

大花黄牡丹枝条二次发育特点的观察

袁 涛*, 陈庭巧*, 唐 英

(北京林业大学园林学院, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 北京 100083)

摘 要: 在西藏林芝地区和河南芍药科迁地保护中心观察了中国特有植物大花黄牡丹 (*Peaonia ludlowii*) 的枝条发育。结果表明: 大花黄牡丹春季花枝在花期前后第 2 次萌发枝条, 二次枝秋季并不“枯枝退梢”, 这是区别牡丹组其他种和栽培品种的特征之一。二次枝顶芽分化成具花、叶原基和腋芽原基的复合芽, 从分化起始到开花结实历经 3 个年周期, 约 17~20 个月。二次枝的生长、顶芽分化与种实发育同步并可增加群落冠层高度。非采挖性砍伐有利于枝条更新。

关键词: 牡丹; 二次枝; 枝芽发育; 复合芽

中图分类号: S 685.11

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 01-0117-10

Secondary Branches Development of *Paeonia ludlowii*

YUAN Tao*, CHEN Tingqiao*, and TANG Ying

(School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding, Beijing 100083, China)

Abstract: Branches development of *Peaonia ludlowii* was observed in Nyingchi, Tibet and Henan Paeoniaceae Ex-situ Conservation Center. The results showed that: it developed secondary branches around florescence in spring, the bud-above-part of the secondary branches would not dried in autumn, which is one of the characteristics that distinguishes it from other species and cultivars of *Paeonia* Sect. *Moutan*. The terminal buds on secondary branches differentiated into composite buds with floral primordium, leaf primordium and axillary primordium. A composite buds takes 3-annual cycles from the beginning of differentiation to blossoms and fructification, about 17 – 20 months actually. The secondary branches development and the terminal buds differentiation were synchronized with the follicles, simultaneously increased the canopy height. The not-excavated-harvest was beneficial to branches regeneration.

Keywords: *Paeonia ludlowii*; secondary branch; branch and bud development; composite bud

大花黄牡丹 (*Peaonia ludlowii*) 是中国特有的濒危植物, 花黄色, 植株高大, 分布区狭窄 (潘开玉, 1979; Hong, 1997; 徐凤翔和郑维列, 1999), 除观赏外, 花、根皮、种子等也可开发利用

收稿日期: 2020-07-21; 修回日期: 2020-09-15

基金项目: 国家林草局行业标准项目 (2018-LY-054); 北京园林绿化增彩延绿科技创新工程项目 (2019-KJC-02-10)

* 共同第一作者 (E-mail: yuantao@bjfu.edu.cn, 823245508@qq.com)

(李建平, 2015; 曾秀丽 等, 2015; 蒋丽丽 等, 2016; 李杰 等, 2017)。20 世纪末 21 世纪初大花黄牡丹被列为独立种 (Hong, 1997; 李嘉珏 等, 1998; Hong & Pan, 2005), 地理分布进一步明确 (洪德元 等, 2017; 张晓晓 等, 2017), 且在甘肃和河南等地进行了引种栽培 (李嘉珏 等, 1995; 倪圣武, 2009)。有关大花黄牡丹遗传资源 (邢震, 2007; 杨小林 等, 2007; Luo et al., 2011) 及多样性 (Wang et al., 2012; 王文华, 2016; Zhang et al., 2018)、种群生态学 (杨翔, 2010)、营养价值及应用 (薛寒青, 2005; Li & Wang, 2019)、内生真菌及其根际土壤真菌群落多样性 (禄亚洲 等, 2020) 等方面的研究也有较大进展。

枝条发育是大花黄牡丹开花结实的基础, 引种、驯化必须遵循其规律。本研究旨在观察研究大花黄牡丹枝条发育特性及其花芽分化规律, 为其濒危原因、栽培和杂交、良种繁育等研究提供参考。

1 材料与方法

2006—2007 年春、秋及 2019 年秋于西藏林芝地区调查大花黄牡丹野生居群及西藏高原生态所 (林芝地区八一镇) 内成年株, 和河南栾川县芍药科迁地保护中心 (以下简称迁地保护中心) 栽培大花黄牡丹成年株, 野生居群包括: (1) 红卫林场 (八一镇岗嘎大桥东约 4 km), 29°20'21.9"N, 94°22'35.8"E, 分布区总面积 0.3 hm², 海拔 2 940 m, 坡位下, 坡度 20°, 南坡, 山坡林缘, 山地棕壤土; (2) 林芝机场西南 (以下简称林芝机场), 建有养鸡场 (2019 年已撤); (3) 扎贡沟, 米林县南伊洛巴乡内, 南伊曲东侧, 海拔 3 260 m, 29°9'29.1"N, 94°13'17.7"E, 北坡, 沙壤土为主; (4) 林芝米瑞乡曲尼贡嘎村村外, 29°29'59.0"N, 94°37'1"E, 海拔 3 044 m。

林芝地区为棕壤土、沙壤土 (杨翔, 2010)。年日照时数 1 718.9 h, 年均温 8.2 °C, 平均气温日较差 11.8 °C, 月均最高温 15.4 °C, 最低温 3.4 °C, ≥ 10 °C 积温 2 180 °C, 持续 154 d; 极端最高温 28.8 °C, 极端最低温 -15.8 °C, 年降水量 675.1 mm, 无霜期 121 d, 初霜 10 月 14 日, 终霜 5 月 16 日。

