

侧穗凤仙花的传粉生态和繁育系统

毛志斌^{1,3}, Cedric Boehler², 葛学军^{1*}

(1. 中国科学院 华南植物园, 广州 510650; 2. Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, CH-2007, Switzerland; 3. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过对峨眉山特有种侧穗凤仙花的开花生物学特性、花器官结构、传粉者种类和访花行为、繁育系统、花粉胚珠比(P/O)及花粉活力的研究。发现居群之间花的寿命变化比较大, 它们的雄蕊期长, 雌/雄蕊期比为0.12~0.17; 花粉胚珠比达到4.6万, 花粉在开花第一天有很高的活力(>90%); 传粉者为熊蜂和天蛾, 熊蜂包括贞洁熊蜂、白背熊蜂; 存在盗蜜者灰熊蜂。侧穗凤仙花是自交亲和的异交植物, 能通过雌雄异熟和独特的花部结构来避免自交及雌雄干扰。侧穗凤仙花存在柱头运动现象, 并通过柱头运动增强了雌性功能。由于昆虫访花频率很低, 侧穗凤仙花自然结果率(26%)很低, 人工授粉明显增加了结果率(42%), 说明侧穗凤仙花的低结果率可能和传粉者限制有关。

关键词: 凤仙花科; 传粉; 繁育系统; 雌雄异熟; 柱头运动; 雌雄干扰

中图分类号: Q945.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)02-0160-07

Pollination ecology and breeding system of *Impatiens lateristachys* (Balsaminaceae) endemic to China

MAO Zhi-Bin^{1,3}, Cedric Boehler², GE Xue-Jun^{1*}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;
2. Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, CH-2007, Switzerland;
3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Pollination ecology and the breeding system of *Impatiens lateristachys*, a species endemic to the Emei Mountain were studied. The floral phenology, floral structure, pollen-ovule ratio(P/O), pollen viability, floral visitors and their behavior, and the breeding system were observed and determined. The flowering phase of the protandrous *I. lateristachys* lasted for a long time. The life span of an individual changed between the populations, but the female phase-male phase ratio was similar(0.12—0.17). The pollen/ovule ratio was 460 thousand, and pollen viability (MTT test) was at high level on the first day(>90%). The primary pollinators were *Bombus festivus* Smith and *B. parthenius* Richards; secondary pollinators were hawk moth; and *B. grahami* Frison was nectar gatherer. *I. lateristachys* was a self-compatible species, its special floral structure and protandrous character could avoid selfing and intrafloral male-female interference very well. The stigma movement of *I. lateristachys* was responsible for enhancing the function of the female. Fruit set was relatively low(26%) under natural conditions, but hand-pollination increased the fruit set(42%). And the pollinator visitation rate(0.2—2.0) was significantly lower than that of other congeneric species(7.1—8.9), indicating that the fruit set may be limited by the shortage of pollinators.

Key words: Balsaminaceae; pollination; breeding system; dichogamy; stigma movement; male-female interference

收稿日期: 2010-08-09 修回日期: 2010-12-06

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2007CB411600)[Supported by National Basic Research Program of China(2007CB411600)]

作者简介: 毛志斌(1981-), 男, 浙江义乌人, 硕士, 主要从事植物系统进化研究。

* 通讯作者: 葛学军, 研究员, 研究方向为分子生态学及亲缘地理学, (E-mail: xjge@scbg.ac.cn).

凤仙花属(*Impatiens*)在全世界有 900 余种,主要有五个热点分布区:热带非洲(约 109 种)、马达加斯加(约 120 种)、印度南部及斯里兰卡(约 150 种)、东喜马拉雅一带(约 120 种)及东南亚一带,包括泰国、中国西南等地(约 250 种)(Yuan 等,2004)。中国目前记载有 220 余种,占世界凤仙花的 1/4。大部分种集中分布在西南地区(陈艺林,1994)。峨眉山是凤仙花分布的中心之一,从海拔 500~2 500 m 之间就有 14 种凤仙花分布,其中 12 种是我国特有种。

由于凤仙花科极其广泛的多样性和其类型各异的特化传粉者,被誉为是双子叶的兰花。在温带地区,一些凤仙花由熊蜂(bumble bee)和蜂鸟传粉(Rust,1977;Kato 等,1989),而在非洲的 109 种凤仙花中,有 58 种凤仙花由蝴蝶传粉,3 种由蛾类传粉,27 种有鸟类传粉及 21 种有蜂类传粉(Grey-Wilson,1980)。在中国,匍匐凤仙花(*I. reptans*)的传粉者主要有天蛾、蜜蜂和熊蜂传粉(Tian 等,2004)。大部分凤仙花以异交为主,但 *I. capensis* 在一定环境极端环境下可以闭花受精(Twasuda & Yahara 1994;Lu 2000,2002)。虽然凤仙花传粉方式多样,但在中国 220 余种凤仙花植物中,只对匍匐凤仙花进行了传粉生态和繁育系统的研究(Tian 等,2004)。

