

几种野生悬钩子家化的生物学基础研究*

王传永 吴文龙 黄树芝 缪启新

(江苏省植物研究所, 南京 210014)

摘要 在对中国7个省区悬钩子属(*Rubus* L.)资源调查的基础上, 选出蓬蘽(*R. hirsutus* Thunb.)、掌叶覆盆子(*R. chinii* Hu)、山莓(*R. corchorifolius* L.)和高粱泡(*R. lambertianus* Ser.)4个野生种进行栽培化研究。本文报道4个种的生长结果习性、物候期、营养需要、花芽分化过程以及繁殖习性, 并提出了一系列栽培措施。

关键词 悬钩子; 栽培化; 生物学特性

Biological studies on domestication of several wild species of *Rubus* L. Wang Chuan-Yong, Wu Wen-Long, Huang Shu-Zhi and Miao Qi-Xin (Jiangsu Institute of Botany, Nanjing 210014), *J. Plant Resour. & Environ.* 1993, 2(3): 33~40

Based on investigations on wild *Rubus* resources in 7 provinces of China, 4 species, *R. hirsutus* Thunb., *R. chinii* Hu, *R. corchorifolius* L. and *R. lambertianus* Ser., were selected out and a series of basic works, such as observations on growth, blooming and fruiting characters, phenology, nutrition, flower bud differentiation, propagation etc., were carried out for their domestication. Some methods of cultivation are recommended.

Key words *Rubus* L.; domestication; biological characters

中国的悬钩子属(*Rubus* L.)野生资源十分丰富。虽然被认为可能是世界的起源中心和多样性中心, 但对悬钩子属植物的利用研究, 以往仅限于其药用意义, 对其果用价值很少注意。南京中山植物园在对7个省区野生悬钩子属植物资源调查中, 发现蓬蘽(*R. hirsutus* Thunb.)、掌叶覆盆子(*R. chinii* Hu)、山莓(*R. corchorifolius* L.)和高粱泡(*R. lambertianus* Ser.)4个野生种具有结果量多, 果实色泽艳丽、风味好或有特殊的宜人香气等特点, 认为有必要研究其利用的途径和栽培技术。为此, 进行了一系列为制订栽培化措施提供依据的基础性工作。

一、生长结果习性

观察材料为1987年定植于南京中山植物园树莓园的野生根蘖苗。

1. 营养生长习性

收稿日期 1993-01-16

* 各部分工作均为独立进行, 作者署名按姓氏笔画为序。整个工作在顾 烟研究员、蔡剑华副研究员指导下进行, 刘晓苟同志参加部分切片工作, 周久亚同志在叶绿素测定方面给予很大帮助, 在此一并致谢。

4个种均为多年生灌木，根系属多年生，地上部常为二年生。

萌蘖发生于母株基部或距母株约1~2 m范围内的水平根上，一般以萌发时期早、近母株处的萌蘖较为高大健壮。蓬蘽的芽具早熟性，又因萌蘖萌发时期早，发生量大，常常形成株丛过密。掌叶覆盆子和山莓只形成一级分枝，腋芽为具芽鳞的休眠芽。在进行摘心处理时可以形成二级分枝。蓬蘽和高粱泡无自然休眠现象，不形成带芽鳞的休眠芽。高粱泡枝条在生长初期直立，后期弯曲下垂、匍匐生长，匍匐枝长度可达3~4 m以上，并具顶端生根习性，枝顶与土壤接触可以膨大、生根，形成新的植株。

2. 结果习性

蓬蘽、掌叶覆盆子和山莓为二年生母枝结果类型，其结果枝短小，萌动展叶后立即出现花蕾，花单生或少数着生于枝顶或叶腋，枝顶的花开放早，结果也大；结果母枝在果实成熟后枯死。高粱泡结果枝较长，顶端和叶腋均可形成花序，枝顶为大型圆锥花序，花达数百朵，腋生花序较小，近总状；果实成熟后结果母枝当年不枯死，而在翌年新生萌蘖形成叶幕后枯死。

