西北植物学报,2023,43(9):1586-1593
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.

doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2023.09.1586 http://xbzwxb.alljournal.net

欧报春二型花柱的繁育特性研究

刘 柳,刘 艳,李金凤,张 璐,张晓曼*

(河北农业大学 园林与旅游学院,河北保定 071000)

摘 要:二型花柱植物通常具有自交不亲和性,在不同植物中所表现的可育性不同。欧报春(*Primula vulgaris*)是典型的二型花柱植物,为了探究欧报春的繁育特性,通过温室栽培,对欧报春的长花柱和短花柱的花部特征、花粉和花柱形态、花粉活力、柱头可授性、花粉/胚珠比、杂交指数、杂交亲和性、花粉管观察进行研究。结果表明,(1)长花柱和短花柱的花冠直径、花冠筒长度、柱头高度、花药高度和花筒中部直径均表现出两型性;(2)花粉和柱头观察发现花粉极轴长、花粉赤道轴长、花柱直径、柱头乳突细胞和花粉数量均有差异;(3)长花柱的花粉/胚珠比为384.20,短花柱为369.70,属于兼性异交类型;长花柱和短花柱的花粉活力和柱头可授性能在较长时间内维持较高活力;(4)长花柱杂交指数值为5,短花柱为4,表明繁育系统类型为异交,部分自交亲和,需要传粉者;6种授粉组合均能结实,异型花间授粉的结实数明显高于同型自花授粉和异株同型授粉;短花柱为母本的异型花间授粉组合亲和性优于其他组合;欧报春存在自交不亲和性,长花柱的自交不亲和性低于短花柱。

关键词:欧报春;二型花柱;繁育特性;花部形态特征;杂交亲和性

中图分类号:S628.1 **文献标志码**:A

Research on the Reproductive Characteristics of the Distyly of *Primula vulgaris*

LIU Liu, LIU Yan, LI Jinfeng, ZHANG Lu, ZHANG Xiaoman*

(College of Landscape Architecture and Tourism, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071000, China)

Abstract: Distyly are usually self-incompatible and show different levels of fertility in different plants. In order to investigate the breeding characteristics of *Primula vulgaris*, the floral characteristics, pollen and style morphology, pollen vigor, stigma fertility, pollen/ovule ratio, hybridization index, hybridization affinity, and pollen tube observation of pin and thrum of *Primula vulgaris* were investigated through greenhouse cultivation. The results showed that, (1) the corolla diameter, corolla tube length, stigma height, anther height, and mid-tube diameter of long and short styles showed amphidiploid. (2) Pollen and stigma observations revealed differences in pollen polar axis length, pollen equatorial axis length, stigma diameter, stigma papilla cells, and pollen counts. (3) Pollen/ovule ratios of the long styles were 384.20, and those of the short styles, 369.70. It belonged to the type of parthenocarpic heterosis; the pollen viability and stigma pollinability of long and short styles maintained high viability for a longer period of time. (4) The value of hybridization index of the long styles was 5, and that of the short styles was 4, which indicated that the type of the breeding system was heterozygous, with partial autogamous affinities, and pollinators were needed. The six pollination combinations were all able to set fruit, and the number of fruits of heterozygous interflower pollination was significantly higher than that of homozygous self-pollination and heterozygous homozygous pollination; the short styles were the affinity of heterotypic interflowers pollination combination with

收稿日期:2023-01-03;**修改稿收到日期**:2023-06-08

基金项目:河北省自然科学基金面上项目(C2021204113)

作者简介:刘 柳(1997-),女,在读硕士研究生,主要从事园林植物种质资源创新研究。E-mail:314229165@qq.com

*通信作者:张晓曼,副教授,主要从事园林植物种质资源创新研究。E-mail:846894144@qq.com

short styles as the mother was better than the other combinations; self-incompatibility existed in *P. vulgaris*, and the self-incompatibility of long styles was lower than that of short styles.

Key words: *Primula vulgaris*; distyly; reproductive characteristics; floral morphological characteristics; hybridization affinity

二型花柱是由基因控制的花的多态性，根据柱头与花药位置的不同分为长花柱和短花柱，是一种特殊的雌雄蕊异位方式[1]，有利于花粉的准确传递，促进异交，避免自花授粉和和形态内授粉。自 1583 年在耳报春（*Primula auricular*）和粉报春（*Primula farinose*）中报道二型花柱现象以来，至少在 28 个由动物授粉的开花植物中发现过这种特殊的花部结构[2-5]，这是植物长期繁育和对环境适应性进化的必然结果。二型花柱植物通常具有自交不亲和性，但在不同植物中所表现的可育性不同。此外，不同花柱之间还常伴有花粉数量、花药大小、颜色、柱头的形状、突起高度、密度、分布的差异性[6-8]，二型花柱的研究是生态学的热点之一。

