

鹅掌楸的传粉环境与性配置

黄双全, 郭友好

(武汉大学生命科学院, 武汉 430072)

摘要:近年来研究表明, 动物传粉者对植物花部诱物特征(花冠形状大小、花蜜产量和花序大小)有潜在的选择作用。不同效率的传粉者可能导致植物性配置的变化。不同传粉效率的环境下, 两性花植物鹅掌楸的花粉和胚珠的配置不同。居群 Z 在主要访花者是传粉效率较低的蝇类的传粉环境下, 花粉粒小, 花粉数量相对较高; 另一方面胚珠投资的减少, 缓解了低效的传粉(增大授粉的几率), 增加了受精的机会。相对而言, 具高效访花者的两个居群, 资源较大程度地配置到雌性功能上, 发育较多的胚珠; 同时增大花粉粒的大小及变异, 从而提高了生殖适合度。传粉者对花粉和胚珠配置的潜在影响, 可能为研究两性花的进化打开一条新路。

关键词: 鹅掌楸; 传粉者; 传粉效率; 性配置

Pollination environment and sex allocation in *Liriodendron chinense*

HUANG Shuang-Quan, GUO You-Hao (College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

Abstract: Recent studies have demonstrated that animal pollinators have considerable potential to effect most floral traits. Here, we report different pollination effectiveness caused by various insect visitors in a hermaphrodite plant, *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg., can lead to changes in sex allocation measured by pollen and ovules production. In population G bees are the most abundant visitors, but flies in population H and Z. Pollen transfer by bees was much more effective than by flies. In population Z and B under the environment of lower pollen loads, plants increased pollen production, but as a result decreased pollen grains size. In the other hand, reduced the investments of ovules may expect to improve the chance of fertilization of each ovule. Since the plants in those populations had effective pollinators, resource investments largely shifted to maternal functions. Plants achieved higher reproductive success by developing more ovules, bigger pollen with larger variations. The effect of pollinators on the plant sex allocation, may be a new field to study the evolution of hermaphroditic plants.

Key words: *Liriodendron chinense*; pollinators; pollination efficiency; reproductive success; sex allocation.

文章编号: 1000-0933(2000)01-0049-04 中图分类号: S792.21 文献标识码: A

植物与其传粉者的相互作用被认为是被子植物花部进化的重要推动力。在两性花植物中, 自然选择偏向于对传粉者更具吸引力的花部变异, 这些变异对植物作为母本(产生种子)和父本(实现受精)的功能发挥作用^[1]。进入 70 年代以来, 对两性花植物父母本对后代相对贡献研究的进展, 使花部变异和性表达的进化含义得到了重新评价^[2~3]。植物的性分离曾长期被认为是远交优势选择的结果, 而今受到性配置(sex allocation)及其选择动力研究的挑战^[4]。尽管在实践过程中, 测定性配置与雄性生殖适合度是困难的, 但区分不同的生态条件下, 植物性配置的定量模式已取得一系列成果^[5]。生殖力通常被认为受花粉限制(授粉不足)或资源限制(生殖力受供给母本资源的限制)。最近的结果表明花粉或资源限制这种严格的二歧分支是极少发生的^[6]。那么花提供多大的花粉量才能实现最适的生殖成功? 大多理论基于雄性、雌性和传粉者诱物三者之间资源投资存在着交替(trade-off)机制。但由于环境的不确定性导致植物性配置与花粉传递之间

关系的复杂化,很少有实验支持^[7]。至今仍缺乏对花进化程度较低、无忠实传粉者一类植物的研究。本文在对木兰科植物鹅掌楸(*Liriodendron chinense*(Hemsl.) Sarg.) 3个居群的传粉生物学观察的基础上,探索传粉与植物性配置之间的关系。