迁地保护中心为沙质黏土, 海拔 1 300 m, 年均温 12 °C, 年日照数 2 103 h, 最高气温 35 °C, 最低 -10 °C, 月均最高温 30 °C, 月均最低温 7.4 °C, 年降水量 800~1 000 mm, 相对湿度达 60%, 气候为大陆性季风气候, 无霜期 198 d。

每个调查点选 5 个标准地, 视地块大小选 5~10 株标准株, 于春季花期、秋季果期观察花枝/果枝的发育、开花结实、测不同时期枝长、枝粗, 统计叶片数、每枝条开花、结实数等。红卫林场居群因开花株不足 30 株, 故调查所有开花株。

2007 年 9 月及 2019 年 9—10 月, 在调查点定期取发育饱满的二次枝上发育饱满的顶芽, 剥除芽鳞, FAA (70%乙醇 90 mL, 冰醋酸 5 mL, 甲醛 5 mL) 固定, 4 °C 保存。双目体式显微镜 (Leica DFC500) 观察、拍照。部分样品经酒精梯度脱水后, 常规临界点干燥, 喷金处理, 日立 HUS-5JB、S-3400N II 扫描电子显微镜观察、拍照。

Photoshop CC2018 软件处理图片, WPS Office 2019 软件数据统计及平均值计算。

2 结果与分析

2.1 二次枝发育特性

春季, 大花黄牡丹萌芽、展叶、发枝、开花, 枝叶与花同时发育, 花顶生及腋生 (图 1, A),

这也是牡丹组共同的特征 (王莲英, 1986)。秋季实地调查时发现, 1~4 个具完整叶片和顶芽 (图 1, B④) 的枝条着生在果枝/花枝 (图 1, B③+④+⑤) 上。与春季花期前中后照片和标本比对后发现这些枝条出自花枝叶腋, 为花期前后萌芽、发育形成, 属二次枝。二次枝秋季并不“枯枝退梢”。经显微观察, 这些二次枝顶芽最早 9 月中旬完成花芽分化, 芽内可见 1~3 个花蕾 (图 1, C) 和数个腋芽原基 (图 1, C、D、F)。当年未开花的枝条上无新枝, 其顶芽为叶芽。

除首次开花的枝条外, 大花黄牡丹的花芽和二次枝起始于上一年发育的二次枝顶芽, 该顶芽内含腋芽原基 (图 1, C 中 ABP 所示), 为复合花芽, 腋芽原基的数量即次年二次枝的数量, 但不是所有二次枝的顶芽都能发育成花芽。如果下部叶腋处的二次枝发育较晚, 封顶推迟, 则顶芽无法花芽分化, 二次枝落叶后成为一年生枝。这与李嘉珏等 (1995) 发现的大花黄牡丹一年生枝花芽和叶芽逐年交替发生现象较类似。

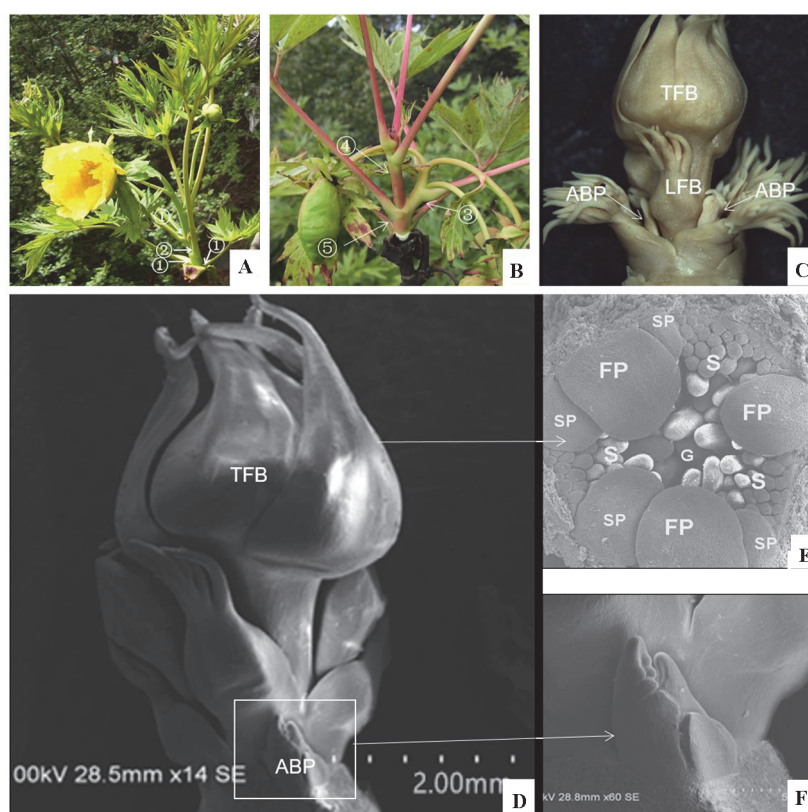


图 1 大花黄牡丹枝芽发育

A: 春季开花枝 (2006 年 4 月林芝机场西南); B: 秋季结果枝 (2007 年 9 月林芝米林县扎贡沟); C~F: B ④ 的顶芽内部结构 (2019 年 10 月)。

