

青藏高原高山植物麻花艽的传粉生态学研究

何亚平^{1,2}, 刘建全^{1*}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物进化与适应开放实验室, 西宁 810008;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:对青藏高原东部麻花艽(*Gentiana straminea*)海北居群的传粉生态学进行了 3a 连续的观察和实验。试验表明自然去雄、人工自交和杂交处理均结实,而人工去雄套袋和自然套袋不结实。麻花艽自交亲合,但必须依赖传粉媒介才能完成授粉过程,不存在无融合生殖。野外捕捉到 14 种访花昆虫,它们分别属于 2 个纲,7 个目,8 个科。观察和分析了各种昆虫的访花行为后,认为苏氏熊蜂(*Bombus sushikini*)是麻花艽有效而稳定的传粉者。测量表明麻花艽花蜜通道的深度和苏氏熊蜂的舌长基本吻合。苏氏熊蜂的访花频率在 10:00~12:00,13:00~15:00 和 16:00~18:00 时间段没有差别,单花的访花频率为 0.005 次/(花·min)。和其它高山植物相比,青藏高原高山植物麻花艽的访花频率较高。熊蜂传粉和高频率的访花维持了麻花艽在极端寒旱的青藏高原环境下的有性生殖。此外,高频率的访花对于维持该地区高山植物的生殖保障具有重要的现实意义,但是否具有普遍性,还有待研究更多的高山代表类群。

关键词:麻花艽;传粉生态学;苏氏熊蜂;自交亲和;访花频率;熊蜂传粉

Pollination ecology of *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau

HE Ya-Ping^{1,2}, LIU Jian-Quan^{1*} (1. Qinghai-Tibet Plateau Laboratory of Biological Evolution and Adaptation, Northwest Biology Institute of Plateau, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810008, China; 2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 215~220.

Abstract: The reproductive success in flowering plants, measured as seed set, may depend on a number of factors, including pollen limitation, resource limitation, predation, and physical environment. Resource limitation is probably the most important factor in flowering plants as a whole. But in alpine species dependent on insects for pollination, pollen limitation may be more important, since pollinators generally are less reliable. In this study, we studied the pollination ecology of *Gentiana straminea*, an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau with a preference to alpine meadow for three consecutive years.

The results of manual self-pollination and outcrossing demonstrated that *G. straminea* is strongly self-compatible because we did not find significant difference in both seed number and seed sets between these two treatments. Furthermore, the breeding experiments found that autonomous self-pollination and agamospermy do not exist in this species for isolated flowers with or without emasculation produced no seed. These manual experiments indicated that *G. straminea* is pollinator-dependent for seed set. The natural seed number and seed sets monitored for three years were always high implying that there are stable and enough pollinators in the studied population in spite of the arid habitats. Visitors consist of about 14 species, belonging to two classes, seven orders and eight families. According to the visiting behaviors of these various insects, *Bombus sushikini* is

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270253);中国科学院知识创新工程方向资助项目(KSCX-SW-106);全国优秀博士论文基金资助项目
收稿日期:2002-12-27; **修订日期:**2003-04-11

作者简介:何亚平(1977~),男,陕西柞水县人,硕士生,主要从事传粉生态学研究。

*** 通讯作者** Author for corresponding, E-mail: ljqdxy@public.xn.qh.cn

致谢:感谢中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站为本研究提供实验和观察样地。承蒙中国科学院北京动物研究所姚建研究员、成新跃研究员和刘红研究员鉴定标本;本室的段元文、杨惠玲同学参加部分野外工作;中国科学院植物所罗毅波研究员对本文提过宝贵建议,谨表谢忱

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270253); Key Innovation Plan of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX-SW-106) and Special Fund of Outstanding Ph. D. Dissertation

Received date: 2002-12-27; **Accepted date:** 2003-04-11

Biography: HE Ya-Ping, Master candidate, mainly engaged in the pollination ecology.

suggested to the dependable and effective pollinators of *G. straminea*. Other insects, such as spiders, beetles, ladybugs, stink bugs, thrips, and flies, are not pollinators of this species not only because of their low visiting frequency but also because they could not fit very well with the relatively large flower and touch both anthers and stigmas. Another bumblebee species, *B. kashmirensis*, also visited *G. straminea* in the studied population, but it probed the corolla base for nectars from outside without touching anthers and stigmas. Although two other bumblebee species, *B. filchnera* and *B. woltoni*, had similar visiting behavior and pollination effects with *B. sushikini*, their visit frequencies were especially low. Only two *B. filchnera* and one *B. woltoni* were observed to visit and pollinate *G. straminea* for all monitored hours in the past three years and they should be considered as accidental pollinators. In addition, the tongue length of the effective pollinator, *B. sushikini*, agrees well with the depth of the corolla tube of *G. straminea* for foraging nectar. We did not find the difference of visiting frequency of this bumblebee during three different time intervals, 10:00~12:00, 13:00~15:00 and 16:00~18:00. Its visiting frequency for all recorded time averaged 0.005 per flower per minute, which is obviously higher than those recorded for alpine plants from other areas. Such a high frequency is important for maintaining the seed set and reproductive assurance of *G. straminea*. However, it needs a further test that whether this high visiting frequency also occurs in other alpine species in the Qinghai-Tibet Plateau.