传粉生态和繁育系统被认为是被子植物多样化最重要因素之一(Eriksson & Bremer,1992)。一方面,有些学者认为传粉者在对物种形成的作用上还有待商榷,因为植物和传粉者之间的相互关系是普遍存在的,一种传粉者往往有很多种对应的植物,一种植物也往往有几种传粉者(Memmott,1999),而特化才会导致物种形成(Waser 等,1996)。但另一方面,虽然某一植物可以有很多泛化的传粉者,但是它们对植物的相对压力是不一致的,导致它们选择的花器官形态是不同的。很多证据也说明传粉者对花的进化影响重大,如在花荵属植物中,传粉者种类和丰富度的变化快速对居群花冠开口宽度产生影响,表明植物居群能迅速适应传粉者的突然变化(Galen,1996)。在风铃草的研究也表明植物花器官和传粉者之间是紧密相关(Margaret,2005)。所以对传粉生态、繁育系统和花器官结构的研究有助于了解凤仙花物种形成和花器官演化。

在凤仙花中,尽管其花器官形态多样、结构复杂,却很少有研究涉及(Caris 等,2006)。侧穗凤仙花(*I. lateristachys*)主要分布于峨眉山海拔 2 300~

2 500 m 高山地带的狭小区域,和匍匐凤仙花(*I. reptans*)生长环境差异显著。本文研究了侧穗凤仙花的传粉生态、繁育系统和花器官结构,对照匍匐凤仙花的传粉生态和繁育系统,以期为峨眉山凤仙花物种形成研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究材料

侧穗凤仙花分布于四川峨眉山、瓦山,生于山坡林缘草丛中,高 40~100 cm。花大,红色、浅红色或白色。雄蕊 5 枚,花丝在雌蕊上部连合,特化成帽状结构覆于柱头上,在柱头成熟前脱落。柱头 1。种子卵圆形,黑色。花期 7~8 月。本研究的野外观察和实验工作主要于 2005 年 7 月 21 日~8 月 25 日在峨眉山(103°20' E,29°32' N)进行。

1.2 开花生物学特性

在峨眉山雷洞坪附近的凤仙花多分布于林窗,居群之间自然分隔。分别选取自然居群 A(103°19' 967 E,29°32' 354 N,海拔 2 440 m)、居群 B(103°19' 863 E,29°32' 429 N,海拔 2 400 m)和居群 C(103°20' 045 E,29°32' 708 N,海拔 2 432 m)进行野外观察实验。从 A、B 居群中各自随机选取 20 个大花蕾用铝箔标记,观察并记录其开花、雄蕊脱落至落花的全过程。A 居群每隔 3 h 进行记录(08:00,11:00,14:00,17:00,19:30),B 居群每天记录 3 次(8:00,12:00,17:00)。A 居群实验在 7 月底完成,B 居群实验在 8 月中旬完成。

1.3 花粉活性的检测

在 A 居群中,根据不同开放时间分别检测开花 1、2、3、4 d 花各 5 朵,B 居群检测了 9 朵花。采用 MTT 法染色(Dafni,1992),随机选取五个分离的视野数被染色的和未被染色的花粉数目。

1.4 花粉胚珠比

从 A、B 两个居群中分别随机采集 20 朵即将开放的大花蕾,用 FAA 固定,带回实验室备用。用 1 mL 的 HCl 溶液(10%)软化花药细胞壁,并振荡将其混匀。取 1 μ L 溶液在显微镜下观察、计数花粉总量。同时在解剖镜下统计各朵花的胚珠数,计算每朵花的花粉胚珠比(P/O)。

1.5 访花昆虫及其行为

在 8 月 15~16 日,观察一定数量花(A 居群 153 朵,B 居群 131 朵)上的传粉昆虫种类、数目和

访问频率,观察时间为每天的 6:30~17:30,单位时间为 10 min。从 8 月 21~23 日,记录每天 6:45~8:00,13:30~14:30 和 17:00~18:00 三个时间段的昆虫在单花上的访问时间,捕捉各种访花昆虫,并对昆虫的访花行为进行摄影、描述。同时对五个侧穗凤仙花居群的盗蜜者影响调查,每个居群各调查 200 朵花。