①: 叶腋; ②: 新芽, 将会发育为④; ③: 结果枝上部; ④: 具顶芽的二次枝; ⑤: 结果枝下部。TFB: 顶花蕾, 次年春发育成顶花;

LFB: 侧花蕾, 次年春发育成侧花; ABP: 秋季复合芽内的腋芽原基, 次年发育成②、④; FP: 第 1 轮花瓣原基;

SP: 第 2 轮花瓣原基; S: 雄蕊原基; G: 心皮原基。

Fig. 1 Development of branch and bud of *Paeonia ludlowii*

A shows the flowering branch in spring (April 2006, southwest to the Nyingchi Airport); B shows the fruiting branch in autumn (September 2007, Zhagonggou, Milin County, Nyingchi); C - F show terminal buds on B ④ (C, D, F: October 2019). ①: Axillae; ②: New shoots, which will develop into ④; ③: The upper part of fruiting branch; ④: Secondary branch with top bud; ⑤ The lower part of the fruiting branch.

TFB: Top flower bud, developed into top flower in next spring; LFB: Lateral flower bud, developed into lateral flower in next spring;

ABP: Axillary bud primordium differentiated in autumn inside composite bud, developed into ② and ④ in the next year;

FP: First petal primordium; SP: Second petal primordium; S: Stamen primordium; G: Garpel primordium.

大花黄牡丹二次枝从形成到开花历时 3 个年周期, 初始为腋芽原基, 发生于上一年形成的二次枝顶芽内的叶原基腋部, 称为子一代芽。以任何一年秋季二次枝顶芽为母代复合芽, 这个母代芽在该年周期 (即第 1 个年周期) 经分化产生 1 ~ 3 个小花原基、叶原基和数个子一代腋芽原基。次年春季进入第 2 个年周期, 开花结实的同时, 子一代腋芽原基萌发形成二次枝, 秋季该二次枝顶芽分化形成具子二代腋芽原基和花原基的复合芽。在第 3 个年周期, 子一代芽的花原基开花、结实后结束其生命周期。子二代腋芽原基又萌发形成二次枝, 其顶芽分化花芽及子三代腋芽原基, 又开始下 1 个周期, 如此循环往复。实际上从 9 月花芽分化基本结束、腋芽原基形成到第 3 个年周期开花, 历经约 17 ~ 20 个月, 期间并未发现早熟性芽 (表 1)。

与王宗正和章月仙 (1987) 的观察结果不同, 大花黄牡丹的每 1 个子代腋芽会在母代芽形成的花枝上萌发, 因此比栽培牡丹枝条多 1 次二次发育过程。二次枝发育与果实发育、复合芽分化同步。这一过程是否会影响大花黄牡丹种实发育, 需要进一步证明。

表 1 大花黄牡丹芽和二次枝的年发育周期
Table 1 Bud and secondary branch development cycle of *Paeonia ludlowii*

芽的世代 Generations of buds	第 1 年 The first year	第 2 年 The second year	第 3 年 The third year	第 4 年 The fourth year
母代芽 (复合芽) Initial bud (composite bud)	春季最早萌发, 发育成花枝/ 果枝 Germinated earliest in spring, developed into flowers/fruit branches			
子一代芽 (叶芽) First generation bud (vegetative bud)	花枝叶腋处, 花期前后发育 成二次枝 Germinated around florescence at flower branch axils, developed into secondary branches			
子二代芽 (复合芽) Second generation bud (composite bud)	二次枝顶端, 秋季形成 (图 1, B ~ D) Formed on secondary branches top, developed in autumn (Fig. 1, B ~ D)	春季最早萌发, 形成花枝/ 果枝 Germinated earliest in spring, developed into flowers/fruit branches		
子三代芽/腋芽原基 Third generation bud (axillary bud primordium)	子二代芽内叶原基腋处, 秋 季形成 (图 1, C, D 中 ABP) Formed at the base of leaf primordium inside second bud in autumn (ABP in Fig.1, C, D)	花枝叶腋处, 花期前后发育 成二次枝 Germinated around florescence at flower branch axils, developed into secondary branches		
子四代芽/复合芽 Fourth generation bud (composite bud)		二次枝顶端, 秋季形成 (图 1, B ~ D) Formed on secondary branches top, developed in autumn (Fig. 1, B ~ D)	春季萌发最早, 发育成花 枝/果枝 Germinated earliest in spring, developed into flowers/fruit branches	
子五代芽 (腋芽原 基) Fifth generation bud (axillary bud primordium)		子四代芽内叶原基腋处, 秋 季形成 (图 1, C, D 中的 ABP) Formed at the base of leaf primordium inside second bud in autumn (ABP in Fig.1, C, D)	花枝/果枝叶腋处, 花期前 后发育成二次枝 Germinated around florescence at flower branch axils, developed into secondary branches	
子六代 (复合芽) Second generation bud (composite bud)			二次枝顶端, 秋季形成 (图 1, B ~ D) Formed on secondary branches top, developed in autumn (Fig.1, B ~ D)	春季萌发最早, 发育 成花枝/果枝 Germinated earliest in spring, developed into flowers/fruit branches

每个开花枝当年至少形成 1 个二次枝，二次枝的数量因植株所处环境和生长势而异（表 2）。秋季当年生开花枝由 3 部分组成（图 1，B）：③为开花枝上部，与果实一起宿存过冬，到次年秋季新一轮果实近成熟时脱落；④为二次枝；⑤为开花枝下半部分，没有果实，与④共同木质化，③和⑤是春季花枝。不同的调查点和着生位置二次枝发育状况不同，详见表 2、表 3。