二、物 候 期

1. 营养生长物候期

表1 4种悬钩子植物的营养生长物候期

Tab 1 Phenological phases of vegetative growth of four species of *Rubus*

种类 Species	萌蘖发生 Sprout ecurring	萌蘖停止生长 Stop growing	侧枝始发 Lateral sprouting	老枝枯死 Old cane dead	落叶 Leaf dropping
<i>R. hirsutus</i>	3月底~11月底	8月上旬	5月下旬~6月上旬	6月上、中旬	不明显
<i>R. chingii</i>	4月上中旬	7月底~8月初	5月中旬	7月中旬	不明显
<i>R. corchorifolius</i>	4月上旬~5月上旬	6月中旬	5月中旬	6月下旬~7月上旬	不明显
<i>R. lambrtianus</i>	3月下旬	8月~9月	5月下旬	6月中旬	不明显

注：蓬蘽的萌蘖停止生长和侧枝始发是针对4月高峰期所发萌蘖而言。

营养生长物候期的观察主要在1991年进行。蓬蘽、掌叶覆盆子和山莓在一年中的营养生长始于萌蘖发生。3个种的萌蘖发生期基本相似，均为3月底至4月上旬(见表1)，但持续时间不同；掌叶覆盆子和山莓均不足1个月，而蓬蘽则延续整个生长期，有两个发生高峰，分别在4月和9月。萌蘖的生长期也有所不同，山莓停止生长最早，在6月中旬，掌叶覆盆子稍迟，在7月底至8月初，蓬蘽(指4月高峰期所发)则迟至8月上中旬。3个种的萌蘖生长动态如图1所示。掌叶覆盆子和山莓的萌蘖生长都呈明显的“S”形曲线，蓬蘽不明显。从曲线中还可以看出各个种的萌蘖迅速生长期也不同，蓬蘽最长，约为2个月，掌叶覆盆子稍长，约为40天，山莓最短，只有30天。侧枝发生一般都在萌蘖生长速度开

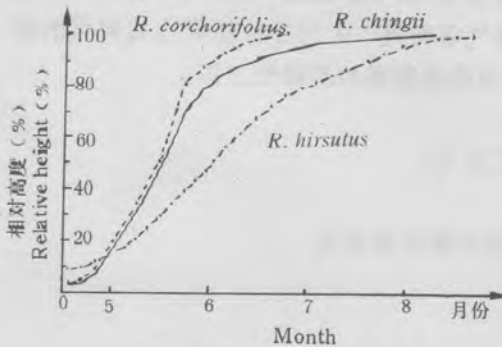


图1 3种悬钩子萌蘖生长曲线

Fig 1 Growth curve of sprouts of three *Rubus* species

始下降时，即在曲线的拐点附近。

高粱泡的二年生枝在3月上中旬开始萌发营养枝，萌蘖发生在3月下旬，于8~9月停止生长。

4种植物的落叶期都不明显，一般在进入秋季以前较老的叶即开始脱落，但直到初冬，仍有1/4以上的叶保留在植株上，部分叶可越冬。

2. 开花结果物候期

开花结果物候期的观察是在1989~1991年间进行的。

蓬蘽、掌叶覆盆子和山莓都在3月上旬萌芽，3月上中旬至中下旬展叶。因为结果枝都很短，展叶的同时现蕾，但各种间开花期有差异：山莓最早，蓬蘽次之，掌叶覆盆子最迟。从不同年份看，在3年间，1989年和1990年开花期略早，花期较短，1991年由于雨水多气温低开花较迟，花期较长。果实成熟期也有类似现象。1989年果实成熟期特别短，可能与结果量少有关。这3个种的单花，从开放至谢花都是3~4天。1991年的开花结果物候期见图2。