1.6 繁育系统实验

2005 年 8 月,在 B 和 C 两个居群分别进行了以下五个处理:(1)套袋,(2)去雄套袋,(3)去雄以后人工自交,(4)去雄以后人工异交,(5)自然对照。每个处理各选取 20 朵即将开花的大花蕾。套袋是为了检测其自交程度,去雄套袋是为了检测是否存在无融合生殖。去雄以后人工异交的花粉取自同一居群不同植株,人工自交的花粉来自同一植株的另一朵花。2~3 周后收集并统计果实和种子数。

1.7 侧穗凤仙花的花结构

沿海拔高度选取六个居群(海拔 2 265~2 446

m),每个居群随机选取 20 朵雄蕊未落的和 10 朵雄蕊凋落的花,对雄蕊未落的花测量花药到翼瓣的距离和柱头到翼瓣的距离(虽然有帽状花丝覆盖,但是还是能清楚看到柱头位置),而雄蕊脱落的花则测量翼瓣到柱头的距离。

2 结果

2.1 花的形态特征和开花特性

侧穗凤仙花的花雄蕊先熟,雄蕊脱落后露出雌蕊进入雌蕊期。一般每株侧穗凤仙花具有几个花序,但是每个花序一般只有一朵花开放。在 A、B 两个居群中,开花特性变化比较大。花的平均寿命在 A、B 居群中分别是 89.82 h($n=11$, s. d. = 9.66)和 40.22 h($n=18$, s. d. = 11.27)。雄蕊期的持续时间分别是 83.72 h($n=16$, s. d. = 12.88)和 39.17 h($n=9$, s. d. = 10.9),雌蕊期的持续时间分别是 3.14 h($n=10$, s. d. = 0.98)和 6.61 h($n=9$, s. d. = 2.25)。

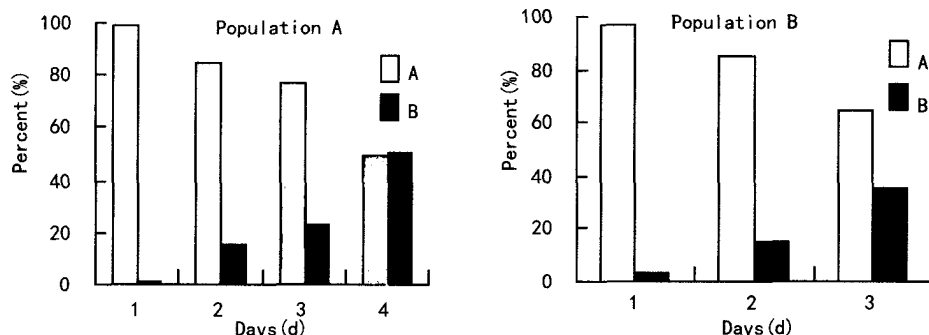


图 1 侧穗凤仙花的花粉可染性

Fig. 1 Pollen viability in *Impatiens lateristachys*

A. 完全可染率; B. 不可染比率。

A. Proportion of pollen stainability; B. Proportion of unstained.

2.2 花粉活性和花粉胚珠比

侧穗凤仙花花粉的可染率是随时间推移而下降,在雄蕊期第一天,居群 A、B 花粉可染率分别达到 93.18%、97.39%,而在雄蕊脱落后花粉可染率分别只有 49.56%、65.05%(图 1)。

2.3 花粉胚珠比

侧穗凤仙花单花花粉量很大,在 A、B 居群中其平均单花花粉量分别为 209 900($n=20$, s. d. = 62 463)和 240 200($n=20$, s. d. = 76 832),平均胚珠数分别是 4.50($n=20$, s. d. = 0.83)和 5.10($n=20$, s. d. = 0.97),花粉胚珠比率分别为 46 644.44($n=20$, s. d. = 8 272)和 47 098.04($n=20$, s. d. = 9 679)。

2.4 侧穗凤仙花花器官结构

侧穗凤仙花具有雌雄异熟的两性花,幼雌蕊被花丝紧紧包被,只有雄蕊脱落后才露出来。柱头在雄蕊脱落后有一定的下垂现象。在未落雄蕊的花上,柱头和翼瓣之间的距离(U)为 5.13 mm($n=6$, s. d. = 0.21),花药和翼瓣之间的距离(P)3.15 mm($n=6$, s. d. = 0.24),雄蕊脱落后,柱头和翼瓣之间的距离(S)3.51 mm($n=6$, s. d. = 0.39)(表 1)。通过方差分析、LSR 多重比较,显示为未落雄蕊的柱头和翼瓣之间的距离(U)对脱落雄蕊的柱头和翼瓣之间的距离(S)、花药和翼瓣的距离(P)差异都极显著($n=120$, $P<0.01$),脱落雄蕊的柱头和翼瓣之间