欧报春（*Primula vulgaris*）是报春花科（Primulaceae）报春花属（*Primula* L.）多年生草本花卉。欧报春全株具香气，叶面皱，呈长椭圆形，株高 10～15 cm，是报春花属中花色丰富度最高、品种相对最多，且应用最为广泛的植物，无论是在观赏价值还是抗性方面都优于其他报春，具有良好的开发前景。目前，对欧报春的研究较少，且已有的研究主要集中在花色形成机理与遗传[9-10]、栽培育种[11-14]、组培体系的建立[15-16]等方面，缺乏对欧报春二型花柱的花部形态特征、繁育特性等基础性研究。本文探究了欧报春二型花柱花部特征差异和繁育特性，为二型花柱植物自交不亲和机制的研究奠定基础，对欧报春今后育种提供依据。

1　材料和方法

1.1　试验材料

研究供试材料于 2021 年 5 月栽培于河北农业大学温室中（温度维持在 20～25 ℃）。2021 年 11 月—2022 年 5 月选取生长良好的欧报春植株进行试验。

1.2　试验方法

1.2.1　花部形态特征观测

选择处于盛花期的欧报春长花柱和短花柱各 30 株，每株选择 1 个花序用游标卡尺分别测量花冠直径、花冠筒高度、柱头高度（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）、花筒中部直径（花冠筒的最窄处）等形态特征，并将测量的数据分别详细记录，单位精确到 0.01 mm。

1.2.2　花粉、柱头形态扫描电镜观察

选取处于盛花期的长花柱和短花柱各 10 朵，分别将花粉用导电胶粘在金属台上，喷金，镀膜，于 Prisma E 型扫描电镜中拍照，观察和测量观察花粉赤道面观、极面观、表面纹饰和网眼形状，测量花粉极轴长（*P*）、赤道轴长（*E*）。同样步骤观察花柱，测量花柱直径和柱头乳突细胞长度，拍照。

1.2.3　花粉/胚珠比、花粉活力和柱头可授性测定

选取处于花蕾期的（雌雄蕊成熟但未散粉）长花柱和短花柱各 20 朵。参照 Cruden[17] 的方法，摘取所有花药，用 1.0 mol/L HC1 在 60 ℃条件下水解去除花药壁，制成 2.5 mL 的悬浮液。先吸取 0.01 mL，制片，重复记数直至观察完所有悬浮液，分别统计欧报春长花柱和短花柱的花粉量；在解剖镜下用解剖针挑破子房壁统计胚珠数量。

花粉/胚珠比＝该花的花粉总量/胚珠数量。

于上午 9:00，分别取开花 1，3，5，7，9，11，13，15 d 的长花柱和短花柱花粉，用 TTC 染色法来测定花粉活力[18]。

花粉活力＝具有花粉活力花粉数/观察花粉总数×100%。

将上述检测花朵的柱头用镊子取下，用联苯胺-过氧化氢反应液来检验欧报春柱头的可授性[19]。参考孙建等[20]的分级标准，1 级：少量气泡，可授性低，标记为＋/－；2 级：气泡较多，可授性中等，标记为＋；3 级：有大量气泡，可授性高，标记为＋/＋。

1.2.4　杂交指数估测和杂交亲和性测定

依 Dafni[21] 的方法，通过对欧报春成熟情况，性器官空间位置和花序直径来估算欧报春杂交指数。

对欧报春的栽培种群进行人工授粉，设置 6 种授粉组合：(1) 同型自花授粉，每日上午 8:00，分别选择当天开放长花柱和短花柱的花朵，在未开放前套袋，7 d 后揭开袋子，用洁净的刷子蘸取同一朵花的花粉进行授粉并套袋，标记具体的授粉时间。(2)异株同型授粉，每日上午 8:00，分别选择当天开放长花柱和短花柱的花朵，未散粉前对母本去雄并套袋。父本花粉，选择不同株的同型植株，未开花前进行套袋，待开花 7 d 后收集花粉用洁净的刷子对母本进行授粉并套袋，标记具体的授粉时间和父母本。(3)异型花间

授粉，每日上午 8:00，分别选择当天开放长花柱和短花柱的花朵，未散粉前对母本去雄并套袋。父本花粉，选择异型植株，未开花前进行套袋，待开花 7 d 后收集用洁净的刷子对母本进行授粉并套袋，标记具体的授粉时间和父母本。同株长花柱记作 P，短花柱记作 T，不同株长花柱记作 P1，短花柱记作 T1。每种处理做 50 个重复，结实后在解剖镜下统计饱满种子数。

为了观察 6 种授粉组合授粉后花粉的萌发、花粉管的生长和进入子房的情况，于授粉后 1 h，2 h，4 h，6 h，8 h，12 h，18 h，24 h，48 h，72 h 取下各组合的雌蕊，装入 FAA 溶液的离心管中处理 24 h，放入 70%的乙醇中进行储存备用。取出雌蕊，用蒸馏水冲洗 3～4 次，将长花柱、短花柱雌蕊分别放入盛有 2 mol/L、4 mol/L 的 NaOH 溶液的离心管中，分别软化 60 min，30 min 后取出，用蒸馏水冲洗，放入 0.1%水溶性苯胺蓝溶液中进行染色。采用常规制片法制片[22]，用荧光显微镜观察，测量花粉管长度和花柱长度，计算相对位置。