高粱泡因为花序大，花、果数量大，故花期和果实成熟期都很长。

4个种的果实发育期也有差异：蓬蘽最短，为30天，掌叶覆盆子和山莓约为2个月，高粱泡为2~3个月。

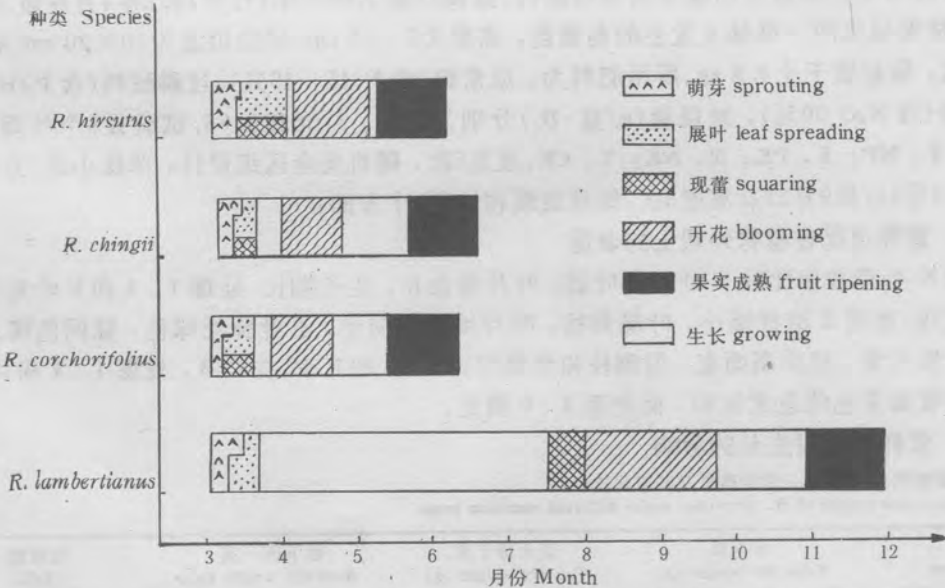


图2 4种悬钩子属植物开花结果物候期

Fig 2 Phenological phases of blooming and fruiting of 4 *Rubus* species

在果实发育动态方面，以蓬蘽为例进行观察，蓬蘽果实发育期约为30天，从果径的变化看，较接近双S曲线，谢花后9~21天为果实缓慢发育期，第21天后进入迅速膨大期，果实重

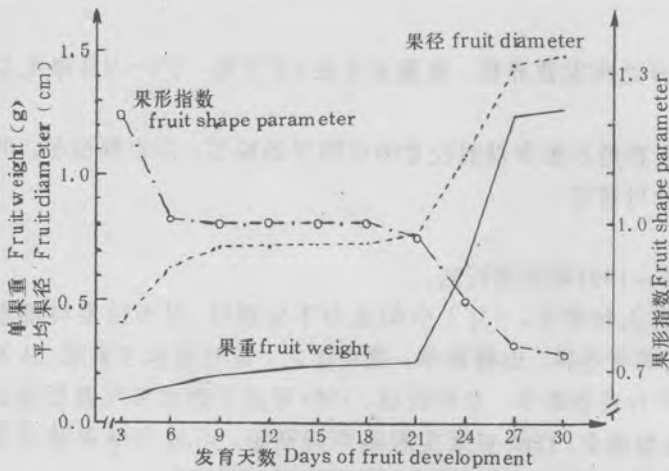


图3 蓬蘽果实生长发育曲线
Fig 3 The curve of fruit development of *R. hirsutus*

量猛增,在占整个发育期1/5的时间里,重量增加约5倍。在果实开始迅速膨大的同时,颜色和质地也开始变化。颜色从原来的绿色逐渐转为紫红、橙红、鲜红和深红,最后色泽转为暗淡,质地变软。在整个发育期,果形指数逐渐下降,而且下降速度与果实发育速度呈正相关。果实在谢花后27天时,口感最好,香味最浓,此时颜色鲜艳而有光泽。此后果实几乎不再增大,谢花后30天,风味迅速下降(见图3)。