的距离(S)和花药和翼瓣的距离(P)差异显著($n=60, P<0.05$)(表 1)。

2.5 访花昆虫及其行为

侧穗凤仙花的主要访花昆虫为白背熊蜂(*Bombus festivus*)、贞洁熊蜂(*B. parthenius*)和灰熊蜂(*B. grahami*)和天蛾。其中灰熊蜂主要扮演盗蜜者

的角色,它们直接停在距上吸取花蜜,对传粉没有帮助。白背熊蜂和贞洁熊蜂是主要的传粉者,访花能携带大量花粉(肉眼能分辨)。白背熊蜂体形较大,主要靠头部携带花粉,而且由于体重,容易引起花冠脱落。贞洁熊蜂形体和侧穗凤仙花的上部裂片的张开程度非常吻合,大小相适(图 2)。其间还有一种

表 1 六个居群侧穗凤仙花的未落雄蕊的柱头和翼瓣之间的距离,脱落雄蕊的柱头和翼瓣之间的距离,花药和翼瓣之间的距离

Table 1 Space of stigma to lower sepal before the anther drop($U_{mean} \pm s. d.$), the space of stigma to lower sepal after the anther dropped($S_{mean} \pm s. d.$), the space of the anther to the lower sepal($P_{mean} \pm s. d.$)

	Pop. 1	Pop. 2	Pop. 3	Pop. 4	Pop. 5	Pop. 6	mean
U	5.01±0.44	5.16±0.48	4.81±0.47	5.16±0.52	5.17±0.42	5.47±0.49	5.13±0.21a
S	3.78±0.53	3.08±0.31	3.36±0.22	3.63±0.38	4.03±0.19	4.09±0.30	3.51±0.39b
P	3.13±0.29	3.02±0.24	2.83±0.29	3.12±0.24	3.18±0.28	3.58±0.31	3.15±0.24c

* 相同的字母表示两者之间差异不显著,不同的字母表示两者间有显著差异(LSR 多重比较, $P<0.05$)
* Numbers marked by different letters indicate significantly different, by same number indicate no significantly different(LSR multiple range test between different study site, $P<0.05$)

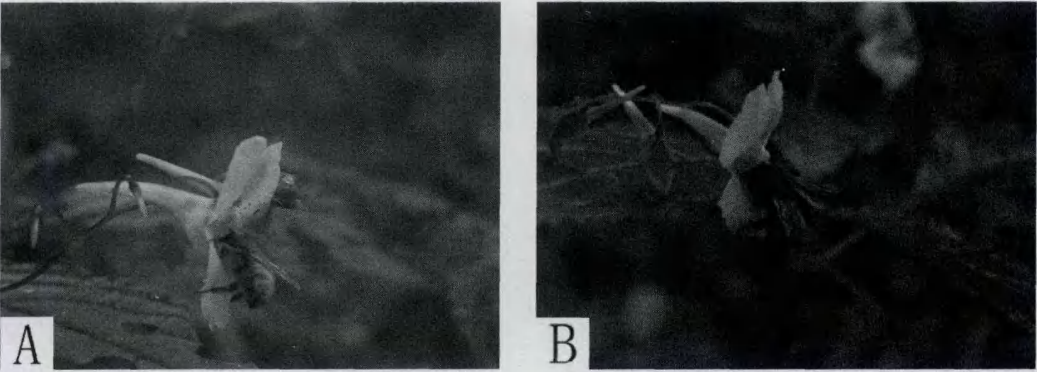


图 2 两种主要的传粉者
Fig. 2 Two main pollinators of *Impatiens lateristachys*
A. 贞洁熊蜂; B. 白背熊蜂。
A. *Bombus parthenius* Richards; B. *B. festivus* Smith.