1 材料和方法

1994~1996年,取材和观测点位于贵州省松桃县(居群G),湖南省龙山县(居群H),浙江省龙王山自然保护区(居群Z)。单花花粉量、胚珠数和种子产量等的统计见文献^[8]。将要开放花挂牌标记,观察记录只受到某一昆虫访问后,立即摘花用FAA固定带回。在解剖镜下每朵花统计约20个柱头上的花粉粒数,每种昆虫至少重复3朵。以某一昆虫1次访花给柱头带来的平均花粉量来比较昆虫的传粉效率。每年每居群随机选取8~10朵自然传粉的花,统计10~20个柱头上的花粉量;有花粉的柱头除以统计柱头总数即得柱头授粉率,并计算柱头上的平均花粉量。所选居群及有关传粉生物学观察详见文献^[9]。

2 结果与分析

2.1 居群间蜜汁、花粉和胚珠的配置

鹅掌楸花为传粉者提供的食物报酬包括花粉和蜜汁。从3a的观察结果来看,花在开放后花药未裂时,就有较多昆虫访花且访花频率较高。显然这些访花者以花蜜为取食对象的。树上即将开放花套袋后,每隔6~8h,用微量注射器抽提蜜汁滴。平均一朵花分泌的蜜汁体积,3个居群非常接近,约300 μ l。花粉和胚珠的配置在居群间存在差异。同一年度,花粉量较大的居群其花粉大小相应较小(如居群Z)。在居群间花粉量多少与花粉大小成相反趋势,这与在其它物种观察到的结果一致^[10]。在雌性结构的配置上(一心皮含两枚胚珠),以居群G胚珠的平均数目最高,居群H次之,居群Z最小。在居群水平上,将花粉量、胚珠数、花粉平均大小与结实率进行相关分析(见表1),前两者与结实率的关系不显著,仅花粉大小对结实率的影响显著($R=0.76, p<0.05$)。但是,花粉量与胚珠数目之比(P/O)对结实率的影响显著($R=-0.74, p<0.05$)。上述结果表明生殖力不受花粉或胚珠单一因素的影响,而受花粉与胚珠之间配置的影响。

2.2 主要访花者的传粉效率

野外捕捉到的访鹅掌楸花昆虫共39种,包括蜂类、蝇类和甲虫类。在3个居群中不同种类的昆虫访花频率存在着差异且传粉效率相差悬殊。甲虫在花间移动较少,活动频繁的是蜂类和蝇类。其中居群G以蜂类为主;居群H和居群Z以蝇类为主,蜂类为偶尔的访问者。1994~1996年3个居群每15min昆虫的平均访问次数,蜂类分别是G为0.81,H为0.06,Z为0.14;蝇类分别是G为0.13,H为1.64,Z为1.04。居群H、Z的最频繁访问者分别为寡脉蝇(*Asteiidae*)的一种小蚊蝇,丽蝇科厕蝇属(*Calliphoridae: Fannia*)的一种。两者的传粉效率较低,寡脉蝇1次访问平均给每个柱头带来 0.27 ± 0.24 粒花粉,厕蝇1次访问平均给每柱头带来 0.62 ± 0.58 粒花粉。居群H和居群G共有的较稀少的访问者中华蜜蜂(*Apidae: Apis*)的传粉效率却很高,1次访问给每柱头带来 25.0 ± 20.7 粒花粉,居群Z缺乏这一高效的传粉者。虫体扫描电镜的观察结果也表明蜂类携带的鹅掌楸花粉量比蝇类大。

2.3 传粉与生殖力

直接统计鹅掌楸柱头上的花粉量,大部分柱头都接收到了花粉,但居群间仍有10%~30%的未授粉柱头(见表1)。居群间3a比较,居群G的传粉效率最高、居群H次之,居群Z最低(居群B的传粉效率也很低)。居群Z花粉产量相对较高,授粉率却低,居群间访花者的不同造成了传粉效率的差异。将授粉率、落置柱头上的平均花粉量与结实率作相关分析,二者对结实率的影响显著(相关系数分别为 $R=0.77, 0.69, p<0.05$)。表明提高传粉效率提高了生殖力。但授粉率比结实率高6~8倍,对生殖力的最终限制可能是母本的资源^[11]。

3 讨论

近年来的研究表明,传粉者能选择与繁殖成功有关的花部特征,如花冠大小/形状、花色、花蜜产量和花序大小^[12]等。Grant^[13]考察了由不同传粉者所隔离的两种之间杂交对传粉系统的影响,和传粉者对杂交结果的影响。物种A和B杂交, F_1 代有中间类型的花部特征;物种A和B的传粉者对杂交群体行使选择压力。如果在杂交群体中A的正常传粉者比B的更丰富、更有活力和有效,选择将趋向转变到A的花部特征

