

早春类短命植物的研究进展

张金龙, 胡宝忠*

(东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 早春类短命植物是生长于温带落叶阔叶林和针阔混交林下的一类草本植物, 在早春迅速开花展叶, 在初夏时完成结实和种子传播, 随着上层乔木展叶, 早春类短命植物地上部分迅速枯萎。这些植物主要分布于东亚、北美。早春类短命植物的抗寒性, 繁殖策略以及光合作用和呼吸作用等方面均表现出一定的生态特性。文章总结了北温带早春类短命植物的科属及其分布情况, 同时对早春类短命植物在区系分类、繁殖生态学、生理生态学等方面的研究进展进行了介绍, 为早春类短命植物抗寒基因资源在农作物中的利用提供一定参考。

关键词: 早春; 类短命植物; 基因资源; 抗寒

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A

早春类短命植物是一类生长在温带阔叶落叶林以及针阔混交林下的多年生草本植物, 能在早春积雪融化之时迅速开花、展叶并结实, 在 40~60 d 内完成地上部分的生长, 地上部分在林冠层阔叶树展叶时迅速枯萎, 地下部分进入长达 9 个月以上的休眠期^[1-2]。

早春类短命植物主要分布于北美洲(美国、加拿大)、东北亚(中国东北、朝鲜、韩国, 日本北部、俄罗斯远东地区)以及中西欧等地, 在不同地区组成不同的生态种组。如黑龙江省东部早春类短命植物的生长期在 4 月初到 6 月初, 生长期为 60 d 左右, 主要种类组成为侧金盏花(*Adonis amurensis*), 深山毛茛(*Ranunculus franchetii*), 多被银莲花(*Anemone flaccida*), 黑水银莲花(*Anemone amurensis*), 东北扁果草(*Isopyrum mandshuricum*), 菟葵(*Eranthis stellata*), 东北延胡索(*Corydalis ambigua*), 全叶延胡索(*Corydalis repens*), 齿瓣延胡索(*Corydalis turtschaninowii*), 五福花(*Adoxa moschatellina*), 顶冰花(*Gagea lutea* var. *nakaiana*), 小顶冰花(*Gagea hiensis*)等^[3-4]。

本文总结了早春类短命植物分布情况对其在区系分类、繁殖生态学、生理生态学方面的进展进行介绍, 为早春类短植物抗寒基因资源在农作

物中的利用提供一定参考。

1 北温带早春类短命植物种类

目前对早春类短命植物没有一个准确的定义^[2], 世界范围的早春类短命植物至今也没有人全面的统计过。经过文献的统计^[2-3, 5-12], 现得到北温带落叶阔叶林和针阔混交林下主要早春类短命植物科属及分布情况(见表 1)。

早春开花的郁金香属(*Tulipa*)、风信子属(*Hyacinthus*)、雪光花属(*Chionodoxa*)、绵枣儿属(*Scilla*)、水仙属(*Narcissus*)、雪花莲属(*Galanthus*)、番红花属(*Crocus*)等起源于干旱地区^[2], 大部分没有进入林下, 不属于本文的范畴。

尽管早春类短命植物起源于不同的科属, 但由于对类似生长环境的长期适应, 形成了相似的生态适应性特征, 成为和其他草本植物有显著区别的生态类群。它们能采用一定的对策耐受低温、光照变化等不利的生态因子。早春类短命植物往往具有比一般植物更高的光合作用效率, 少部分种类如侧金盏花(*A. amurensis*)在秋季开始当年的第二次生长^[13], 绝大部分植物地进入 9 个月左右的地下休眠期。在休眠期间, 很多种类鳞茎或块茎中的细胞继续分裂, 秋季可形成芽或新的鳞茎, 同时, 根系也不断发育^[2]。第二年春季进入一个新的生长周期。也有极少数 2 年生的早春类短命植物(如 *Floerkea*)在第一年秋天发芽, 第二年春天迅速生长、开花、结实、枯萎^[9]。