表 2 昆虫访花滞留时间

Table 2 Length of time each pollinator visited an individual flower ($mean \pm s. d.$)

	贞节熊蜂 <i>B. parthenius</i>		白背雄蜂 <i>B. festivus</i>		天蛾 <i>Hawk moth</i>	
	Pop. A	Pop. B	Pop. A	Pop. B	Pop. A	Pop. B
清晨 Morning	7.73±8.15	7.59±6.67	2.61±1.71	3.11±1.63	1.8±0.77	0.00±0.00
中午 Noon	3.00±0.90	4.55±2.65	3.86±2.55	2.44±1.15	1.7±0.78	0.00±0.00
傍晚 Dawn	2.89±1.23	4.20±1.81	2.46±0.53	1.84±0.62s	1.79±0.53	1.98±0.83

天蛾访问,但它们携带花粉量有限。

贞洁熊蜂在两个居群的平均滞留时间在清晨最长,分别为 7.73 s($n=25, s. d.=8.15$)和 7.59 s($n=22, s. d.=6.77$),中午和傍晚较短。白背熊蜂和天蛾在清晨、中午及傍晚的平均滞留时间变化不大(表 2)。LSR 多重比较,居群之间差异并不显著,早

晨中午傍晚的差异也不显著,说明侧穗凤仙花居群之间的传粉环境相当一致。灰熊蜂的平均停留时间为 5.53 s($n=9, s. d.=2.32$),5 个观察居群中受灰熊蜂访问的花的比率分别为 64.5%、69.0%、24.6%、44.5%、12.0%。

贞洁熊蜂在居群 A、B 的每小时单花昆虫访花

频率为分别为 0.74($n=11$, s. d. = 0.1)、1.15($n=11$, s. d. = 0.11), 白背熊蜂的访花频率为 0.36($n=11$, s. d. = 0.06)、0.2($n=11$, s. d. = 0.09), 天蛾的访花频率为 0.22($n=11$, s. d. = 0.07)、0.15($n=11$, s. d. = 0.07)。T-TEST 分析, 它们的访花频率居群之间差异不显著, 它们随时间变化很大。

2.6 繁育系统

繁育系统的实验表明, 在两个居群中, 套袋(B)

和去雄套袋(E)两个居群的结果率分别为 8% 和 14%, 每个果实的种子平均数分别为 1 和 1.25, 表明侧穗凤仙花虽然在缺少传粉者的情况下可以结果, 但是不仅结果率低, 而且种子数也较少。自然对照(N)、人工异交(O)和人工自交(S)三个处理的结果率分别为 26%、42%、29%, 单果种子数分别为 3 ± 1.07 、 2.15 ± 1.21 、 2.82 ± 1.47 (表 3), 表明侧穗凤仙花虽然自交亲和, 但是正常结实需要虫媒或人

表 3 侧穗凤仙花繁育系统各个处理的结果率和每果的平均种子数

Table 3 Result from the *I. lateristachys* breeding system experiments (mean $\pm$ s. d.)

	B	S	E	O	N
坐果率 Fruit set rate (%)	8	29	14	42	26
平均种子数 Mean seed number	1.00 ± 0.00	2.82 ± 0.44	1.25 ± 0.29	2.15 ± 0.34	3.00 ± 0.38

* B 示套袋; S 示自交; E 示去雄套袋; O 示异交; N 示自然对照。

* B, bagged; S, emasculation and hand-selfing; E, emasculation and bagged; O, emasculation and hand-outcrossing; N, natural pollination.

工辅助授粉(Dafni, 1992)。

3 讨论

3.1 传粉昆虫

侧穗凤仙花的主要传粉昆虫为白背熊蜂、贞洁熊蜂和一种天蛾, 与主要分布在湖南省的匍匐凤仙花(*I. reptans*)(Tian 等, 2004)相比, 传粉昆虫缺少了蜜蜂和蝴蝶。这种差异可能是由于侧穗凤仙花分布海拔较高引起的。传粉动物在时间及空间上的分布是不均匀的, 不同气候区的传粉动物会有较大的变化。Cruden 等(1972)在墨西哥的研究表明, 随海拔高度的升高, 蜜蜂的重要程度降低。在海拔较高和积温较低的地区, 蜜蜂可能会受到温度的限制, 而熊蜂对自身温度的控制能力比蜜蜂强(Heinrich, 1972)。因此, 在高海拔地区, 大多数植物的主要传粉昆虫不是蜜蜂, 而更多的是熊蜂, 如高山植物马先蒿中也主要以熊蜂传粉(Macior, 2001)。

各种传粉者在侧穗凤仙花花上的停留时间和访花频率在居群之间差异不显著, 在清晨、中午和傍晚之间的差异也不显著, 而在同一时段同一居群内传粉者的停留时间和访花频率变化很大。这和匍匐凤仙花的结果不一致, 侧穗凤仙花上的昆虫访问频率要远远小于其它地区的凤仙花种类(侧穗凤仙花的主要传粉者贞洁熊蜂的单花访花频率为每小时 0.2~2.0 次, 而匍匐凤仙花上熊蜂的平均访花频率为 7.11~8.88 次), 而且由于侧穗凤仙花分布区域狭小, 居群间的环境差异小, 访问昆虫的随机性差异也