1.3 数据处理

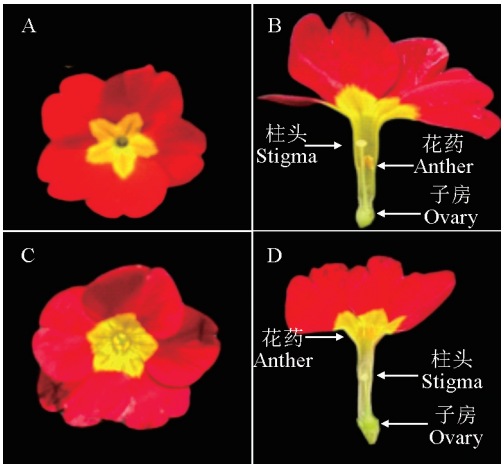
试验数据利用 SPSS 22.0 进行数据处理分析，用 Duncan 法比较不同处理间差异，采用 Excel 汇总数据和制作图表。

2 结果与分析

2.1 花部形态特征观测

通过观察花部结构的发现，欧报春为典型的二型花柱植物。长花柱柱头高于花药，在花冠口处可见(图 1，A、B)；短花柱柱头低于花药，雄蕊在花冠口处可见(图 1，C、D)。

由表 1 可知，长花柱的花冠直径为 3.86 cm，短花柱为 3.74 cm，长花柱大于短花柱 0.12 cm，差异不显著；长花柱的花冠筒长度为 1.43 cm，短花柱为 1.55 cm，长花柱小于短花柱 0.12 cm，差异显著；长花柱柱头高度为 1.28 cm，短花柱为 0.79 cm，长花柱大于短花柱 0.49 cm，差异极显著；长花柱花药高度为 0.83 cm，短花柱为 1.35 cm，长花柱小于短花柱 0.52 cm，差异极显著；长花柱花筒中部直径为 0.37 cm，短花柱为 0.36 cm，长花柱大于短花柱 0.01 cm，差异显著。综上所述，长花柱和短花柱的相同花部之间存在差异。



A. 长花柱花部形态；B. 长花柱剖开图；C. 短花柱花部形态；D. 短花柱剖开图

图 1 欧报春二型花柱花部形态图

A. Pin floral morphology; B. Pin dissection diagram; C. Thrum floral morphology; D. Thrum dissection diagram.

Fig. 1 Floral morphology of *Primula vulgaris* distyly

表 1 长花柱和短花柱的花部形态特征

Table 1 Floral morphological characteristics of pin and thrum

测量和统计的指标 Measurement and statistics	长花柱 Pin	短花柱 Thrum	t
花冠直径 Corolla diameter/cm	3.86±0.56	3.74±0.57	1.523
花冠筒长度 Corolla tube length/cm	1.43±0.01	1.55±0.16	6.185*
柱头高度 Capital height/cm	1.28±0.03	0.79±0.01	15.319**
花药高度 Anther height/cm	0.83±0.03	1.35±0.01	18.574**
花筒中部直径 Middle diameter of flower tube/cm	0.37±0.02	0.36±0.01	3.850*
极轴长 Polar axial length/μm	15.62±0.19	24.08±0.22	28.836**
赤道轴长 Equatorial axis length/μm	17.09±0.18	25.57±0.18	33.328**
花柱直径 Style diameter/μm	1 570.58±12.30	1 802.33±22.16	3.076**
柱头乳突细胞 Stigma mastoid cells/μm	36.27±0.15	27.15±0.11	6.220*