表 2 显示，扎贡沟居群二次枝发育较好，数量、枝长、枝粗、叶片数都居前列，花枝发育最好。这或许与扎贡沟人为破坏少，小气候和植被结构特点有关。扎贡沟处于面南背北的缓坡地带，其间有数条溪流，群落结构完整，大小乔木、灌木、草本植物发达，尤其是川滇高山栎（*Quercus aquifoliodes*）、光核桃（*Prunus mira*）、西南花楸（*Sorbus rehderiana*）、太白深灰槭（*Acer caesium* ssp. *giraldii*）、野生蔷薇类（*Rosa* spp.）等乔灌木使其免受晚霜危害并适度遮荫，完整的层间结构也有利于保持空气湿度。相比人为影响严重的红卫林场、林芝机场等处，扎贡沟更有利于大花黄牡丹二次枝发育。

表 2 各调查点大花黄牡丹二次枝发育
Table 2 The Secondary branches development of *Paeonia ludlowii* in different sites

调查地点 Investigation site	长/cm Length		直径/cm Diameter		叶片数 Leaf number	二次枝的果枝比例/% Proportion of fruit branches		
	平均值 Average	最大值 longest	平均值 Average	最大值 longest		1	2	≥3
红卫林场 Hongwei forest farm	7.56	11.10	0.94	1.20	0~4	79.0	5.8	15.2
林芝机场 Nyingchi Airport	7.07	7.50	1.03	0.80	0~5	57.2	18.1	24.7
扎贡沟 Zhagonggou	18.55	24.00	0.96	1.40	0~4	20.0	64.6	84.6
米瑞乡 Mirui Township	5.04	19.00	0.66	1.64	0~5	12.5	77.5	10.0
高原生态所 Tibet ecology institute	5.92	8.00	0.76	1.20	0~3	94.0	1.6	4.4
迁地保护中心 The <i>ex-situ</i> conservation centre	3.28	24.31	0.57	1.52	0~4	60.0	40.0	0

注：短于 1 cm 枝条不计入。
Note: The secondary branches shorter than 1 cm were not included.

从表 3 可见，第 1 叶腋处二次枝生长量最大，其下发育的二次枝长度和粗度依次减小。

表 3 大花黄牡丹果枝上不同位置的二次枝发育状况
Table 3 Secondary branches development at different positions in fruit branches

调查地点 Investigation site	位置 Position	枝长/cm Length	枝粗/cm Diameter	枝上的叶片数 Number of leaves per branch
林芝机场 Nyingchi Aripport	花序下第 1 叶腋处 The first axillae under florence	13.2	1.1	5.6
	花序下第 2 叶腋处 The second axillae under florence	8.3	0.7	4.4
扎贡沟 Zhagonggou	花序下第 1 叶腋处 The first axillae under florence	17.8	1.2	6.2
	花序下第 2 叶腋处 The second axillae under florence	13.3	0.9	4.1
	花序下第 3 叶腋处 The third axillae under florence	3.2	0.4	1.9

2.2 二次枝对冠层高度的影响

大花黄牡丹植株高大，植株冠层集中在上部，枝条下部空秃部分几乎占株高 50%。林芝地区晚霜常与其花蕾透色同步，危害较严重。2006 年晚霜期间扎贡沟与南伊沟交汇处近 200 株野生植株的花蕾停育，枝叶受害严重，春季平均花枝长仅为 11 cm，叶片长 22 cm，叶柄长 15 cm，平均株高 1.90 m，冠层高仅平均 1.05 m，下部空秃率 55.3%。秋季时春枝平均长 3.4 cm，叶片和叶柄分别长

29.1 cm、18.7 cm，处于冠层下部，晚霜痕迹仍较明显。而此时二次枝平均长 7.64 cm，枝上叶片和叶柄长分别为 38.6、24.3 cm，位于冠层中上部，发育良好，高度明显增加，平均 1.43 m，空秃率 38.1%，比春季明显下降（表 4）。

大花黄牡丹二次枝发育正值当地植物生长最适时期，二次枝增加了枝条、叶片数量和冠层高度，降低了枝条的空秃率，整体观赏性增强，也促进了植株同化作用积累养分。

二次枝是大花黄牡丹的侧枝形成的主要方式，二次枝形成各级侧枝并扩大树冠。秋季枝条、叶柄粉紫色或紫红色，叶片纯黄色，在阳光充足、通风良好之处尤为明显，是当地秋景的特色之一。

表 4 大花黄牡丹春秋冠层高度和枝条下部空秃率对比
Table 4 The height of canopy and baldness rate in spring and autumn of *Paeonia ludlowii*

调查点 Investigation site	冠层高/m Height of canopy		空秃率/% Baldness rate	
	春季 Spring	秋季 Autumn	春季 Spring	秋季 Autumn
红卫林场 Hongwei Forestfarm	0.97	1.35	45.2	40.9
林芝机场 Nyingchi Airport	1.12	1.40	40.4	38.3
扎贡沟 Zhagonggou	1.26	1.67	46.4	38.1