远远大于居群间和不同时段之间的差异, 所以侧穗凤仙花上居群之间生态因子的差异对昆虫访花时间和访花频率影响不大。在印尼, 天蛾主要在傍晚访问(Kato, 1991), 在湖南, 天蛾主要在白天访问。但是本实验中, 在早晨、中午、傍晚都有天蛾访问。天蛾在花上停留时间很短, 携带的花粉也很少, 可能会对交换花粉有一些作用。在观察过程中, 盗蜜者是比较少的, 但在实际的调查中发现居群中受它们访问的花的概率很大。而且凤仙花也没有相应的防御机制, 这可能是因为防御的投入会给传粉者带来比盗蜜者更大的影响(Irwin & Alder, 2006)。

3.2 性分配比

侧穗凤仙花的单花平均寿命在居群之间变化很大, 两种群的平均寿命分别是 *I. textori*, *I. reptans*, *I. platypetala*, *I. korthalsii*, *I. talangensis* 和 *I. eubotrya* 各种平均寿命的极小和极大值(Kato, 1988; Kato 等, 1991)。对 *Impatiens hypophylla* 的研究表明, 凤仙花的授粉程度、传粉者访花频率和凤仙花的寿命之间存在关系(Sato, 2002)。侧穗凤仙花可能是由于两居群不同实验的时间, 传粉者环境、花序结果状况的变化, 导致单花寿命的变化。但是性分配比(雌蕊期/雄蕊期)相当一致, 为 0.12 和 0.17, 比匍匐凤仙花要低很多。侧穗凤仙花的花粉胚珠比非常高, 达到 4.6 万, 而且从花粉的活性来看, 雄蕊初期的活性花粉比率很高, 说明这种高雄性投入是真实的。在鹅掌楸的研究中表明, 非常高的雄性投入可能是对传粉效率低下环境的一种适应(黄双全等, 2000)。峨眉山在凤仙花开花季节雨天

很多,气候恶劣多变,传粉者访问频率低可能是导致了侧穗凤仙花雄性投入加大的原因之一。

3.3 繁育系统

相对于其它进行了繁育系统研究的凤仙花,侧穗凤仙花结果率很低(侧穗凤仙花自然居群中结果率为26%,匍匐凤仙花为90%)。这可能与其所处的高山岛屿状生境缺乏相关传粉者和访花频率低有关。通常在岛屿生境中的传粉者种类较少,而且多为广食性泛化种(Carlquist, 1974; Linhart, 1980; Barrett, 1996),果实的结果率会受到传粉者的访花频率限制(Baker, 1955; Barrett, 1996)。在峨眉山,侧穗凤仙花的昆虫访花频率很低,而且人工授粉(同株异花、异株异花授粉)可以增加结果率,这些结果说明了侧穗凤仙花结果依赖于传粉者的访问,受到传粉者限制。侧穗凤仙花在去雄套袋的处理中也有结果,可能是由于操作失误引起,因为套袋自交的结果率比去雄套袋还低。但是在匍匐凤仙花的研究中也发现类似结果(套袋自交结果率45%,去雄套袋结果率50%),所以凤仙花中可能存在无融合生殖,甚至去雄促进了无融合生殖。

3.4 传粉机制及其与花器官的进化关系

侧穗凤仙花雌雄蕊在时间和空间上的隔离限制了其自交。与很多凤仙花相同的是,侧穗凤仙花的柱头只有在雄蕊脱落以后才完全暴露出来,并且柱头有明显的下垂现象。在侧穗凤仙花中雄蕊未脱落时其柱头和翼瓣之间的平均距离为5.13 mm,而柱头脱落后为3.51 mm,柱头有明显的下垂现象,而花药和翼瓣之间的平均距离为3.15 mm。这种花器官运动保证传粉者访问雄蕊未落的花时,由于空间狭窄而沾满活性花粉;而当访问雄蕊脱落的花时,由于雌蕊下垂,柱头与翼瓣之间距离很小,柱头就易于接触传粉者。这种类似的花部运动在很多科属中都有报道,但作用不同。如山姜科植物中有花柱卷曲性运动有避免雌雄干扰的作用(Li 等, 2001; Wang 等, 2005),而在紫葳科、玄参科等植物中(Yang, 2004),柱头运动可以增加花粉的输出(Fetscher, 2002)。