三、营养与生长

营养与生长的研究以蓬蘽为材料进行。盆栽试验于1991年1月至1992年4月在玻璃棚内进行。试材采用由同一母株上发生的萌蘖苗,高度为5~10 cm。试验用盆为20×20 cm 无孔圆柱形瓷盆,每盆装干土4.8 kg。所用肥料为:尿素锌(含N 45~46%)、过磷酸钙(含P₂O₅ 17%)和氯化钾(含K₂O 60%),施用量(g/盆·次)分别为0.67, 1.35和0.65。试验设5个处理即: I. NPK; II. NP; III. PK; IV. NK; V. CK。重复6次,随机完全区组设计,单株小区。分别于1月30日,6月6日和9月27日施肥3次。结果表现在以下4个方面:

1. 营养状况在植株外观上的表现

施N处理普遍比缺N处理落叶迟,叶片寿命长,生长期长。处理I, II和IV叶片平而大,枝叶繁茂。处理III植株矮小,叶缘焦枯,叶片反卷成勺形,近叶脉处绿色,脉间色淡。对照处理V叶形正常,植株高而直,但侧枝和萌蘖均比I、II和IV少。在初冬,处理I、III和IV(含K)叶缘都有暗紫色的色素沉积,而处理II、V则无。

2. 营养条件对生长的影响

表2 不同营养条件下蓬蘽根的重量及其冠根比

Tab 2 Top/root weight of *R. hirsutus* under different nutrition levels

处理 Treatment	总干重 Total dry weight (g)	地上部干重 Top dry weight (g)	地下部干重 Root dry weight (g)	冠根比 T/R
I (NK)	19.77 B	10.98 B	8.79 B	1.249 BC
II (NP)	32.83 A	14.21 A	18.62 A	0.763 A
III (PK)	3.56 D	2.06 D	1.50 D	1.373 C
IV (NK)	17.35 B	9.58 B	7.77 BC	1.233 BC
V (CK)	11.31 C	6.05 C	5.26 C	1.150 B

由表2可见,处理间营养生长量的差异极显著。其中处理II最大,处理I和IV次之,处理V较小,而处理III远远小于其他处理,并明显低于对照,在冠根的分配上也存在极显著差异。

处理Ⅱ的根系最发达,冠根比为0.763,处理Ⅴ、Ⅳ和Ⅰ次之,处理Ⅲ根系最弱。

3. 营养与叶绿素含量的关系

除9月27日测定值外,所有施N处理的叶绿素含量都极显著地高于不施N处理。缺N处理Ⅲ和对照间差异始终不显著,而施N的3个处理之间有极显著的差异,处理Ⅱ的叶绿素含量极显著地高于Ⅰ和Ⅳ,而Ⅰ和Ⅳ之间差异不显著(表3)。施肥对叶绿素含量的影响反应迅速,但反应持续时间也很短。各处理间下降的速度不同,处理Ⅱ下降最缓慢,而处理Ⅰ和Ⅳ下降较快。

表3 不同营养条件下蓬蘽叶绿素的含量

Tab 3 Chlorophyll content of *R. hirsutus* under different nutrient levels

处理 Treatment	叶绿素含量 Chlorophyll content (mg/cm ²)				
	第一次施肥后天数 Days after the 1st fertilizing		第二次施肥后天数 Days after the 2nd fertilizing		第三次施肥后天数 Days after the 3rd fertilizing
	93	115	15	98	55
Ⅰ (NPK)	45.333A	31.467AB	45.147B	27.630B	37.067B
Ⅱ (NP)	44.967A	35.533A	48.200A	39.030A	43.017A
Ⅲ (PK)	30.032C	26.000B	24.100C	23.450B	21.300C
Ⅳ (NK)	41.067B	31.000AB	44.967B	25.470B	36.733B
Ⅴ (CK)	32.600C	26.700B	24.700C	23.770B	19.633C

