale bars=1 cm

图 1 莖叶延胡索块茎更新及地下芽的发育

Fig. 1 Development of tubers and buds of *C. fumariifolia*



A. 花序先端及叶原基;B-E. 苞片螺旋向顶发生,苞片叶腋处分化出花原基;F-H. 花器官先后发生;I. 花序的发育。
IA. 花序先端;L. 叶原基;B. 苞片;F. 花原基;比例尺. A,C,D=100 μm;B=200 μm;E,F=300 μm;G,H=500 μm;I=1 mm
A. Inflorescence apex and leaf primordium;B-E. Bract differentiation in acropetal manner,the floral primordia subtended by bracts;
F-H. Initiation of floral primordia on the inflorescence;I. Development of inflorescence. IA. Inflorescence apex;L. Leaf primordium;
B. Bract primordium;F. Floral primordium;Scale bars. A,C,D=100 μm;B=200 μm;E,F=300 μm;G,H=500 μm;I=1 mm

图 2 莖叶延胡索地下芽的发生发育观察

Fig. 2 Initiation and development of underground buds of *C. fumariifolia*

由图 2 可以看出,莖叶延胡索块茎的生长点快速分裂形成多层芽鳞片,剥离芽鳞后,在半月形的叶片原基内侧可见花序原基的发生(图 2-A)。随后花

序先端的生长点继续分裂,半月形的苞片原基以螺旋向顶的方式顺序发生(图 2-B,C),随后苞片原基的叶腋处可见花原基的分化(图 2-D,E)。在花序形

态分化期,花序基部最早形成的花原基已经开始花器官各部的分化(图 2-F、G、H),到 9 月末时幼花序已经分化完成(图 2-I)。此后花序继续发育,以发育成熟的花序进入冬眠(图 1-C、D)。经连续取样解剖观察可知,董叶延胡索地下芽分化进程历经 2 个月左右,其分化过程可分为萌芽期(7 月 20 日—7 月 31 日)、花序原基分化期(7 月 25 日—8 月 7 日)、花序形成期(8 月 1 日—9 月 25 日)、花器官分化期(8 月 28 日—9 月 25 日)4 个时期。

2.2 董叶延胡索地下芽的生长节律分析

由表 1 可以看出,在整个地下生长发育过程中,董叶延胡索地下芽逐渐伸长和增粗,不同生长发育阶段,芽长、芽径的生长也表现出相似的生长规律。

表 1 董叶延胡索地下芽不同生长阶段的数量特征

取样日期 Sampling date	生长阶段 Growth stage	芽长 Length		芽径 Diameter	
		测定值/cm Value	变异系数/% CV	测定值/cm Value	变异系数/% CV
07-31	V	0.119±0.039 a	33.0	0.099±0.051 a	51.2
08-07	I1	0.230±0.083 b	35.9	0.202±0.071 b	35.1
08-28	I2	0.344±0.083 b	24.1	0.244±0.039 b	16.0
09-18	F	0.783±0.113 cd	14.5	0.367±0.035 c	9.7
09-30	D1	0.944±0.121 d	12.8	0.397±0.067 cd	16.9
10-08	D2	1.514±0.223 e	14.8	0.494±0.032 cd	11.6
10-20	D3	2.179±0.665 e	30.5	0.503±0.078 cd	15.6
11-04	D4	4.129±0.477 f	19.9	0.531±0.122 d	23.0

注:不同小写字母表示不同发育阶段 0.05 水平的差异性。V 为萌芽期;I1 为花序原基分化期;I2 为花序形成期;F 为花器官分化期;D1—D4 为地下芽的生长阶段。
Note: Means followed by different letters indicate significant difference at $P<0.05$ level. V, Sprouted phase; I1, Initial stage of inflorescence differentiation; I2, Inflorescence formative; F, Floral organ differentiation stage; D1 to D4, Different developmental stages.