收稿日期: 2008-03-14

作者简介: 张金龙(1982-), 男, 天津人, 硕士研究生, 研究方向为植物生态、地理学与多样性。

* 通讯作者: 教授, 博士生导师, E-mail: bzhu@neau.edu.cn

表 1 北温带早春类短命植物的主要属及其分布

Table 1 Genera and distribution of spring ephemerals in north temperate zone

代号 Code	菌株 Isolates	中文属名 Chinese genus name	分布 Distribute
毛茛科 Ranunculaceae	<i>Hepatica</i>	獐耳细辛属	旧世界温带分布。我国辽宁、四川、湖北等地有分布
	<i>Isopyrum</i>	扁果草属	东北扁果草, 东北亚有分布
	<i>Anemone</i>	银莲花属	全世界广布
	<i>Enemone</i>	拟扁果草属	东亚、北美间断分布
	<i>Eranthis</i>	菟葵属	旧世界温带分布
	<i>Adonis</i>	侧金盏花属	旧世界温带
	<i>Ranunculus</i>	毛茛属	全世界温带
小檗科 Berberidaceae	<i>Gymnospermium</i>	牡丹草属	星散分布于北温带
	<i>Leontice</i>	囊果草	北温带分布
罂粟科 Papaveraceae	<i>Corydalis</i>	紫堇属	北温带分布
	<i>Dicentra</i>	荷包牡丹属	东亚和北美间断分布
	<i>Hylomecon</i>	荷青花属	东亚分布
十字花科 Cruciferae	<i>Dentaria*</i>	石芥花属	东亚北美分布
马齿苋科 Portulacaceae	<i>Claytonia</i>	春美草属	北美洲分布
沼花科 Limnathaceae	<i>Floerkea</i>	沼花	北美洲东部
五加科 Araliaceae	<i>Panax</i>	三七属	东亚和北美间断分布, 在北美有早春类短命植物
五福花科 Adoxaceae	<i>Adoxa</i>	五福花属	北温带分布
百合科 Liliaceae	<i>Allium</i>	葱属	北温带分布
	<i>Loydia</i>	洼瓣花属	北温带分布
	<i>Gagea</i>	顶冰花属	旧世界温带
	<i>Fritillaria</i>	贝母属	北温带分布
	<i>Erythronium</i>	猪牙花属	北温带分布

注：* 有人认为应该归入碎米荠属(*Cardamine*)^[2,14]。

Note: * Some people believed that it absorbed in *cardamine*^[2,14].

2 早春草本植物研究现状

早春类短命植物的生长环境具有肥沃的土壤、充足的水分、良好的光照, 但是低温是其生长的限制因素^[2]。早春季土壤温度很低, 对根系吸收水分十分不利, 此时会产生很强的干旱胁迫, 而它们必然要采取某些对策应对这种不利因素: 植株矮化, 同时增加植株内水分的贮藏—叶片肉质化; 增强根对寒冷的耐受性以及水分的吸收能力。事实上, 很多早春类短命植物的含水量都比较高, 顶冰花属(*Gagea* spp.), 单花韭(*Allium monanthum*), 各种延胡索(*Corydalis* spp.), 猪牙花属(*Erythronium* spp.) 等都具有肉质化的叶。早春类短命植物的地上部分具有较高的 N 含量, 这些很可能是与光合作用有关的酶浓度增加有关, 从而保证在低温下, 光合作用等反应仍能维持在合适的水平^[2]。已经有研究表明, 低温能够促进早春类短命植物的生长, 而高温, 由于大幅度的提高了其呼吸作用, 对它们的生长不利^[1]。

目前早春植物的研究集中于群落生态学、繁殖

生态学、生理生态学方面, 而从结构生物学、分子生物学、植物地理学等方面研究的很少。对于早春植物的结构比较以及生长过程研究仍然不多。在个体层次上, 早春类短命植物的知识多限于形态描述方面, 甚至对于开展深入研究极其重要的物候记录也是残缺不全的。

2.1 群落生态学方面的研究

国内已经发表的早春类短命植物研究的结果集中于东北, 特别是长白山阔叶红松林地区, 而且大多在群落生态学、生物多样性相关指标的测量方面: 如对小兴安岭—张广才岭早春类短命植物的种类的分析表明, 按照 Braun-Blanquet 分布格局可以将早春类短命植物分为 3 种类型: 单株星散生长: 如菟葵(*Eranthis stellata*)、荷青花(*Hylomecon japonica*); 轻度成群: 如小顶冰花(*Gagea hiensis*)、顶冰花(*Gagea lutea* var. *nakaiana*)、延胡索(*Corydalis* sp.)、单花韭(*Allium monanthum*); 小斑块状: 多被银莲花(*Anemone raddeana*)、黑水银莲花(*Anemone amurensis*)等^[3]。对长白山北坡落叶红松林草本植物的多样性的分析揭示出当地的早春开花草本植