4. 营养条件对土壤和植株抗逆性的影响

施N处理Ⅰ、Ⅱ和Ⅳ的土壤都有不同程度的板结,尤以Ⅱ为严重,处理Ⅲ的土壤疏松,但结构较差,类似盐碱土。

处理间植株对寒冷的反应不一。在12月29日-12.8℃的绝对低温下,处理Ⅰ、Ⅳ、Ⅲ和Ⅴ都表现出不同程度的冻害,其中处理Ⅲ全部冻死,处理Ⅳ冻害较轻,而处理Ⅱ则安然无恙。第二年3月的春寒使处理Ⅰ、Ⅳ和Ⅴ进一步受冻,地上部大部分枯死,而处理Ⅱ植株无冻害或仅有轻微冻害(枝端枯死)。

综上所述,各处理间以处理Ⅱ表现最佳,处理Ⅰ和Ⅳ次之,处理Ⅲ则表现了负效应。说明当氮肥和磷肥结合使用时,对蓬蘽最为有利,蓬蘽对钾的需要量较小,土壤中的含钾量已能满足它的需要。因此,在土壤条件相似的情况下,只需施用氮和磷两种肥料,按照每次大约5 kg/亩的纯N用量和8.3 kg/亩的P₂O₅用量,就能使植株生长健壮,抗性加强。结合对生长结果习性和物候期的观察认为,施肥次数和时期以全年施3次较合适,一次基肥,二次追肥。对蓬蘽和与其生长习性相似的山莓和掌叶覆盆子而言,秋季枝梢停止生长时施基肥,第一次追肥在春节萌芽期,约3月上旬,第二次追肥在夏季去除老枝后是合适的。对高粱泡而言则可能在采果后施基肥,叶芽萌发时施第一次追肥,6月初去除老枝后追施第二次肥为佳。

四、花芽分化

观察用材蓬蘽花芽取自南京中山植物园树莓园。自1990年7月26日至1991年2月1日,每周从当年生春梢上随机取芽30个左右固定在F.A.A.中,先后共取芽27次,常规石蜡连续切片,

厚度 $10\sim 12\ \mu\text{m}$ ，铁矾苏木精染色。

观察发现蓬蘽花芽为隔年分化类型，10月中旬以前为叶芽发生和生长期。10月中旬~11月下旬为花芽形成期(包括萼片、花瓣、雄蕊、雌蕊的分化)；10月中旬~11月中旬为分化初期，萼片原基、花瓣原基开始形成，花梗伸长，花托膨大；11月中旬~11月下旬为分化中期，此时雄蕊原基出现，接着雌蕊原基出现；11月下旬~12月初，为花芽形态建成期，整个花芽分化的全过程，需1个半月左右。

花芽分化各个时期的形态特征见图4。

1. **萼片分化期** 生长锥变为扁平，四周开始突起，由枝端原体侧面分生组织产生萼片原基，由萼片原基发育成萼片，花梗开始伸长(图4-1)。

2. **花瓣分化期** 萼片原基形成以后，其内侧基部分生组织进一步分化，产生突起物，即花瓣原基。中央部分开始突起形成花托原基。花瓣原基经过不断分化形成花瓣(图4-2)。