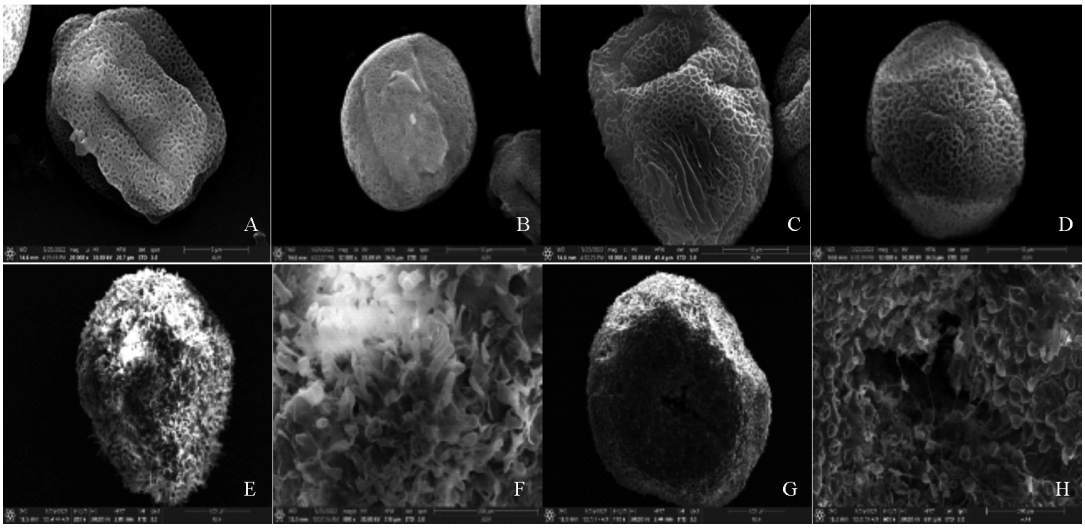
注：** 表示在 0.01 水平差异显著，* 表示在 0.05 水平差异显著。

Note: in the figure, ** show significant difference at the level of 0.01, and * show significant difference at the level of 0.05.

2.2　花粉、柱头观察

欧报春的长花柱和短花柱花粉粒较小，并都以单粒的形式存在，形状均为超长球形，因而不易从外形上将 2 种花粉区别开；花粉赤道面观均为近椭圆形（图 2，A、C）；极面观均为近圆形（图 2，B、D）；外壁纹饰为网状雕纹；网眼形状为密网纹；具有萌发沟；长花柱的极轴长和赤道轴长分别为 15.62，17.09 μm，短花柱相对应各部分别为 24.08，25.57 μm，长花柱均小于短花柱，呈极显著差异（表 1）。

长花柱的花柱直径小于短花柱，呈极显著差异（表 1）；欧报春柱头表面未发现黏性物质，且分泌物较少，不易捕获花粉（图 2，E、G）；柱头与花柱连接孔处较光滑，长花柱外壁为细微的网状结构，短花柱为粗糙的网状结构；柱头表面均有乳突，长花柱柱头的乳突细胞长度显著大于短花柱（表 1），因而容易固定短花柱所产生的较大花粉，短花柱柱头的乳突较短（图 2，F、H），从而更容易固定长花柱花所产生的较小花粉。



A. 长花柱花粉，标尺＝5 μm；B. 长花柱花粉，标尺＝10 μm；C. 短花柱花粉，标尺＝10 μm；D. 短花柱花粉，标尺＝10 μm；E. 长花柱，标尺＝500 μm；F. 长花柱，标尺＝200 μm；G. 短花柱，标尺＝500 μm；H. 短花柱，标尺＝200 μm。

图 2　花粉和花柱形态

A. Pin pollen, scale＝10 μm; B. Pin pollen, scale＝5 μm; C. Thrum pollen, scale＝10 μm; D. Thrum pollen, scale＝10 μm; E. Pin, scale＝500 μm; F. Thrum, scale＝200 μm; G. Thrum, scale＝500 μm; H. Thrum, scale＝200 μm.

Fig. 2　Pollen and stigma morphology

2.3　花粉/胚珠比、花粉活力和柱头可授性测定

欧报春长花柱单花花粉总量为 18 425 粒，短花柱为 14 918 粒，花粉数量差异不显著（表 2）；长花柱胚珠数量为 48.00，短花柱为 44.08，胚珠数量差异不显著；长花柱 P/O 比为 384.20，短花柱为 369.70，按 Cruden 的标准，欧报春的繁育系统属于兼性异交类型。

表 2　花粉-胚珠比值

Table 2　Pollen-ovule ratio

测量和统计的指标 Measurement and statistics	长花柱 Pin	短花柱 Thrum	t
单花总花粉量 Total pollen	18 425.00±509.60	14 918.00±364.16	8.105*
单花总胚珠数 Total ovule	48.00±0.68	44.08±0.65	4.162
花粉/胚珠比 Pollen/ovule ratio	384.20±7.53	369.70±9.08	

注：* 表示在 0.05 水平差异显著。

Note: * show significant difference at the level of 0.05.

由表 3 可知，不同开花时期长花柱和短花柱的花粉活力存在一定差异，花粉活力随时间的变化相似。欧报春长、短花柱的花粉活力开花后均逐渐升高，在第 7 天时达到最高，分别为 73.06％和 79.90％，然后再降低，第 15 天时花粉失去活力。不同开花时期长、短花柱的柱头可授性也存在一定差异，总体呈先升后降的趋势。开花第 1 天，长花柱已具备中等程度的可授性，而短花柱可授性低；开花第 7～11 天时，长、短花柱均具备高可授性；开花第 15 天，长、短花柱的可授性均由高降为低。综上所述，长花柱和短花柱的花粉活力和柱头可授性能在较长时间内维持较高活力。

2.4　杂交指数估测和杂交亲和性测定

根据 Dafni 对杂交指数估算标准（表 4），长花柱和短花柱的单花直径都远大于 6 mm，赋值为 3；花药开裂与柱头具有可授性之间不同步，赋值为 1；长花柱的花药与柱头在空间上有隔离，不能接触，赋值