图 3 反映了董叶延胡索芽长、芽径的增长速率,二者进一步表征了地下芽生长节律的非同步性。

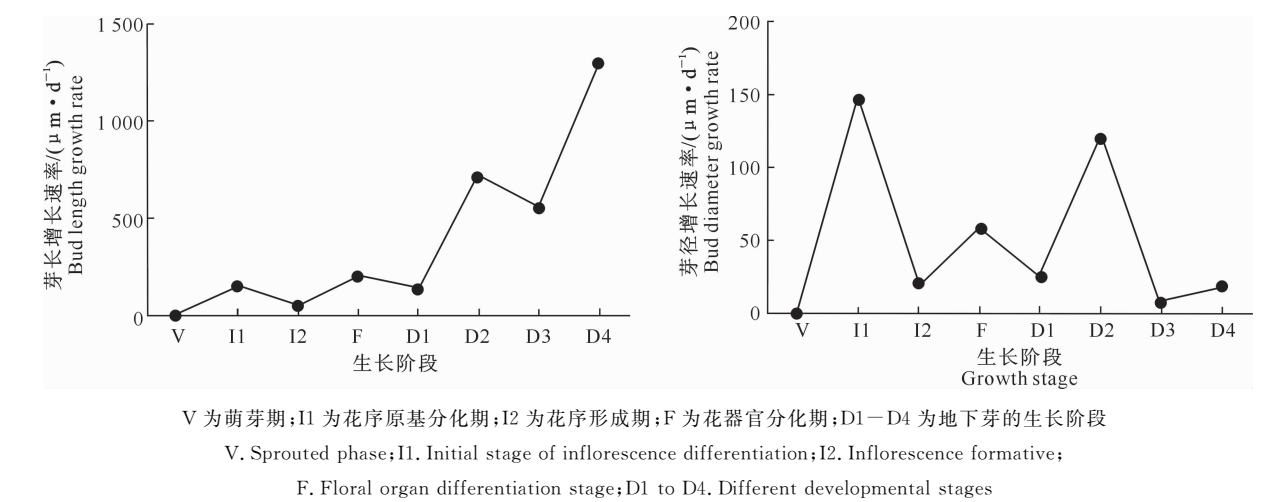


图 3 董叶延胡索地下芽芽长和芽径不同生长阶段的增长速率
Fig. 3 Growth rates of length and diameter of underground buds of *C. fumariifolia* at different growth phases
由图 3 可见,在整个生长发育过程中,芽长增长速率呈波动上升趋势,增长高峰出现在花序原基分化期(I1)、花分化期(F)和 D2、D4 发育期,在 D4 发育期时达到最快,为 1 300.4 μm/d。而芽径的增长

速率变化与芽长明显不同,呈较大幅度的上下波动,在花序原基分化期(I1)和 D2 发育期时芽体增粗速率出现 2 次峰值。说明地下芽在花序形态分化初期增粗较明显,而在发育后期具有优先伸长的特性。

2.3 堇叶延胡索地下芽的生长规律分析

经回归分析(图 4)可知,堇叶延胡索地下芽芽长随生长时间的延长呈指数函数形式增长,而芽径

则呈线性函数形式增长,相关系数 r 分别为 0.993 3 和 0.980 4,均达到极显著水平。芽长与芽径之间呈幂函数异速生长关系,其相关系数也达极显著水平($r=0.881\ 4$)(图 5);由拟合方程的增长速率($b=0.463\ 9<1$)可知,在整个生长发育过程中,芽长的增长速率总是快于芽径,说明地下芽具有优先伸长的特点。

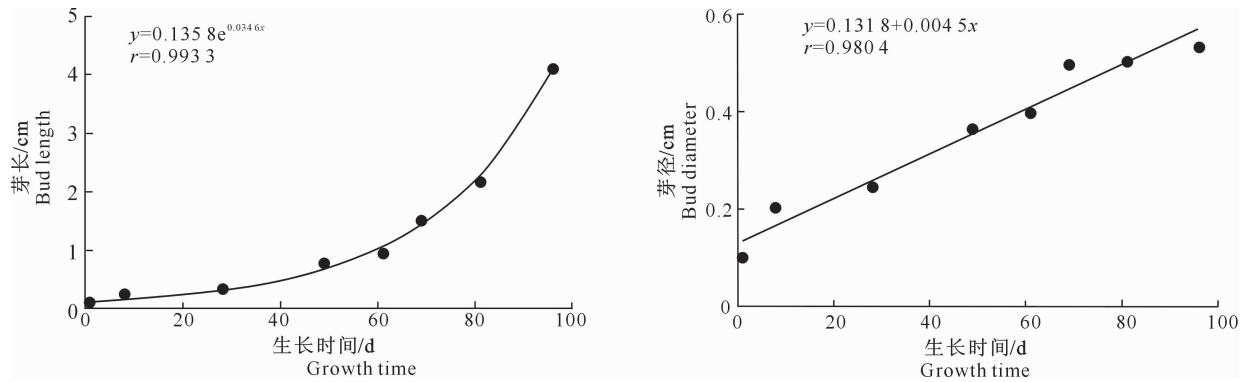


图 4 堇叶延胡索地下芽芽长和芽径生长与时间的关系

Fig. 4 Relationship between growth time with length and diameter of underground buds of *C. fumariifolia*