2.3 砍伐对枝条发育的影响

红卫林场和林芝机场两处明显可见大花黄牡丹砍伐痕迹，枝条基部 30 ~ 40 cm 处被砍伐，附近可见散落枝条。被砍伐植株基部发生大量萌蘖枝，与大花黄牡丹未被砍伐植株萌蘖枝对比见表 5。砍伐后萌蘖枝长和枝粗都明显优于自然萌蘖枝。砍伐有利于枝条更新复壮，可刺激萌发更多强壮新枝。由于大花黄牡丹自然界中依赖种子繁殖，作者认为在禁止刨根采挖前提下，薪炭柴砍伐更有益于枝条或植株更新。

表 5 大花黄牡丹砍伐植株与未采伐植株当年生萌蘖枝的生长状况
Table 5 Comparison of current basal shoots between felled plants and un-felled plants

地点 Investigation site	砍伐植株萌蘖枝 Basal shoots on felled plants				未采伐植株萌蘖枝 Basal shoots on un-felled plants			
	长/cm Length	粗/cm Diameter	数量 Amount		长/cm Length	粗/cm Diameter	数量 Amount	
红卫林场 Hongwei Forestry Farm	125.2	1.46	7.2		78.3	0.79	2.1	
林芝机场 Nyingchi Airport	119.8	1.34	6.4		80.3	0.86	2.6	

2.4 开花枝龄

调查显示，大花黄牡丹生长健壮、枝条繁密且花期时冠幅大于 3 m 的株丛，开花枝可超过 40 个。青藏高原生态所和河南栾川迁地保护中心土壤养分充足、小气候条件较好，大部分基部萌蘖枝枝龄 4 ~ 5 年者即可开花，在野外，第 1 次开花的枝条枝龄 6 年生左右，比李嘉珏等（1995）报道迟 1 ~ 3 年，初花 1 ~ 2 年后进入盛花期，7 ~ 12 年为主要开花结果枝枝龄。枝龄 12 年以上枝条极少，河南栾川迁地保护中心大花黄牡丹内自然枯死枝条中，90%以上不足 12 年枝龄，推测 12 年龄是枝条自然更新的最大枝龄，基部萌蘖枝逐渐更新衰老老枝，平茬对更新有利。

3 讨论

3.1 芍药属牡丹组枝条二次发育现象

二次枝又称副梢,是当年在一次枝上抽生的枝条(张秀英,2012)。大花黄牡丹二次枝从腋芽原基形成到开花历时3个年周期,这一点与栽培牡丹混合芽的生命周期类似(王宗正和章月仙,1987)。但大花黄牡丹花芽分化起始于二次枝顶端,相对较晚,且分化成具花原基、叶原基和腋芽原基的复合芽。迁地中心引种栽培的成年大花黄牡丹可逐年分化各级子代芽,且二次枝发育良好,说明这一发育现象稳定、可遗传。二次枝发育良好且数量多的植株,冠幅大、冠层高,开花繁茂,观赏性较好。

牡丹组个别野生类群和部分栽培品种也有二次枝,这不是大花黄牡丹枝条特有的现象。迁地保护中心的滇牡丹(*Paeonia delavayi*,仅开紫色花,引自云南丽江)部分植株,入夏后枝顶裸芽萌发形成二次枝,后期二次枝顶和叶腋处开花,花色、花径、花量与春季相同。这类植株约占保护中心所有紫色花滇牡丹植株总数的5%。以其为母本育成的‘华夏玫瑰红’[新品种权号20090005,父本为紫斑牡丹(*P. rockii*)]春季无花枝条,入夏后枝顶二次萌发抽枝,二次枝生长量大,开花迅速,但叶色浅,花色、花径、花量均不及春花,春枝和二次枝邻接处有明显盲节,且所有无性繁殖后代均有二次枝。两者尚未发现与大花黄牡丹类似的二次枝及复合芽分化的过程。

迁地保护中心栽培的另一类开黄色花的滇牡丹(分别引自云南中甸、苍山、西藏工布江达)并未发现与紫色花滇牡丹类似的二次枝发育。林芝八一镇真巴村村外可见自然分布的滇牡丹(黄色花类群),有发达地下茎及其形成的子株,与李嘉珏(1999)的报道类似。秋季地下茎有少量萌发形成较小子株。当年枝条中下部可见饱满混合芽,混合芽着生部分的枝条木质化,无混合芽的部分则枯萎,与中国传统栽培牡丹落叶后“枯枝退梢”现象相同。未发现与大花黄牡丹类似的二次枝。黄色花的滇牡丹枝条是否有二次发育现象还需深入调查。

王荣(2007)对比了‘锦袍红’和二次开花品种‘Hign Noon’的花芽分化后认为,黄牡丹杂种等的二级枝有两类。一类是由早熟性芽不经低温打破休眠直接萌发形成二级枝,二级枝停止生长后,其上芽快速分化,次年生枝开花,生命周期为2年;大花黄牡丹的二次枝与之类似,但起始于复合芽内腋芽原基,生命周期为3年,且大花黄牡丹每一个开花枝都有二次枝发育,野外不同居群和迁地保护中心生长的植株只有二次枝数量和生长量的差异,未观察到早熟性芽。另一类“二级枝条的顶端具早熟性的裸花芽,由顶端分生组织分化形成,分化进程快,且不具休眠性,分化完成后即生长开花”(王荣,2007),这类枝条与前述‘华夏玫瑰红’的二次枝类似。但‘Hign Noon’的二次枝常1枝或2枝,枝叶色浅,显著伸出灌丛且极不整齐,花朵质量不及春花,观赏价值一般,宜及时修剪去除。