3. **雄蕊分化期** 花瓣原基内方近基部产生圆形突起，即雄蕊原基。雄蕊原基不断分化发育成雄蕊，花托原基继续膨大(图4-3)。

4. **雌蕊分化期** 在花托原基表面由近基部处开始产生圆形或长圆形突起，并逐渐布满表面，此突起为雌蕊原基(图4-4,5)。

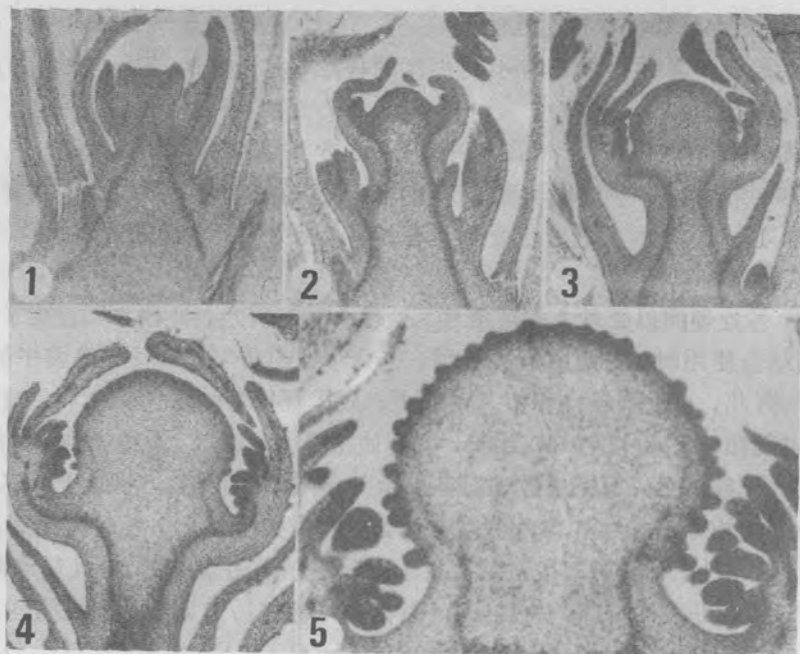


图4 蓬蘽的花芽分化

Fig 4 Flower bud differentiation of *R. hirsutus*

1. 萼片分化期 Calyx differentiation; 2. 花瓣分化期 Petal differentiation;
3. 雄蕊分化期 Stamen differentiation; 4~5. 雌蕊分化期 Pistil differentiation

五、种子休眠原因和打破休眠的方法

1. 材料与方法

试验材料1991年采自南京中山植物园树莓园，测得蓬蘽、掌叶覆盆子、山莓和高粱泡种子千粒重(g)分别为0.33, 1.10, 0.43和0.72;用染色法鉴定种子生活力分别为62.0%, 69.6%, 48.1%和57.7%。采用以下几种不同的处理探讨种子休眠的原因及打破休眠的方法。

(1) 不同时间浓硫酸处理后低温湿砂藏

将种子放入容器中，加入适量浓硫酸，达到所需时间后滤去酸液，洗净后低温湿砂藏。6周后于25℃温箱内作发芽试验，每皿100粒，重复3次。

浓硫酸处理时间(分钟)分别为0, 5, 10, 20, 30, 40, 50和60共8组。

(2) 不同时间浓硫酸处理后直接播种

用上述相同的浓硫酸处理时间和方法处理种子后，不经低温湿砂藏，直接在25℃温箱内作发芽试验，对照为干藏种子，每皿100粒，重复3次。

(3) 直接低温湿砂藏后去除外种皮(即形态学上的内果皮)

以掌叶覆盆子为材料，不经浓硫酸处理，直接低温湿砂藏，6周后去除外种皮，在25℃温箱内培养，每皿50粒，重复2次。

(4) 高、低温交替湿砂藏种子不经浓硫酸处理，直接湿砂藏于25℃温箱内，6周后转入5℃冰箱，再经6周后于25℃温箱内发芽，每皿100粒，重复3次。

2. 试验结果

(1) 不同时间浓硫酸处理后低温湿砂藏的种子发芽率见图5。用LSR法测验各个处理间的差异显著程度，结果见表4。除发芽率的差异外，最适处理的种子发芽势也比其他处理的高，发芽始日和发芽高峰日提前1~2周。

(2) 不同时间浓硫酸处理后直接播种的种子都不发芽。

(3) 低温湿砂藏后去除外种皮的效果明显，掌叶覆盆子发芽率由对照(干藏后去除外种皮)的18%提高到68%，差异极显著，处理效果与浓硫酸+低温湿砂藏的最佳处理间无显著差异。