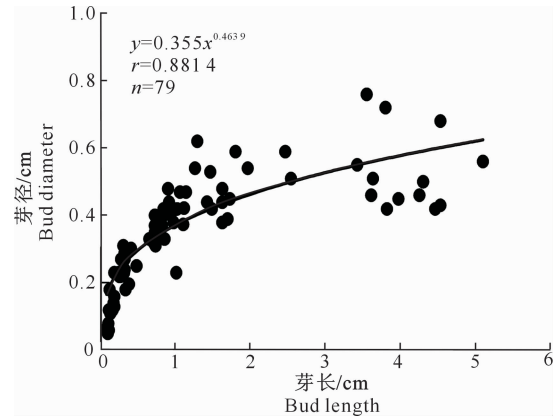


图 5 堇叶延胡索地下芽芽长、芽径的观测值及二者的拟合曲线

Fig. 5 Observed and simulated curves on relationship between diameter and length of underground buds of *C. fumariifolia*

3 讨 论

地下芽植物以休眠芽或更新芽埋在地面下规避恶劣环境,是植物长期趋同适应的结果^[1]。在漫长的地下生活中,地下芽植物的贮藏器官并不是一直处于休眠状态,而是进行着贮藏器官的更新^[21]、花芽形态建成^[22-23]、营养物质再分配^[24]等复杂的生理生化活动。本研究结果表明,堇叶延胡索块茎在地上植株盛花期时完成更新生长,地上生活周期结束后,块茎需经历短暂的夏眠期并于 7 月中下旬解除休眠,开始地下芽的形态分化与发育。早春类短命

植物堇叶延胡索具有夏眠和冬眠 2 次休眠的现象,但其夏眠周期较短,而且夏眠开始与解除的时间均早于番红花^[8-9]、郁金香^[10-11]和水仙^[12-13]。基于此个体发育特征,在堇叶延胡索的栽培管理中,可以考虑在地上部生育末期套作其他作物来提高土地利用效率,同时加强肥水管理,在促进套作植物生长发育的同时亦可加速堇叶延胡索地下芽的形态建成。

植物个体在长期适应自然选择压力和自身发育限制的过程中进化出了等速生长和异速生长等相关生长模型,这些模型可反映植物生活史策略的差异^[25]。异速生长方程可定量描述植物生长和资源分配之间的关系,揭示某一类生物的部分与整体或部分与部分之间的差异和对比关系^[25],是生物体不同构件对环境选择压力采取的生态对策方式^[26]。本研究结果表明,堇叶延胡索地下芽生长发育过程中,芽长和芽径之间存在幂函数异速生长关系,表现为芽长增长速率快于芽径,具有优先伸长的异速生长节律。此节律可能与地下芽不同生长发育时期内外因子的变化和作用有关。这种异速生长的生理调节机制以及外界环境条件的关系有待于深入研究。

[参考文献]

[1] 杨允菲,祝廷成. 植物生态学 [M]. 北京:高等教育出版社, 2011:28-33.
Yang Y F, Zhu T C. Plant ecology [M]. Beijing: Higher Educa-