和传粉系统。在相反的条件下, B 的传粉者为优势, 将导致相对的结果, 即转变到 B 的花部特征和传粉系统。如果两种类型的传粉者在访问频率和传粉效率上差不多, 它们联合的选择压将产生适合两种传粉者的具中间类型的花部特征的后代。Grant 的预测在美国西北部的 3 个属中得到证实^[13]。最近, Galen 通过传粉者选择实验研究了花的进化速率, 传粉者种类和丰富度对 *Polemonium viscosum* 居群花冠开口的宽度有快速影响, 仅一代熊蜂传粉的选择可使子代的花冠开口宽度提高 9%, 结果表明植物居群能迅速适应传粉者的突然变化^[14]。传粉者框定了花的进化的观点, 近来也得到了分子生物学的支持。Bradshaw Jr 等对分布区重叠的 *Mimulus lewisii* (熊蜂传粉) 和 *M. cardinalis* (蜂鸟传粉) 与繁殖隔离有关的花部特征进行基因作图, 结果表明实现熊蜂到蜂鸟传粉的进化只需要基因的极小变化^[15]。

表 1 鹅掌楸居群间的性配置、传粉效率和结实率

Table 1 Allocations of pollen and ovules, pollen receipt and seed set in populations of *Liriodendron chinense*

居群 (年份)	单花花粉量(千粒) Thousands pollen grains per flower	花粉大小 (μm^2) Pollen size	胚珠数 No. of ovules	授粉率(%) Stigmas pollinated	每柱头上平均花粉 粒数(样本数) Mean pollen grains per stigma	翅果数 No. of samaras	饱满种子数 No. of full seed	结实率 (%) Seed set
G1994	1393.7 \pm 451.6	(52.0 \pm 9.8) \times (45.1 \pm 1.5)	364.0 \pm 55.0	88.0	42.6 \pm 15.1(N=132)	4914	931	18.9
H1994	1182 \pm 187.9	(56.0 \pm 2.7) \times (46.1 \pm 1.7)	297.2 \pm 51.4	91.3	28.7 \pm 12.0(N=111)	1040	118	11.4
G1995	456.4 \pm 462.3	(57.7 \pm 6.1) \times (50.0 \pm 6.5)	362.2 \pm 42.6	88.9	22.1 \pm 16.0(N=89)	2898	512	17.7
H1995	730.4 \pm 274.7	(52.0 \pm 3.6) \times (47.2 \pm 3.1)	249.0 \pm 57.6	88.3	19.2 \pm 14.5(N=191)	3163	625	17.3
Z1995	790.0 \pm 40.6	(50.2 \pm 3.7) \times (45.1 \pm 2.3)	207.4 \pm 28.4	81.1	14.2 \pm 8.4(N=123)	1871	179	9.6
G1996	1016.1 \pm 441.3	(53.9 \pm 7.2) \times (48.7 \pm 7.1)	361.2 \pm 84.0	87.8	12.8 \pm 9.4(N=99)	3612	576	15.9
H1996	1122.9 \pm 211.5	(52.4 \pm 2.1) \times (43.5 \pm 4.6)	323.2 \pm 41.6	83.3	14.7 \pm 12.3(N=146)	7918	749	9.5
Z1996	1061.6 \pm 154.0	(48.9 \pm 2.3) \times (43.5 \pm 2.6)	212.2 \pm 23.0	75.0	6.9 \pm 10.3(N=158)	3078	277	9.0
B1996	1316.6 \pm 57.7	(47.9 \pm 2.8) \times (42.0 \pm 2.6)	278.0 \pm 34.4	61.9	4.4 \pm 4.7(N=80)	3179	122	3.8