中原牡丹‘春秋红’(又名‘紫罗兰’)、新品种‘春秋粉’(品种登录号MD 2017040)、“春华秋丽”(品种登录号MD 2017030)等当年生枝腋芽在秋季萌发成枝并二次开花,由于枝条生长期短,木质化程度低,次年春季常修剪去除。牡丹冬季促成栽培后期的也可见腋芽萌动成枝,叶腋处分化花芽。

上述二次枝发育的时间和特点与大花黄牡丹的二次枝均不同,大花黄的二次枝发育有其独特性,结合 AFLP 分析结果(袁涛,1998)和李嘉珏等(1995)的观察,支持其作为种级分类单位。

3.2 二次枝的系统发育意义

掌握二次枝发育的特性结合栽培措施,可调控作物开花结实。核桃(刘立强 等, 2016; 刘立强, 2018)、枣(马丙尧 等, 2013; 胡琼 等, 2018)等植物均有二次枝。利用核桃的二次枝可培养树形、控制生长,提高枝条和混合芽的质量和产量(刘立强, 2018)。枣的不同二次副梢坐果数随着节位升高而减少(胡琼 等, 2018),冬枣萌芽期施肥量减半显著抑制二次枝生长(马丙尧 等, 2013);在杭州,结合紫薇二次新梢发育特性轮剪花枝,一年可开花 5 次,花期 100~120 d(孙晓萍 等, 2016)。

二次枝虽可增加大花黄牡丹居群冠层高度,但与牡丹组其他类群相比,其发育伴随种实成熟过程,且二次枝上花芽分化起始晚。在迁地保护中心内,秋季部分植株的二次枝不封顶,每年 12 月至次年 1 月均有仍未分化的顶芽。专性种子繁殖是大花黄牡丹在野外繁衍的唯一方式(成仿云 等, 1997)。中国多地引种的大花黄牡丹,每年均有枝条过冬后死亡、不开花或开花无规律现象,是否与枝条二次发育特性、花芽分化受秋冬气温和日照影响有关有待研究。观测原产地和引种地枝条发育和花芽分化差异、分析二次枝和种实成熟的相互作用,结合二次枝微域环境条件和土壤因子等影响因素,探讨大花黄牡丹二次枝发育在芍药属牡丹组系统进化中的意义及引种驯化中基于该特性采取的栽培措施,可作为深入研究的内容和方向。

References

- Cheng Fang-yun, Li Jia-jue, Chen De-zhong. 1997. Natural reproduction characteristics of wild peony in China. *Acta Horticulturae Sinica*, 24 (2): 180 - 184. (in Chinese)
- 成仿云, 李嘉珏, 陈德忠. 1997. 中国野生牡丹自然繁殖特性研究. *园艺学报*, 24 (2): 180 - 184.
- Hong De-yuan, Pan kai-yu. 2005. Notes on taxonomy of *Paeonia* sect. Mountain DC. (*Paeoniaceae*). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 43 (2): 169 - 177.
- Hong De-yuan, Zhou Shi-liang, He Xing-jin, Yuan Jun-hui, Zhang Yan-long, Cheng Fang-yun, Zeng Xiu-li, Wang Yan, Zhang Xiu-xin. 2017. Current status of wild tree peony species with special reference to conservation. *Biodiversity*, 25 (7): 781 - 793. (in Chinese)
- 洪德元, 周世良, 何兴金, 袁军辉, 张延龙, 成仿云, 曾秀丽, 王 雁, 张秀新. 2017. 野生牡丹的生存状况和保护. *生物多样性*, 25 (7): 781 - 793.
- Hong D Y. 1997. *Paeonia* (*Paeoniaceae*) in Xizang (Tibet). *Novon*, 5 (7): 156 - 161.
- Hu Qiong, Wang Sen, Li Fan-song, Zhang Zi-qiang. 2018. Bearing fruit properties of secondary branches in southern fresh jujube. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 38 (2): 50 - 56. (in Chinese)
- 胡 琼, 王 森, 李凡松, 张自强. 2018. 南方鲜食枣二次枝结果特性. *中南林业大学学报*, 38 (2): 50 - 56.
- Jiang Li-li, Li Peng-fei, Jiang Shuai, Zhang Yan-long, Hu Nan, Zhao Dan-dan. 2016. Extraction and chemical constituents analysis of essential oil from cortical root of Tibetan medicinal herb *Paeonia ludlowii*. *Journal of Engineering of Heilongjiang University*, 7 (3): 63 - 67. (in Chinese)
- 蒋丽丽, 李鹏飞, 蒋 帅, 张彦龙, 胡 楠, 赵丹丹. 2016. 藏药大花黄牡丹根皮挥发油的提取和成分分析. *黑龙江大学学报*, 7 (3): 63 - 67.
- Li J, Wang Z H. 2019. Nutrients, fatty acid composition and antioxidant activity of the flowers and seed oils in wild populations of *Paeonia ludlowii*. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 31 (3): 206 - 213.
- Li Jia-jue, Chen De-zhong, Yu Ling, He Li-xia, Chen Xue-lin. 1998. A study on taxonomic position of *Paeonia ludlowii*. *Bulletin of Botanical Research*, 18 (2): 152 - 155. (in Chinese)
- 李嘉珏, 陈德忠, 于 玲, 何丽霞, 陈学林. 1998. 大花黄牡丹分类学地位的研究. *植物研究*, 18 (2): 152 - 155.
- Li Jia-jue, He Li-xia, Chen De-zhong. 1995. Primary report of introduction and domestication of *Paeonia ludlowii*. *Gathered Bulletin of Plant Introduction and Domestication*, (10): 105 - 110. (in Chinese)
- 李嘉珏, 何丽霞, 陈德忠. 1995. 西藏大花黄牡丹引种试验初报. *植物引种驯化集刊*, (10): 105 - 110.