物主要是银莲花属(*Anemone* spp.)、紫堇属(*Corydalis* spp.)、顶冰花(*Gagea lutea* var *Nakaiana*)等,将早春植物种类与其他季节植物种类对比后发现,早春、夏季、秋季中,以早春时期草本植物种类最为丰富^[15]。后来研究则得长白山阔叶红松林早春草本植物的分布是均匀的,没有明显的优势种,早春植物生态优势度较低^[16]。也有人报道了长白山红松阔叶林植物林隙动态变化对早春草本植物的影响,测定了不同地段早春植物的群落特征指数,发现由于林隙(Gap)的形成,早春草本植物的种类增多,密度及生物量增大,其中早春展叶植物受其影响最为显著,早春开花植物次之,早春生长期植物受其影响较小^[16]。在长白山阔叶红松林早春植物群落中,林下的短命植物有 12 种,2 变种,属于 8 科,均为地下芽植物,排在前 4 位的分别为黑水银莲花(*Anemone amurensis*)、小银莲花(*Anemone rosi*)、五福花(*Adoxa moschatellina*)、拟扁果草(*Enemion raddeanum*)等^[10]。

2.2 早春类短命植物繁殖对策

早春类短命植物同一植株上,开花较晚的花朵可育性较差,对顶冰花(*Gagea lutea*)来说,虽然自然状态下有些植株的花朵数可达 4 个,但是每一株间能产生的种子数量并没有显著的差别,这也就可以推测晚期开放的花朵可育性差。试验表明,即使将一个花序中早期开放的花朵摘去,并给晚期开放的花朵授粉,也不能提高种子的产量。据此可以推断,顶冰花后期开放的花朵很可能作为花粉的供给者,而雌蕊群丧失了部分功能。对早春类短命植物鹅掌草(*Anemone flaccida*)先开放的花朵总是产生质量更好的种子。对花朵数目不同的鹅掌草植株产生后代的能力进行的研究发现,在同一花序中,先开放的花朵比后开放的花朵具有更多的雄蕊和柱头数目,种子的品质和数量总是比后开放的花朵高。即使对后期开放的花朵进行人工授粉,仍然出现类似的结果。将先开放的花朵去除以后以上情形也未改变,推测这与晚开花朵在生长后期受到光照与生长期的限制有关^[1]。

为了保护自己种子,紫堇属(*Corydalis*)的一些植物的种子发展出依靠蚂蚁搬运的特殊保存方式,一项研究发现,东北延胡索(*Corydalis ambigua*)种子成熟初期,种子被蚂蚁大量搬运(约占全部种子的 11%),被蚂蚁搬运的种子中 46%能最终萌发,

平均运输距离为 48.3 cm。而没有运走的种子大多数被一种甲虫(*Pterosuchus* spp.)所取食^[17]。这一发现结果充分表明蚁布传播对于紫堇属的重要意义。

早春类短命植物的繁殖能力—种子产量与气候变化密切相关。对日本北部落叶林下的一项研究报道了由蜂类传粉的东北延胡索(*Corydalis ambigua*)在温暖的年份种子的产量下降,同样的情况也发生在由蜂类传粉的顶冰花(*Gagea lutea*)中,而由蝇类传粉的侧金盏花属一种(*Adonis ramosa*)和鹅掌草(*Anemone flaccida*)种子产量与不同年份之间差别不显著^[18]。从传粉生物学角度来看,全球气候变暖等因素对部分早春类短命植物具有不利的影响。

2.3 早春植物与生态系统中 N 的循环

与早春类短命植物研究相关的理论还有春坝(Vernal Dam)假说,20 世纪 70 年代由 Muller 等提出,该假说认为,早春类短命植物可以在早春时期作为 N 的暂时贮存库,而在其生长的晚期,则释放 N。最近的研究表明,N 素在土壤中的动态变化受微生物的影响较大,早春类短命植物对 N 的贮存和释放的影响是非常小的^[19]。早春植物与春坝假说关系的可以参考 Warren 的综述^[20]。

近年来仍能看到对于春坝假说的验证的报道。一项实验研究表明,如果使早春类短命植物春养草(*Claytonia virginica*)处在在阴暗的环境,并增加根部的营养元素供给,测量其生理学与形态学相关指数,*RuBP* 羧化酶的活性、叶片的光合作用效率、叶片的重量、宽长比例(W/L)等指标,可以发现,只有在光照充足的情况下春养草(*C. virginica*)的增重才比较显著。从而推断早春类短命植物虽然在早春阶段森林的氮循环中有一定的作用,但由于其吸收养分的能力十分有限,所以在循环中的作用也是十分有限的^[7]。因此这一研究结果并不支持 Vernal Dam 假说。