为 1,杂交指数值为 5;短花柱的花药与柱头虽然在空间上有隔离,但柱头位于花药下方,所以花药与柱头可能会有接触,赋值为 0,杂交指数值为 4,因此根据 Dafni 的标准,欧报春的繁育系统类型可定为异交,部分自交亲和,需要传粉者。

由表 5 可知,不同授粉组合均可结实,但结实数之间存在差异,具体表现为短花柱为母本的异型花间授粉>长花柱为母本的异型花间授粉>长花柱自花授粉和长花柱异株同型授粉>短花柱自花授粉和短花柱异株同型授粉>长花柱和短花柱的对照。综上所述,异型花间授粉的结实数明显高于自花授粉和异株同型授粉,短花柱为母本的异型花间授粉组合亲和性优于其他组合,由对照组可知,在无传粉昆虫的温室中欧报春能少量结实。

花粉管观察试验结果表明,长花柱、短花柱异花授粉无论时间长短花粉管都顺利到达子房,长花柱为母本的异型花花间授粉花粉管在 72 h 内到达子房(图 3,A),短花柱为母本的异型花间授粉花粉管在 48 h 内到达子房(图 4),并与胚珠结合(图 3,B),花粉管的生长速度最快;长花柱自花授粉中部分花粉管 72 h 可到达子房(图 3,C),长花柱异株同型授粉仅有少量花粉管到达花柱与子房的连接处;短花柱自花花粉异株和同型花粉萌发情况较差(图 3,D),但花粉萌发后的生长速度与异型花粉授粉无显著差异。综上所述,欧报春存在自交不亲和,长花柱的自交不亲和性低于短花柱。

表 3 欧报春花粉活力与柱头可授性检测结果

Table 3 Pollen viability and stigma fertility test results of *Primula vulgaris*

开花后时间 Time after flowering/d	花粉活力 Pollen viability/%		柱头可授性 Stigma fertility	
	长花柱 Pin	短花柱 Thrum	长花柱 Pin	短花柱 Thrum
1	41.13±5.26	38.78±3.17	+	+/—
3	45.98±3.39	52.25±3.67	+	+
5	62.25±4.40	66.87±3.33	+/+	+
7	73.06±3.31	79.90±4.81	+/+	+/+
9	70.52±2.53	60.13±2.92	+/+	+/+
11	49.56±1.84	43.01±2.48	+/+	+/+
13	21.50±2.16	11.05±1.75	+	+
15	0.33±0.01	0.70±0.01	+/—	+/—

表 4 欧报春杂交指数估测

Table 4 OCI of *Primula vulgaris*

观测项目 Observation index	花朵直径 Inflorescence diameter/mm	花药散粉与柱头可授期时间间隔 Interval between anther dehiscence time and stigma	柱头与花药空间位置 Stigma and anther space location	OCI 值 OCI value
长花柱 Pin	>6,3	雄蕊先熟 Protandry, 1	分离 Isolation, 1	5
短花柱 Thrum	>6,3	雄蕊先熟 Protandry, 1	不分离 Non-isolation, 0	4

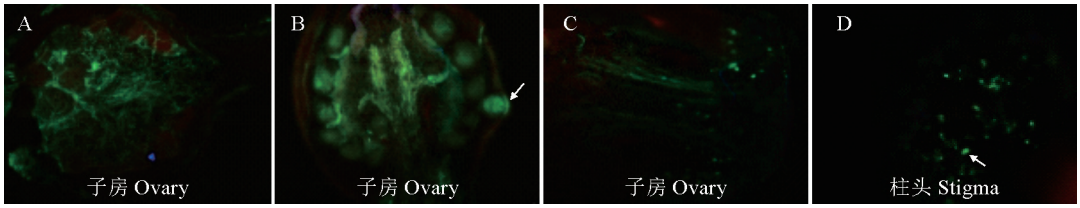
表 5 人工授粉结实数

Table 5 Artificially pollinated fruiting number

花柱类型 Style type	同型自花授粉 Self-pollination	异株同型授粉 Heterologous pollination	异型花间授粉 Cross-pollination	对照 Contrast	*F*
长花柱 Pin	23.20±2.51b	19.74±1.51c	33.28±2.44a	3.09±0.37d	176.964
短花柱 Thrum	11.00±1.83b	13.74±1.40b	42.21±3.21a	3.69±0.31c	564.354
t	13.632*	17.518**	17.072*	1.251	

注:同行小写字母不同表示差异显著($P<0.05$);** 表示在 0.01 水平差异显著,* 表示在 0.05 水平差异显著。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$); * Correlations are significant at the 0.05 level, ** correlations are significant at the 0.01 level.