(4) 高、低温交替湿砂藏后种子的发芽率(%)：蓬蘽为11.7，掌叶覆盆子15.7，山莓10.3，高粱泡19.7。

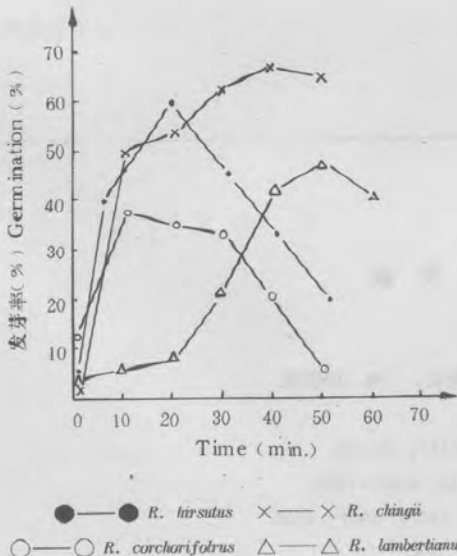


图5 浓硫酸处理时间对4种悬钩子植物种子发芽率的影响

Fig 5 Influences of concentrate H_2SO_4 soaking time on seed germination of 4 *Rubus* species

表4 浓硫酸不同处理时间种子发芽率差异显著度

Tab 4 Significance of difference of seed germination with different H₂SO₄ soaking times

处理(分) Treatment (minutes)	发芽率 Germination %			
	<i>R. hirsutus</i>	<i>R. chinensis</i>	<i>R. corchorifolius</i>	<i>R. lambertianus</i>
0	2.6 A	1.7 A	11.7 A	3.4 A
5	39.7 B	—	—	—
10	46.7 C	—	38.0 B	6.6 A
20	59.7 D	49.7 B	34.9 B	7.7 A
30	44.3 C	53.1 B	34.3 B	20.4 B
40	32.6 E	62.9 C	20.3 C	41.4 C
50	19.7 F	67.6 C	6.0 D	47.3 CD
60	—	65.0 C	—	40.1 D

3. 结果分析

(1) 种子休眠的原因 由试验结果可以看出, 4种悬钩子种子发芽困难的原因是内果皮的机械障碍和种胚的生理休眠。

(2) 打破休眠的适宜方法 用浓硫酸腐蚀内果皮可以增强透性。若处理时间适宜, 可以达到与去除内果皮相同的效果。从表4可见4个种浓硫酸处理的最适时间(min)分别为: 蓬蘽20、掌叶覆盆子40~60、山莓10、高粱泡50。去除内果皮虽然可以直接解除机械休眠, 但工作量太大。解除种胚生理休眠的适宜方法是低温湿砂藏。高、低温交替湿砂藏打破种子休眠的效果不明显, 并且需要的时间也长。由于影响种子发芽的因素有机械和生理两个方面, 单一的浓硫酸处理或低温湿砂藏都不能使种子发芽, 或者发芽率很低, 两者必须结合使用, 才能完成发芽前的整个预处理。

(责任编辑: 盛国英)

潘竞先等: 崖椒茎的化学成分

(上接第28页 continued from page 28)

参 考 文 献

- 1 北京制药工业研究所. 1977; 中草药通讯 (9): 391~394.
- 2 江苏新医学院编. 1975: 中药大辞典, 上册, 上海人民出版社, 上海. 1061页.
- 3 任丽娟, 谢凤指, 薛 智. 1986: 中草药 17(5): 1~4.
- 4 Hong M F, J X Pan, T Y Jiang et al. 1992; *J. Pharm. Sci.* 1(1): 13~19.
- 5 Leonard J, R Y Wong, K Jurcic. 1981; *Aust. J. Chem.* 34(8): 1625~1632.
- 6 Vaquette J, J L Pousset, R R Paris et al. 1974; *Phytochemistry* 13(7): 1257~1259.
- 7 Zhuang L G, O Seligmann. 1982; *Planta Medica* 45(3): 172~176.

(责任编辑: 管晓春)