- Li Jia-jue. 1999. Peony in China. Beijing: China Forestry publishing House: 55 - 56. (in Chinese)
- 李嘉珏. 1999. 中国牡丹与芍药. 北京: 中国林业出版社: 55 - 56.
- Li Jian-ping. 2015. Study on the active substances of anti-crush epidermal tinea and *Trichophyton sinensis* of *Paeonia ludlowii* in Tibet [M. D. Dissertation] . Harbin: Heilongjiang University. (in Chinese)
- 李建平. 2015. 西藏大花黄牡丹抗絮状表皮癣菌和断发毛癣菌活性物质研究 [硕士论文] . 哈尔滨: 黑龙江大学.
- Li Jie, Dan Zhen ci-ren, Xu Xiao-jia, Xu Ye-chun, Wang Zai-hua. 2017. Amino acid composition and mineral elements analysis of *Paeonia ludlowii* flower in Tibet. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 32 (6): 1058 - 1063. (in Chinese)
- 李 杰, 旦真次仁, 许晓嘉, 徐晔春, 王再花. 2017. 西藏大花黄牡丹花朵氨基酸组成和矿质元素比较分析. 云南农业大学学报 (自然科学), 32 (6): 1058 - 1063.
- Liu Li-qiang. 2018. Growth dynamic analysis of shoots and mixed buds in Wen 185 and Xinxin 2 walnut. Nonwood Forest Research, 36 (4): 150 - 154. (in Chinese)
- 刘立强. 2018. 温 185 和新新 2 核桃枝条与混合芽的生长动态分析. 经济林研究, 36 (4): 150 - 154.
- Liu Li-qiang, Li Jian-gui, Zhang Bing, Peng Gang, Xiao Lu. 2016. Flower formation and fruit setting on mixed buds of secondary shoots in ‘Wen 185’ and ‘Xinxin 2’ walnut. Journal of Xinjiang Agriculture University, 39 (6): 442 - 446. (in Chinese)
- 刘立强, 李建贵, 张 兵, 彭 刚, 肖 璐. 2016. ‘温 185’ 和 ‘新新 2’ 核桃二次枝混合芽的成花与结实特性. 新疆农业大学学报, 39 (6): 442 - 446.
- Lu Ya-zhou, Zhang Er-hao, Yin Xiu, Cai Hao, Yuan Lei, Li Lian-qiang, Zhao Ken-tian, Lan Xiao-zhong. 2020. Diversity of endophytic fungi and the rhizosphere soil fungi communities of the endangered plant *Paeonia ludlowii* in Tibet. Journal of Biology, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/34.1081.Q.20200410.1711.002.html>. (in Chinese)
- 禄亚洲, 张二豪, 尹 秀, 蔡 皓, 袁 雷, 李连强, 赵垦田, 兰小中. 2020. 西藏濒危植物大花黄牡丹内生真菌及其根际土壤真菌群落多样性研究. 生物学杂志, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/34.1081.Q.20200410.1711.002.html>.
- Luo D, Ma H, Li Z H, Liu X L, Zhang Y L. 2011. Karyotypic Studies of five *Paeonia ludlowii* populations from China. Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics, 64 (4): 370 - 376.
- Ma Bing-yao, Xing Shang-jun, Du Zhen-yu, Ma Hai-lin, Liu Fang-chun. 2013. Effect of root pruning and fertilization on secondary branch growth, fruit yield and quality of winter jujube . China Agronomy Science Bulletin, 29 (1): 183 - 187. (in Chinese)
- 马丙尧, 邢尚军, 杜振宇, 马海林, 刘方春. 2013. 根系修剪与施肥对冬枣二次枝生长、果实产量及品质的影响. 中国农学通报, 29 (1): 183 - 187.
- Ni Sheng-wu. 2009. Introduction and *Ex-situ* conservation of *Paeonia delavayi*, *Paeonia lutea*, *Paeonia ludlowii* [M. D. Dissertation] . Beijing: Beijing Forestry University. (In Chinese)
- 倪圣武. 2009. 紫牡丹、黄牡丹、大花黄牡丹引种与迁地保护研究 [硕士论文] . 北京: 北京林业大学.
- Pan Kai-yu. 1979. Flora of China. Vol. 27. *Paeonia*. Beijing: Science Press: 37 - 59. (in Chinese)
- 潘开玉. 1979. 中国植物志. 27 卷. 芍药属. 北京: 科学出版社: 37 - 59.
- Sun Xiao-ping, Fan Li-juan, Cheng Liang. 2016. Preliminary report on flowering regulation of purple myrtle in Hangzhou City. Landscape Architecture, (12): 32 - 37. (in Chinese)
- 孙晓萍, 樊丽娟, 陈 亮. 2016. 杭州市紫薇花期调控成果初报. 中国园林, (12): 32 - 37.
- Wang Lian-ying. 1986. Observations in the morphological of flower bud differentiation of cultivars of tree peony and the analysis on the formation of flower roems. Acta Horticulturae Sinica, 13 (3): 203 - 208. (in Chinese)
- 王莲英. 1986. 牡丹品种花芽形态分化观察及花型成因分析. 园艺学报, 13 (3): 203 - 208.
- Wang Rong. 2007. Research on bud differentiation and re-blooming characteristic of tree peony [M. D. Dissertation] . Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 王 荣. 2007. 牡丹花芽分化及二次开花特性的研究 [硕士论文] . 北京: 北京林业大学.
- Wang S Q, Li H M, Wang L, Cheng J, Tang L. 2012. On the meiosis in *Paeonia ludlowii* (Stern & Taylor) D. Y. Hong, an endangered species of SE Tibet, PR China. Wulfenia, (19): 97 - 106.