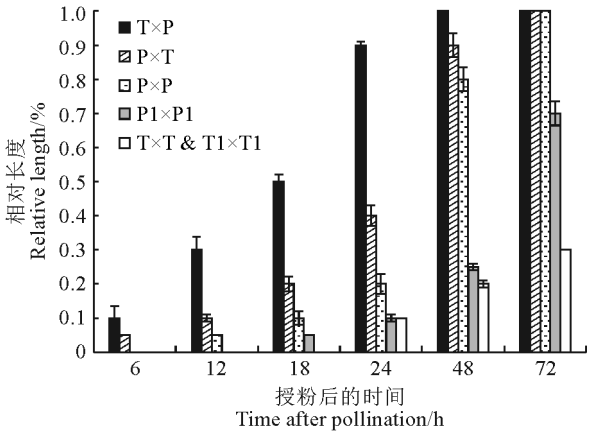


B 图中箭头所指位置为胚珠;D 图中箭头所示为花粉萌发。

图 3 不同授粉方式下花粉管荧光观察

The location of the arrow in Fig. B is the ovule; The arrow in Fig. D shows pollen germination.

Fig. 3 Observation of pollen tube fluorescence under different pollination methods



T×P. 短花柱×长花柱；P×T. 长花柱×短花柱；P×P. 长花柱×同株长花柱；P1×P1. 长花柱×不同株长花柱；T×T & T1×T1. 短花柱×同株短花柱 & 短花柱×不同株短花柱。

图 4　不同授粉方式下花粉管荧光观察的相对长度（花粉管长/雌蕊长）

T×P. Short styles×long styles; P×T. Long styles×short styles; P×P. Long styles×long styles of the same plant; P1×P1. Long styles×long styles of different plants; T×T & T1×T1. Short styles×short styles of the same plant & short styles×short styles of different plants.

Fig. 4　Relative length of pollen tube fluorescence observation under different pollination methods (pollen tube length/pistil length)

3　讨　论

二型花柱植物在形态上的差异除了雌雄蕊高度外还有花部特征的多样性[23]。欧报春长花柱的花冠直径和花筒中部直径大于短花柱，这通常被认为是一种机制，以补偿花粉粒到达长花柱的偏差，迫使长花柱比短花柱吸引更多的传粉者[24]。欧报春长花柱的花柱高度与短花柱的花药高度相近，与买金梅对刺叶彩花（*Acantholimon alatavicum*）的研究结果[25]一致，究其原因，应是避免雌雄蕊的相互干扰，同时促进异型花间的授粉。研究发现欧报春长花柱的花粉和花柱形态与短花柱不同，长花柱柱头的乳突较短花柱的长，容易固定短花柱产生的较大的花粉，短花柱柱头的乳突较短，从而更容易固定长花柱花产生的较小的花粉，与冯建菊等人对新疆紫草（*Arnebia euchroma*）和卢婉佩对小报春（*Primula forbesii*）的研究结果[26-27]一致。花粉形态和柱头乳突的差异叶会导致花粉粘附能力的不同，从而影响植物的繁殖特性，如对二型花柱植物白花丹（*Plumbago zeylanica*）的花粉外壁与柱头角质层形态研究发现，其会影响物理接触和化学过程[28]。此外，有研究表明不亲和反应与花粉和柱头结构和化学成分有关[29]。

传粉在对植物的繁育中有重要意义，花粉活力和柱头可授性是影响传粉成功的重要因素[30]。TTC 染色法具有快速、准确、灵敏度高等特点，联苯胺－过氧化氢法测定柱头可授性在报春中被广泛应用[31]。柱头是接受花粉的部位，其活性影响花粉的附着、萌发和花粉管伸长。当花粉活力与柱头可授性都处于高活力时，是收集花粉的最佳时期，也是最佳的授粉时段，有利于植物顺利进行授粉受精过程。根据花粉/胚珠比、杂交指数估测结果来看，欧报春的繁育系统为异交和自交都有。虽有研究表明二型花柱植物往往遵循的严格自交不亲和繁育系统[32-34]，与本试验结果不同。但也存在二型花柱的植物具有部分自交亲和[23,35]，如紫草科的一些品种通常具有自交亲和性[36]，四季报春（*Primula obconica*）[31]，翠南报春（*Primula patens*）[37]也存在自交亲和性。同一属中花柱异型的植物的繁育特性可能也不同，与所处环境有关，如在水仙属中比利牛斯山黄水仙（*Narcissus albimarginatus*）和密花兜被（*N. calcicola*），是自交不亲和的，而非洲之恋水仙（*Narcissus rupicola*）是自交亲和的，是因为该物种是分布于地中海的高海拔地区，环境恶劣，传粉昆虫甚少，在此环境下植物失去自交不亲和系统，来确保繁殖成功[38]。欧报春这种自交亲和的繁育系统可能是与其生活史相适应的[39]，是对自身的一种生殖保障。

杂交授粉试验表明长花柱的自交不亲和性显著低于短花柱，这与 Massinga 等人的研究结果，存在部分报春花属植物的长花柱具有一定的自交亲和性，而短花柱表现为严格的自交不亲的一致[8]，其原因还需进一步探究。荧光显微观察表明，无论是自花花粉、异型花粉还是异花花粉均能在长花柱的柱头上萌发，只是异型花粉的萌发速度快于其他类型，而短花柱为母本的植株无论自交还是同型异株授粉更多的表现为自交不亲和，花粉无法在柱头上萌发，与邵剑文等人对安徽羽叶报春的研究结果[40]一致。这是因为长花柱依靠控制花粉管的生长对花粉进行选择和识别，短花柱于花粉在柱头表面萌发的阶段对花粉进行识别。Tremayne 对报春花属植物研究发现自交阻碍发生在花柱中的类型比自交阻碍发生在柱头表面的类型更容易产生种子[41]，本试验结果进一步验证了这一结论。

参考文献：

[1] BARRETT S C H. The evolution and adaptive significance of heterostyly[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1990, **5**(5): 144-148.