注:花粉量、花粉大小和胚珠数引自黄双全等^[8]一文

Fishbein & Venable 强调对传粉者效率的评价必须在不同时间来观察。仅对一个季节传粉者有效性, 即使是精确的测量也是潜在可疑的^[11]。广布种生长在不同的群落中而接受不同传粉者的服务, 很可能表现为传粉生态型^[16]。鹅掌楸拥有多样的传粉者, 但传粉者缺乏专一性, 且不同地点和年度传粉者的种类和访花频率及效率存在差异。从连续 3a 的野外观察看出, 居群 Z 的 P/O 在居群间居于最高, 但其授粉率和柱头上的平均花粉量却最低。传粉者不加选择地访花, 减少了花粉到达同种植物柱头的机会, 可能降低植物的适合度^[17]。为获得最佳的适合度, 植物必须在资源配置上做出适应不同的环境的调整。两性花植物性配置策略可对应于花粉胚珠比^[18]。居群 Z 在缺乏高效传粉者导致的低效传粉的环境下, 花粉粒大小偏小, 花粉数量提高; 从而使花粉库的容量得以增加。另一方面胚珠投资的减少, 可以缓解低效的传粉(增大授粉的几率)来增加受精的机会。相对而言, 具高效访花者的两个居群(花粉输出率较高)。资源较大幅度地配置到雌性功能上, 发育较多的胚珠; 同时增大花粉粒的大小及变异, 从而提高了生殖适合度。这一观察结果与其它种的报道有别, 在花粉限制生殖力的情况下, 一些种往往增加花部诱物的投资, 如花的形态、大小、颜色或较高的蜜汁, 吸引传粉者, 以此来提高花粉库中花粉的输出。在低效传粉者的环境选择压力下, 鹅掌楸以增大花粉库的容量为策略, 进行两性资源配置的调整。这一结果为发展植物性配置理论提供了有力的证据。此外, 已有的研究只注重传粉者对花提供的诱物选择, 本文从对植物生殖适合度直接相关的花粉和胚珠的配置角度入, 探讨了传粉者对植物精卵配置的潜在选择作用, 可能为两性花进化的研究开启了一条新路。

参考文献

- [1] Primack R B, Silander J A. Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature*, 1975, **255**:143~144.
- [2] Charnov E L, Smith J M, Bull J J. Why be an hermaphrodite? *Nature*, 1976, **263**:125~126.
- [3] Stanton M L, Snow A A, Handel S N. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 1986, **232**:1625~1627.
- [4] Wyatt R. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: Leslie Real ed., *Pollination Biology*. Orlando, Florida: Academic Press Inc, 1983. 51~96.
- [5] Stanton M L, Preston R E. A qualitative model for evaluating the effects of flower attractiveness on male and female fitness in plants. *Amer J Bot*, 1988, **75**: 540~544.
- [6] Campbell D R, Halama K J. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, 1993, **74**(4):1043~1051.
- [7] Burd M. Bateman's principle and reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot Rev*, 1994, **60**(1), 83~139.
- [8] 黄双全,郭友好,吴艳,等. 鹅掌楸的花部数量变异与结实率. *植物学报*, 1998, **40**(1):22~27.
- [9] 黄双全,郭友好,潘明清,等. 鹅掌楸的花部综合特征与虫媒传粉. *植物学报*, 1999, **41**(3):241~248.
- [10] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 1977, **31**:32~36.
- [11] Niesenbaum R A. Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera Benzoin* (Lauraceae). *Am J Bot*, 1992, **79**(5):494~500.
- [12] Fishbein M, Venable D L. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 1996, **77**(4):1061~1073.
- [13] Grant V. Effects of hybridization and selection on floral isolation. *Proc. of Nat. Acad. Sci.*, USA 1993, **90**:990~993.
- [14] Galen C. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 1996, **50**(1):120~125.
- [15] Bradshaw Jr H D, Wilbert S M, Otto K G, et al. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature*, 1995, **376**:762~765.
- [16] Baker H G. An outline of the history of Anthecology, or Pollination Biology. In: Leslie Real ed., *Pollination Biology*. Orlando, Florida: Academic Press, 1983. 7~30.
- [17] Campbell D R. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *Evolution*, 1985, **39**(2): 418~431.
- [18] Queller D C. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution*, 1984, **38**(5):1148~1151.