侧穗凤仙花同时拥有雄性先熟(雌雄异熟)、柱头缩入式雌雄异位和花部运动。早期人们认为避免自交是导致植物时空分离的主要选择力量(Barrett, 2002),但是现在认为,在很多时候避免花粉输出(雄性功能)与花粉接受(雌性功能)之间的干扰和提高花粉传递精确性的雌雄干扰是主要的进化动力

(Schlessman, 1986; Bertin, 1993; Mallick, 2001; Vemar, 2004; Ren & Zhang, 2004; Ruan & Jiang, 2006)。然而,目前有关性别干扰的数据还有限,区别避免自交和避免雌雄干扰也非常困难(Bai & Zhang, 2005)。在自然界中,雌雄异位主要为柱头探出式,这种形式的雌雄器官分离既可以降低雌性功能(花粉接受)和雄性功能(花粉散发)的相互干扰,又可以避免自交(Barrett, 2000)。而柱头缩入式的异位多出现在比较特化的合瓣花中,由于这种异位方式很容易发生自交(Webb, 1986)而降低了雌性适合度。但是在凤仙花中却不存在这种问题,由于特化的花丝将柱头紧紧包住,使花粉无法落在柱头上,可能起着和自交不亲和一样的功能。虽然柱头缩入式异位一直被某些人认为不能很好避免自交的原始性状(Webb, 1986),但是侧穗凤仙花的传粉实验表明在自然状态下它们有很低的自交率。由于柱头缩入式异位被认为是无利于降低自交水平的,其主要选择压力被确定为避免雌雄干扰(Zhang, 2004),所以侧穗凤仙花雌雄异位的主要选择力量可能也是避免雌雄干扰。侧穗凤仙花由于生长环境恶劣,雌雄比例分配以雄性为主,花主要服务于雄性功能,这种利益可能使得柱头缩入可能的雌雄异位方式被选择。

大部分花部运动是增加雌雄异位的程度,避免雌雄干扰和自交(Fetscher 等, 2001),但在侧穗凤仙花中,柱头降低是发生在雄蕊脱落后,侧穗凤仙花降低柱头是使其更容易接触到传粉昆虫,增加授粉机会,增强雌蕊功能。侧穗凤仙花首先通过雄蕊先熟,散布花粉(雌蕊功能此时接近零)。雄蕊脱落后再通过柱头运动,增强雌蕊功能完成异交。在整个过程中,既避免了自交及雌雄干扰发生,也增加了授粉机会。

致谢 姚健教授帮助鉴定昆虫,颜海飞、张小兰、宁淑萍等阅读论文初稿并提出宝贵建议,在此一并致谢!

参考文献:

- 陈艺林. 1994. 中国植物志[M]. 北京:科学出版社, 47(2)
Bai WN(白伟宁), Zhang DY(张大勇). 2005. Sexual interference in cosexual plants and its evolutionary implications(雌雄同体植物的性别干扰及其进化意义)[J]. *Acta Phytocool Sin*(植物生态学报), 29(4): 672-679
Barker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal[J]. *Evolution*, 9: 347-349
Barrett SCH. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants[J]. *Phil Trans Royal Soc London Series B-Biol*