[2] DARWIN C, GOULD S J. The different forms of flowers on plants of the same species[M]. New York: D. Appleton and Co., 1897.

[3] GANDERS F R. The biology of heterostyly[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 1979, **17**(4): 607-635.

[4] LLOYD D G, WEBB C J. The evolution of heterostyly[M]// BARRETT S C H. Evolution and function of heterostyly. Berlin, Heidelberg: Springer, 1992: 151-178.

[5] BARRETT S C H, SHORE J S. New insights on heterostyly: Comparative biology, ecology and genetics[M]// Self-incompatibility in flowering plants. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008: 3-32.

[6] BAKER H G. Heterostyly in the Connaraceae with special reference to *Byrsocarpus coccineus*[J]. *Botanical Gazette*, 1962, **123**(3): 206-211.

[7] RAY P M, CHISAKI H F. Studies on amsinckia. ii. Relationships among the primitive species[J]. *American Journal of Botany*, 1957, **44**(6): 537-544.

[8] MASSINGA P H, JOHNSON S D, HARDER L D. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentanisia* species (Rubiaceae)[J]. *Annals of Botany*, 2005, **95**(3): 389-399.

[9] 翟宇慧，吕嘉琪，李 想，等. 欧洲报春细胞液 pH 对花色形成的作用机理初探[J]. 园艺学报，2020，**47**(3)：477-491.
ZHAI Y H, LÜ J Q, LI X, *et al*. Effects of cell sap pH on the flower color formation in *Primula vulgaris*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, **47**(3): 477-491.

[10] 曹建军，梁宗锁. 欧报春(*Primula vulgaris*)不同花色与色素关系及花色遗传初步分析[J]. 植物研究，2008，**28**(4)：426-432.
CAO J J, LIANG Z S. Preliminary analysis on flower color inheritance and relations between flower color and pigments in *Primula vulgaris*[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, **28**(4): 426-432.

[11] 李 艳，张 显，邹凤英，等. 无土育苗对欧洲报春幼苗素质的影响[J]. 陕西林业科技，2006(3)：11-14.
LI Y, ZHANG X, ZOU F Y, *et al*. The effect of soilless culture on the seedling quality of *Primula acaulis* species[J]. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 2006(3): 11-14.

[12] 刘艳梅，潘会堂，张启翔. 小报春与欧报春杂交育种初步研究[C]//中国观赏园艺专业委员会 2014 年学术年会论文集. 2014：118-128.

[13] 李 艳，张 显，邹凤英，等. 栽培基质对欧洲报春生长发育的影响[J]. 园艺学报，2007，**34**(1)：237-238.
LI Y, ZHANG X, ZOU F Y, *et al*. The effects of different soilless media on the growth and development of *Primula acaulis* species[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, **34**(1): 237-238.

[14] 刘振彬. 欧洲报春花授粉组合及获得优良种质种子的技术措施[J]. 河北林业科技，2003(5)：39-41.
LIU Z B. Pollination combination of *Primula* europaea and technical measures to obtain excellent germplasm seeds[J]. *Journal of Hebei Forestry Science and Technology*, 2003(5): 39-41.

[15] 郑云凤，张晓曼，刘 晓. 欧报春上下胚轴再生体系的建立[J]. 分子植物育种，2018，**16**(4)：1 250-1 256.
ZHENG Y F, ZHANG X M, LIU X. Establishment of regeneration system of epicotyls and hypocotyls of primrose (*Primula vulgaris*)[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, **16**(4): 1 250-1 256.

[16] 张晓曼. 小报春生物学特性与多倍体种质创新研究[D]. 河北保定：河北农业大学，2011.

[17] CRUDEN R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, 1977, **31**(1): 32-46.

[18] 张万灵，周 兵，肖宜安，等. 二型花柱植物金荞麦的繁殖生态学研究[J]. 西北植物学报，2013，**33**(3)：483-493.
ZHANG W L, ZHOU B, XIAO Y A, *et al*. Reproductive ecology of distylous *Fagopyrum dibotrys*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(3): 483-493.

[19] 唐 英，袁 涛，陈庭巧. 大花黄牡丹的开花特性与繁育系统[J]. 西北植物学报，2021，**41**(5)：782-794.
TANG Y, YUAN T, CHEN T Q. Flowering characteristics and breeding system of *Paeonia ludlowii*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(5): 782-794.