2.4 早春类短命植物的生理学研究

在不同温度、光照、水分条件下,测量早春类短命植物沼花(*Floerkea proserpinacoides*)的一系列生理指标,如生物量、总叶面积、花、果重等,继而分析以上指标与各种生态因子的关系,结果表明,早春类短命植物营养期大部分的营养物质贮藏起来,作为下一年生长的保障,而一年生类短命植物无法进行这个积累,所以温带森林中一年生早春类短命植物非常稀少。可见林中草本层以上的郁闭度

对光照、温度的影响是影响早春植物生长与分布的重要因素^[9]。一项对侧金盏花(*Adonis amurensis*)成株年节律性的某些生理指标的研究,发现其可溶性糖、可溶性蛋白质、脯氨酸、抗氰呼吸在冬眠期和入冬前明显提高,入冬前淀粉酶活性增高,过氧化氢酶活性在寒冷和炎热的季节提高。在春天旺盛生长的季节,根系中淀粉的含量可达43%,这几个生理指标从某种程度上反映了侧金盏花的抗寒特性^[13]。

俄罗斯一项研究将三种早春类短命植物 *Ficaria verna*, *Corydalis solida* 和 *Anemone ranunculoides* 与两种夏季开花植物 *Urtica dioica* 和 *Ranunculus acris* 进行了比较,其中,对这5种植物物质体中负责吸收光能的色素即叶绿素和类胡萝卜素的含量的比较表明,前者显著高于后者,较低温度下的光合作用由较高的叶绿素含量来弥补,从而保证其在早春阶段积累足够的营养物质,以备生长和繁殖之用^[21]。

2.5 早春类短命植物的系统分类学研究

目前没有发现综合探讨早春类短命植物起源与进化方面的报道。研究主要集中在分类学家对不同科属的系统发育所做的探讨。对某些早春植物种类研究,散见于的植物分类学、植物地理学的学术期刊与专著中。如中国紫堇属的分类、分布演化趋势^[22],侧金盏花属的分类系统修订^[23],狭义百合科植物的起源与进化的问题^[24],五福花科的分类进化与分布等^[25]。

3 早春植物研究展望

3.1 抗寒机制的分子生物学及其生理学研究

早春植物具有很强的抗寒能力,但是目前其抗寒的生理学和分子机制研究不多。其抗寒机制的阐明,新抗性基因的发现具有非常重要的学术价值和应用价值。另一方面,对早春类短命植物生长过程中生理过程动态变化所知甚少。特别是资源分配的机理方面。早春类短命植物具有比其他植物更高的光合作用效率,其快速生长能力的机制有待进一步揭示。大多数早春类短命植物的花朵均较大,和植株比例上看是所有草本类群中最大的,而早春植物同样要经历营养生长、开花、果实与种子的形成、成熟以及营养物质的贮藏等过程,其资源分配方式在植物中有一定特殊性。虽然每年吸收的营养较少,但是却能把大部分的养分用于繁殖,自身的年生长率不高。这种生态对策的细节与成因还有待研究。

3.2 早春类短命植物的抗寒基因资源

早春类短命植物中一些是著名的药用植物,如各种延胡索(*Corydalis* spp.)、牡丹草(*Gymnospermium microrrhynchum*)、侧金盏花(*Adonis amurensis*)、菟葵(*Eranthis stellata*)、银莲花(*Anemone raddeana*)等^[25],除此之外,早春类短命植物蕴藏着较为丰富的抗寒基因资源,某些种类的基因可以借助基因工程技术手段转移到农作物中。实现抗寒基因的表达后,可能在一定程度上提高作物的抗寒特性,这对于延长中温带和寒温带的农作物的生长期,将产生一定的促进作用。

[参 考 文 献]