- Wang Wen-hua. 2016. Protection and utilization of *Paeonia ludlowii* resources in Tibet. *Modern Agricultural Science and Technology*, (13): 188, 193. (in Chinese)
- 王文华. 2016. 西藏大花黄牡丹资源保护与利用. *现代农业科技*, (13): 188, 193.
- Wang Zong-zheng, Zhang Yue-xian. 1987. Studies on morphogenesis and life cycle of the flower bud of tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr.) . *Journal of Shandong Agriculture University*, 18 (3): 9 - 16. (in Chinese)
- 王宗正, 章月仙. 1987. 牡丹花芽的形态发生及其生命周期的观察. *山东农业大学学报*, 18 (3): 9 - 16.
- Xing Zhen. 2007. Studies on the wild ornamental plants in Shergyla Mountain in Xizang (Tibet) [M. D. Dissertation] . Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 邢 震. 2007. 西藏色季拉山野生观赏植物资源调查研究 [硕士论文] . 北京: 北京林业大学.
- Xu Feng-xiang, Zheng Wei-lie. 1999. The wild flowers of Tibet. Beijing: China Travel Press: 28 - 29. (in Chinese)
- 徐凤翔, 郑维列. 1999. 西藏野生花卉. 北京: 中国旅游出版社: 28 - 29.
- Xue Han-qing. 2005. Primary talk on the use of *Paeonia ludlowii*. *Foriculture*, (5): 35. (in Chinese)
- 薛寒青. 2005. 浅谈大花黄牡丹的利用. *花卉*, (5): 35.
- Yang Xiang. 2010. Studies on population ecology of *Paeonia ludlowii* in Tibet [M. D. Dissertation] . Tibe: Tibet University. (in Chinese)
- 杨 翔. 2010. 大花黄牡丹种群生态学研究 [硕士论文] . 西藏: 西藏大学.
- Yang Xiao-lin, Wang Qiu-ju, Lan Xiao-zhong, Li Chun-yan. 2007. Numeric dynamics of the endangered plant population of *Paeonia ludlowii* . *Acta Ecology Sinica*, 27 (3): 1242 - 1247. (in Chinese)
- 杨小林, 王秋菊, 兰小中, 李春燕. 2007. 濒危植物大花黄牡丹 (*Paeonia ludlowii*) 种群数量动态. *生态学报*, 27 (3): 1242 - 1247.
- Yuan Tao. 1998. Studies on genetic relationship of some species and cultivars/cultivar groups of tree peony [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 袁 涛. 1998. 中国牡丹部分种与品种 (群) 亲缘关系的研究 [博士论文] . 北京: 北京林业大学.
- Zeng Xiu-li, Zhang Shan-shan, Yang Yong, Deng Lan, Xue Jing-qi, Wang Liang-sheng, Li Shan-shan, Zhang Xiu-xin. 2015. Analysis on seed oil composition of different *Paeonia ludlowii* population in Tibet. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 33 (3): 285 - 288. (in Chinese)
- 曾秀丽, 张姗姗, 杨 勇, 邓 岚, 薛璟祺, 王亮生, 李珊珊, 张秀新. 2015. 西藏不同居群大花黄牡丹的种子油脂成分分析. *四川农业大学学报*, 33 (3): 285 - 288.
- Zhang J M, López-Pujol J, Gong X, Wang H F, Vilatersana R, Zhou S L. 2018. Population genetic dynamics of Himalayan-Hengduan tree peonies, *Paeonia* subsect. *Delavayanae*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 125: 62 - 77.
- Zhang Xiao-xiao, Niu Li-xin, Zhang Yan-long. 2017. A revision of geographical distribution of *Paeonia* Sect. *Moutan* in China//Chinese Society for Horticultural Science Ornamental Gardening Professional Committee, National Engineering Research Center for Floriculture. *Advances in Ornamental Horticultural of China (2017)* . Beijing: China Forestry Publishing House: 10 - 21. (in Chinese)
- 张晓晓, 牛立新, 张延龙. 2017. 中国芍药属牡丹组植物地理分布修订//中国园艺学会观赏园艺分会. *中国观赏园艺研究进展 (2017)* . 北京: 中国林业出版社: 10 - 21.
- Zhang Xiu-ying. 2012. Garden arboriculture and maintenance. Beijing: High Education Press. (in Chinese)
- 张秀英. 2012. 园林树木栽培养护学. 北京: 高等教育出版社.