[20] 孙 建，魏 星，乐美旺，等. 芝麻繁育特性研究Ⅴ：花粉活力与柱头可授性[J]. 西北农业学报，2020，**29**(10)：1 537-1 546.
SUN J, WEI X, LE M W, *et al*. Study on breeding characteristics of *Sesamum indicum* L.: Ⅴ. Pollen viability and stigma receptivity[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2020, **29**(10): 1 537-1 546.

[21] DAFNI A. *Pollination ecology*: A practical approach[M]. Oxford [England]: IRL Press at Oxford University Press, 1992.

[22] 成健红，谭敦炎，李 疆，等. 巴旦杏授粉试验及花粉管生长的荧光显微观察[J]. 西北植物学报，2001，**21**(5)：894-899.
CHENG J H, TAN D Y, LI J, *et al*. Studies of pollination experiment and the growth of pollen tube under fluorescent microscope on almond[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2001, **21**(5): 894-899.

[23] BRYS R, JACQUEMYN H, ENDELS P, *et al*. Reduced reproductive success in small populations of the self-incompati-

ble *Primula vulgaris*[J]. *Journal of Ecology*, 2004, **92**(1): 5-14.

[24] DE CASTRO C C, ARAUJO A C. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2004, **244**(3): 131-139.

[25] 买金梅. 刺叶彩花异型花柱及其附属多态性的研究[D]. 乌鲁木齐：新疆大学，2019.

[26] 冯建菊，谭敦炎. 软紫草二型花柱植株结实特性的比较研究[J]. 西北植物学报，2006，**26**(12)：2 587-2 591.
FENG J J, TAN D Y. Comparative study of fruit-setting characteristics of distyly *Arnebia euchroma* (Boraginaceae) plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(12): 2 587-2 591.

[27] 卢婉佩. 胭脂花和小报春自交与型间杂交亲和性基因的挖掘[D]. 北京：北京林业大学，2018.

[28] DULBERGER R. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome[M]//BARRETT S C H. Evolution and function of heterostyly. Berlin, Heidelberg: Springer, 1992: 41-84.

[29] MORENO S, MARTÍN J P, ORTIZ J M. Inter-simple sequence repeats PCR for characterization of closely related grapevine germplasm[J]. *Euphytica*, 1998, **101**(1): 117-125.

[30] 段绍凤，朱春艳，余成华，等. 滇龙胆传粉生物学特征研究[J]. 云南农业大学学报(自然科学)，2021，**36**(4)：660-665.
DUAN S F, ZHU C Y, YU C H, *et al*. Study on the biological characteristics of pollination of *Gentiana rigescens* franch [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University* (Natural Science), 2021, **36**(4): 660-665.

[31] 李　娟. 四季报春(*Primula obconica*)二型花差异性研究[D]. 河北保定：河北农业大学，2020.

[32] JACQUEMYN H, BRYS R, MERCKX V S F T, *et al*. Coexisting orchid species have distinct mycorrhizal communities and display strong spatial segregation[J]. *New Phytologist*, 2014, **202**(2): 616-627.

[33] 孙淑范，李佳欣，孙霞玲，等. 连翘花柱二型的繁育系统特征研究[J]. 西北植物学报，2021，**41**(2)：317-322.
SUN S F, LI J X, SUN X L, *et al*. Study on characteristics of breeding system in distylous *Forsythia suspensa*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(2): 317-322.

[34] 李小远. 小报春(*Primula forbesii*)自交不亲和机制的授粉实验分析[D]. 北京：北京林业大学，2013.

[35] LU W P, BIAN X M, YANG W R, *et al*. Transcriptomics investigation into the mechanisms of self-incompatibility between pin and thrum morphs of *Primula maximowiczii*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, **19**(7): 1 840.

[36] BARRETT S C H, JESSON L K, BAKER A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. *Annals of Botany*, 2000, **85**: 253-265.

[37] 申丽丽. 翠南报春传粉生物学研究[D]. 哈尔滨：东北林业大学，2010.

[38] PÉREZ-BARRALES R, VARGAS P, ARROYO J. New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: Breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*[J]. *New Phytologist*, 2006, **171**(3): 553-567.

[39] VOGLER D W, KALISZ S. Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems[J]. *Evolution*, 2001, **55**(1): 202-204.

[40] 邵剑文，张文娟，张小平. 濒危植物安徽羽叶报春 2 种花型的繁育特性及其适应进化[J]. 生态学报，2011，**31**(21)：6 410-6 419.
SHAO J W, ZHANG W J, ZHANG X P. Reproductive characteristics and adaptive evolution of pin and thrum flowers in endangered species, *Primula merrilliana*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(21): 6 410-6 419.

[41] TREMAYNE M, RICHARDS A J. Homostyly and herkogamous variation in *Primula* L. section muscarioides Balf. f [J]. *Evolutionary Trends in Plants*, 1993, **7**(2): 67-72.

（编辑：潘新社）