- tion Press, 2011; 28-33.
- [2] Lapointe L. How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals [J]. *Physiol Plantarum*, 2001, 113(2): 151-157.
 - [3] Liu X L, Li J H, Yang Y F, et al. Floral development of *Gymnospermium microrrhynchum* (Berberidaceae) and its systematic significance in the Nandinoideae [J]. *Flora*, 2017(228): 10-16.
 - [4] Liu X L, Li J H, Zhu J Y, et al. Floral differentiation and growth rhythm of rhizome buds of the spring ephemeroid plant *Adonis amurensis* Regel et Radde [J]. *Phyton-international Journal of Experimental Botany*, 2016(86): 297-304.
 - [5] Taylor R J, Pearcy R W. Seasonal patterns of the CO₂ exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1976, 54(10): 1094-1103.
 - [6] Muller R N. The phenology, growth and ecosystem dynamics of *Erythronium americanum* in the northern hardwood forest [J]. *Ecological Monographs*, 1978, 48(1): 1-20.
 - [7] Schemske D W, Best L B. Flowering ecology of some spring woodland herbs [J]. *Ecology*, 1978, 59(2): 351-366.
 - [8] Molina R V, Valero M, Navarro Y, et al. Temperature effects on flower formation in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. *Electrical Systems for Aircraft Railway & Ship Propulsion*, 2005, 103(3): 361-379.
 - [9] Molina R V, Valero M, Navarro Y, et al. The effect of time of corm lifting and duration of incubation at inductive temperature on flowering in the saffron plant (*Crocus sativus* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 103(1): 79-91.
 - [10] Kamenetsky R, Zemah H, Ranwala A P, et al. Water status and carbohydrate pools in tulip bulbs during dormancy release [J]. *New Phytologist*, 2003, 158(1): 109-118.
 - [11] Moe R, Wickström A. The effect of storage temperature on shoot growth, flowering, and carbohydrate metabolism in tulip bulbs [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 28(1): 81-87.
 - [12] Noy-Porat T, Flaishman M A, Eshel A, et al. Florogenesis of the mediterranean geophyte *Narcissus tazetta* and temperature requirements for flower initiation and differentiation [J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 120(1): 138-142.
 - [13] Feng Y, Zhu L, Pan T, et al. Characterization of summer dormancy in *Narcissus tazetta* var. *Chinensis* and the role of NT-FTS in summer dormancy and flower differentiation [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 183: 109-117.
 - [14] 邹 薇, 张 鹤, 包永睿, 等. 延胡索提取工艺的优化及化学成分与药效指标相关性分析 [J]. *中草药*, 2012, 43(4): 694-698. Zou W, Zhang H, Bao Y R, et al. Optimization of extraction process for *Corydalis rhizoma* and correlation analysis on its chemical constituents and pharmacodynamic index [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2012, 43(4): 694-698.
 - [15] 杨鑫宝, 刘扬子, 杨秀伟, 等. 磐安延胡索的化学成分研究 [J]. *中草药*, 2013, 44(16): 2200-2207. Yang X B, Liu Y Z, Yang X W, et al. Study on chemical constituents from *Corydalis rhizoma* in Pan'an [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2013, 44(16): 2200-2207.
 - [16] 郭聪聪, 芦建国, 纪凯婷. 延胡索种子的生物学特性研究 [J]. *种子*, 2014, 33(12): 44-48. Guo C C, Lu J G, Ji K T. Study on seeds biological characteristics of *Corydalis yanhusuo* [J]. *Seed*, 2014, 33(12): 44-48.
 - [17] 胡 珂, 韦佳玉. 延胡索块茎生长发育过程观察 [J]. *安徽中医药大学学报*, 2014, 33(4): 78-80. Hu K, Wei J Y. Observation of growth process of *Corydalis yanhusuo* tuber [J]. *J Anhui Univ Chinese Med*, 2014, 33(4): 78-80.
 - [18] 宋金枝, 李海燕, 周丽威. 长白山区华北剪股颖无性系构件的结构及生长 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2145-2148. Song J Z, Li H Y, Zhou L W. Structure and growth pattern of *Agrostis clavata* clone modules in Changbai Mountain area [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(10): 2145-2148.
 - [19] 朱俊义, 张力凡, 沈 鹏, 等. 榛属 (桦木科) 花序及花的形态发生 [J]. *植物分类与资源学报*, 2014, 36(4): 433-442. Zhu J Y, Zhang L F, Shen P, et al. The morphogenesis of inflorescence and flower in *Corylus* (Betulaceae) [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2014, 36(4): 433-442.
 - [20] Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Núñez S, et al. Aboveground biomass in three sonoran desert communities: variability within and among sites using replicated plot harvesting [J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(10): 1240-1247.
 - [21] Clark G E. Effects of storage temperature and duration on the dormancy of *Sandersonia aurantiaca* tubers [J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 1995, 23(4): 455-460.
 - [22] Hall A J, Catley J L, Walton E F. The effect of forcing temperature on peony shoot and flower development [J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, 113(2): 188-195.
 - [23] Christiaens A, Dhooghe E, Pinxteren D, et al. Flower development and effects of a cold treatment and a supplemental gibberellic acid application on flowering of *Helleborus niger* and *Helleborus x ericsmithii* [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 136(2): 145-151.
 - [24] Ruiters C. Biomass and resource allocation patterns within the bulb of the perennial geophyte *Huemanthus pubescens* L. subsp. *pubescens* (Amaryllidaceae) in a periodic arid environment of lowland fynbos [J]. *South Africa Journal of Arid Environments*, 1995, 31(3): 311-323.
 - [25] 李 涛. 荒漠植物异速生长指数及其空间格局适应降雨梯度变化的规律与机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2010. Li T. Response mechanism of desert plant allometric exponents and spatial patterns to a precipitation gradient [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
 - [26] 杨允菲, 张宝田, 李建东. 松嫩平原蒙古蒿种群无性系分株的生长与生物量分配规律 [J]. *草业学报*, 2003, 12(1): 11-17. Yang Y F, Zhang B T, Li J D. The regulation of growth and biomass allocation on clonal ramets of *Artemisia mongolica* population on the Songnen plain in China [J]. *Acta Pratacul-turae Sinica*, 2003, 12(1): 11-17.