- [1] Nishikawa Y, Kudo G. Relationship between flower number and reproductive success of a spring ephemeral herb, *Anemone flaccida* (Ranunculaceae)[J]. *Plant Species Biology*, 1995(10): 111-118.
- [2] Lapointe L. How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 113: 151-157.
- [3] 田兴军,于海滨,马凤林,等.小兴安岭-张广才岭早春类短命植物的研究[J].*东北林业大学学报*, 1991, 19: 32-37.
- [4] 纪汉文,施长君,陈沛润,等.黑龙江省早春野生开花植物引种工作初报[J].*国土与自然资源*, 1988(1): 53-57.
- [5] Kudo G, Nishikawa Y, Kasagi T, et al. Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early?[J]. *Ecological Research*, 2004, 19: 255-259.
- [6] 吴刚,尹若波,周永斌,等.长白山红松阔叶林林隙动态变化对早春草本植物的影响[J].*生态学报*, 1999, 19: 659-663.
- [7] Anderson B W, Eichkmeier W. Physiological and morphological response to shade and nutrient additions of *Claytonia virginica* (Portulacaceae), Implications for the "vernal dam" hypothesis[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76: 1340-1349.
- [8] Houle G. The advantage of early flowering in the spring ephemeral annual plant *Floerkea proserpinacoides*[J]. *New Phytologist*, 2002, 154: 689-694.
- [9] McKenna M, Houle G. The effect of light on the growth and reproduction of *Floerkea proserpinacoides*[J]. *New Phytologist*, 1999, 141: 99-108.
- [10] 于凤英,周永斌,安云全,等.长白山阔叶红松林早春植物群落特征研究[J].*沈阳农业大学学报*, 2003, 34: 430-433.
- [11] Kudo G. Does seed production of spring ephemerals decrease when

- spring come early?[J]. *Ecological Research*, 2004, 19: 255–259.
- [12] Kawarasaki S, Yoshimichi H. Flowering phenology of understory herbaceous species in a cool temperate deciduous forest in Ogawa forest reserve, central Japan[J]. *Journal of Plant Research*, 2001, 114: 19–23.
- [13] 万青林, 刘鸣远. 侧金盏花成株年生长期节律生理特性的研究[J]. *植物研究*, 1996, 16: 351–355.
- [14] 傅沛云. 东北植物检索表[M]. 2版. 北京: 科学出版社, 1995.
- [15] 郝占庆, 赵世洞, 陶大立. 长白山北坡阔叶红松林草本植物物种多样性及其季节动态生物多样性研究[J]. *吉林林学院学报*, 1994(2): 125–132.
- [16] 赵秀海, 戚继忠, 孙广仁, 等. 长白山阔叶红松林早春草本层植物的数量特征[J]. *吉林林学院学报*, 1997(1): 13–14.
- [17] Ohkawara K, Ohara M, Higashi S. The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral *Corydalis ambigua* (Papaveraceae): timing of seed-fall and effects of ants and ground beetles[J]. *Ecography*, 1997, 20: 217–223.
- [18] Kudo G, Maeda T, Kenji N. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? [J]. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 48–56.
- [19] Rothstein D E, Zak D R. Relationships between plant nitrogen economy and life history in three deciduous-forest herbs [J]. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 385–394.
- [20] Warren M, Zou X M. Seasonal nitrogen retention in temperate hardwood forest: the “vernal dam” hypothesis and case studies[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27: 11–15.
- [21] Maslova T G, Mamushina N S, Zubkova E K, et al. Specific features of plastid pigment apparatus and photosynthesis in the leaves of ephemeroïd and summer plants as related to photoinhibition [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2003, 50(1): 52–56.
- [22] 苏志云, 吴征镒. 中国的紫堇属延胡索亚属的分类、分布、演化趋势及其用途 [J]. *云南植物研究*, 1985(7): 253–276.
- [23] 王文采. 侧金盏花属修订(一)[J]. *植物研究*, 1994, 14(1): 1–31.
- [24] 梁松筠. 百合科(狭义)植物的分布区对中国植物区系研究的意义[J]. *植物分类学报*, 1995, 33: 27–51.
- [25] 梁汉兴, 吴征镒. 论五福花科的分类、进化与分布[J]. *云南植物研究*, 1995, 17: 380–390.
- [26] 李树殿, 解捷. 吉林省野生延胡索的研究[J]. *吉林农业大学学报* 1980(1): 52–61.

Research advance in spring ephemerals

ZHANG Jinlong, HU Baozhong

(College of Life Sciences, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Spring ephemerals are termed to those herbs which grow in understory of deciduous forest and mixed broadleaf-conifer forest who take advantage of the high light of early spring. Sprouting and blooming just after snow melt, their seeds soon become ripe and can be dispersed successfully in early summer before the canopy's closure. Most of them are confined to East Asia and North America. They share some interesting and special ecological characters in the tolerance of chilling, the reproductive strategies, and in photosynthesis and respiration. The studies on them in floristic analysis, reproductive ecology, and physiological ecology were reviewed and the genera of the spring ephemerals in the north temperate zone and their distribution were summarized in this paper. The ability of sprouting and growing at low temperature make it possible that their genes became a resourceful pool of chilling resistance which can be exploited for gene engineering to increase the chilling resistance of certain crops.

Key words: early spring; spring ephemeral; gene resource; chilling resistance