- Sci, **351**:725—733
- Barrett SCH. 2002. Sexual interference of the floral kind[J]. *Hereditas*, **88**:154—159
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering Plants[J]. *Ann Bot*, **85**(Suppl.):235—265
- Bertin RI, Newman CM. 1993. Dichogamy in angiosperms[J]. *Bot Rev*, **59**:112—152
- Caris PL, Geuten KP, Janssens SB, et al. 2006. Floral development in three species of *Impatiens* (Balsaminaceae)[J]. *Am J Bot*, **93**:1—14
- Carlquist S. 1974. Island Biology [M]. New York: Columbia University Press:600
- Cruden RW. 1972. Pollinators in high elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees[J]. *Science*, **176**:1 439—1 440
- Dafini A. 1992. Pollination Ecology, the Practical Approach[M]. Oxford: Oxford University Press
- Eriksson O, Bremer B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperms families[J]. *Evolution*, **46**:258—266
- Fetscher AE, Rupert SM, Kohn JR. 2002. Hummingbird foraging position is altered by the touch-sensitive stigma of bush monkey flower[J]. *Oecologia*, **133**:551—558
- Galen C. 1996. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*[J]. *Evolution*, **50**(1):120—125
- Grey-Wilson C. 1980. *Impatiens* of Africa [M]. Rotterdam: Balkema
- Heinrich B. 1972. Energetics of temperature regulation and foraging in a bumblebee, *Bombus terricola* K[J]. *J Compar Physiol*, **77**(1):49—64
- Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好). 2000. Pollination environment and sex allocation in *Liriodendron chinense*(鹅掌楸的传粉环境与性配置)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **20**(1):49—52
- Irwin RE, Adler LS. 2006. Correlations among traits associated with herbivore resistance and pollination: implications for pollination and nectar robbing in a distylous plant[J]. *Am J Bot*, **93**:64—72
- Kato M. 1988. Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency[J]. *Oecologia*, **76**:364—370
- Kato M, Itino I, Hotta M, et al. 1989. Flower visitors of 32 plant species in West Sumatra [C]. Occasional Papers of the Kagoshima University Research Center for the South Pacific, **16**:15—31
- Kato M, Itino T, Hotta M, et al. 1991. Pollination of four Sumatran *Impatiens* species by hawk moths and bees [J]. *Tropics*, **1**:59—73
- Koopman MM, Ayers TJ. 2005. Nectar spur evolution in the *Mexican lobelias* (Campanulaceae: Lobelioideae)[J]. *Am J Bot*, **92**:558—562
- Li QJ(李庆军), Xu ZF(许再富), Xia YM(夏永梅). 2001. Study on the flexistly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae)(山姜属植物花柱卷曲性传粉机制的研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **43**(4):364—369
- Linhart YB, Feinsinger P. 1980. Plant-hummingbird interaction: effect of island size and degree of specialization on pollination [J]. *J Ecol*, **68**:745—760
- Lloyd DG, Schoen DJ. 1992. Self- and cross-fertilization in plants [J]. *Inter J Pl Sci*, **153**:358—369
- Lu YQ. 2000. Effects of density on mixed mating systems and reproduction in natural populations of *Impatiens capensis*[J]. *Inter J Pl Sci*, **161**:671—681
- Lu YQ. 2002. Why is cleistogamy a selected reproductive strategy in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)[J]. *Biol J Linn Soc*, **75**:543—553
- Macior LW, Tang Y, Zhang JC. 2001. Reproductive biology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sichuan Himalaya[J]. *Pl Spec Biol*, **16**:83—89
- Mallick SA. 2001. Facultative dichogamy and reproductive assurance in partially protandrous plants[J]. *Oikos*, **95**:533—536
- Memmott J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web [J]. *Ecol Lett*, **2**:276
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. The natural history of pollination [M]. London: Harper Collins Publisher:141
- Ruan CJ(阮成江), Jiang GB(姜国斌). 2006. Adaptive significance of herkogamy and floral behaviour(雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展)[J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **30**(2):210—220
- Rust RW. 1979. Pollination of *Impatiens capensis*: pollinators and nectar robbers[J]. *J Kansas Ent Soc*, **52**:297—308
- Sato H. 2002. The role of autonomous self-pollination in floral longevity in varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae) [J]. *Am J Bot*, **89**:263—269
- Schlessman MA. 1986. Floral protogyny, self-compatibility and the pollination of *Ourisia macrocarpa* (Scrophulariaceae) [J]. *New Zeal J Bot*, **24**:651—656
- Tian JP, Liu KM, Hu GW. 2004. Pollination ecology and pollination system of *Impatiens reptans* (Balsaminaceae) endemic to China[J]. *Ann Bot*, **93**:167—175
- Twasuda M, Yahara T. 1994. Reproductive ecology of a cleistogamous annual, *Impatiens noli-tangere* occurring under different environmental condition[J]. *Ecol Res*, **9**:67—75
- Verma S, Magotra R, Koul AK. 2004. Stylar movement avoid self-pollination and promotes cross-pollination in *Eremurus malaisicus* [J]. *Curr Sci*, **87**:872—873
- Wang YQ(王英强), Zhang DX(张奠湘), Chen ZY(陈忠毅). 2005. Pollination biology of *Alpinia hainanensis* (Zingiberaceae)(草豆蔻传粉生物学的研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **43**(1):37—49
- Waser NM, Chittka L, Price MV, et al. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters[J]. *Ecology*, **77**:1 043—1 060
- Webb CJ, Lloyd DG. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms [J]. *New Zeal J Bot*, **24**:163—178
- Yang SX, Yang CF, Zhang T, et al. 2004. A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae)[J]. *Acta Bot Sin*, **46**(9):1 071—1 074
- Yuan YM, Song Y, Geuten K, et al. 2004. Phylogeny and biogeography of Balsaminaceae inferred from ITS sequences[J]. *Taxon*, **53**:391—403
- Zhang DY(张大勇). 2004. Plant life history evolution and reproductive ecology(植物生活史进化与繁殖生态)[J]. *Beijing: Science press*