Key words: *Gentiana straminea*; pollination ecology; bumblebees; *Bombus sushikini*; self-compatibility; visiting frequency;

文章编号:1000-0933(2004)02-0215-06 中图分类号:Q948 文献标识码:A

植物通过种子的繁殖受到一系列因素的影响,如花粉限制,资源限制,啃食和生长的生态环境;其中资源限制总体来讲最为普遍^[1]。而对于依赖传粉的高山植物来说,由于昆虫种类少,活动频率低,花粉限制更为重要^[2]。一些高山植物为避免该限制,进化出自交或便利自交的生殖策略以实现生殖保障^[2]。然而在广大高山和北极地区,也存在许多专性虫媒植物,它们仍然没有因为得不到这些生殖保障而濒危灭绝,在高山生态系统中还占有十分重要的地位,如研究过的部分虎耳草属和杜鹃属植物^[3,4]。龙胆属(*Gentiana*)植物是一类典型的高山植物,广泛分布于欧洲、北美和亚洲的高山地区,中国的西南山地是它的起源中心^[5]。已有的研究发现部分龙胆种类的花大,数目多,具有雌雄异熟和异型花(dichogamy and herkogamy)相结合的特征^[6],某些种类花开放过程还呈现出闭合现象^[6,7],这些特点使龙胆类植物成为研究高山植物传粉适应的典型代表,从而倍受研究者关注。

Spira 和 Pollak^[8]研究 3 种具有不同生活史的龙胆属植物的传粉生态学,发现这些种类自交均亲和,但多年生类群却通过雌雄异熟和异型花完全避免了自交,必须依赖昆虫才能结实。Webb 和 Littleton^[7]在室内研究了两种龙胆的繁殖生物学,同样也认为这两种龙胆属植物只有通过昆虫传粉才能结实。这一结论同样也适用于欧洲的龙胆属植物,并发现传粉者的缺乏是一些龙胆属植物濒危的主要原因^[9~12]。这些研究均发现,龙胆属是典型的由熊蜂传粉的植物。但这一现象还需要在更多的其它龙胆属种类中进行观察验证。龙胆属植物的起源地中国高山地区,没有关于龙胆属植物传粉生态学的研究报道。

麻花苳(*Gentiana straminea*, Gentianaceae)是一种分布在青藏高原及其周边地区的典型的多年生高山植物。本文以麻花苳为研究对象,通过人工控制试验和野外观察,主要解决以下问题:(1)是否和其它龙胆一样,麻花苳也自交亲和?(2)麻花苳的传粉者是否也是熊蜂传粉,是否具有专一的传粉昆虫?(3)如果该植物只依赖昆虫传粉,它又如何能在高山严酷的环境下保证其有性繁殖?

1 材料和方法

1.1 研究对象

麻花苳,龙胆科龙胆族龙胆属植物,多年生草本,具有莲座叶丛,成熟植物的花枝从莲座叶丛侧边长出;聚伞花序顶生和腋生,花和花序多数,花冠漏斗形,黄绿色,喉部有绿色斑点;绿色蜜腺 5 个,位于子房基部,开花过程中花蜜分泌流入花冠和子房基部间的间隙。麻花苳花果期 7~9 月份,盛花期为 8 月中旬左右;主要分布在山坡草地,河滩,灌丛,林缘和高山草甸。

1.2 研究时间和地点

野外观察和实验都在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站进行,时间为 2000~2002 年 7~9 月份。主要样地有两个:样地 1(综合试验场)和样地 2,两片样地隔一条河,相距有 500m,均为矮高草草甸。测定交配系统的实验和花持续期记录在样地 1 进行,昆虫行为观察在样地 2 进行。花序取样,昆虫标本采集在这两个样地以外的草甸上进行,以免干扰人工控制试验。海北高寒草甸生态系统定位研究站位于青藏高原的东北部,海拔高度为 3200m,四面被祁连山环绕,为大陆性季风气候。海北站年平均温度为-1.7℃,最高和最低温可达 27.6℃和-37.1℃。平均年降水量 426~860mm,80%集中在短的生长季里(5~9 月份)。

万方数据

1.3 繁育系统检测的人工控制实验

2000~2002 年,进行以下实验:自然去雄(emasculation left to free pollination),去雄套袋(bagged emasculation),自然套袋(bagged isolation from visitors),人工去雄杂交(manual outcrossing),人工去雄自交(manual geitonogamous pollination),并选自然居群花(flowers left to free pollination)作对照。除对照和自然去雄花外,所有的实验花朵均在花蕾期用纸袋套上;除自然套袋外,都用镊子去掉花药。实验完成后去掉纸袋。为避免蒴果开裂,在种子将要成熟时收集果实,袋装干燥保存。在室内数成熟和败育种子数,结实率由种子数/(种子数+败育种子数)得出。所有人工处理的样本数均在本文表中数据后的括号内。

1.4 访花和传粉昆虫种类和行为的观察

访花昆虫的观察和记录分别在 2001 年和 2002 年盛花期进行,并在抓捕昆虫的过程中也有大量的观察时间。在野外用捕虫网捕捉昆虫,用镊子将昆虫夹进医用青霉素小瓶里,利用瓶中的乙酸乙酯麻醉昆虫至死。除熊蜂以外,所有的标本只鉴定到科或目。在实验室利用光学显微镜和电子扫描显微镜对昆虫携带花粉种类进行鉴定。

在 2002 年盛花期对访花昆虫的行为和频率进行观察。观察采用 Arroyo 等^[13]的方法。选定一个具有 5 朵花的花序,以小时为单位在 10:00~12:00,13:00~15:00 和 16:00~18:00 记录所有来访昆虫的访花次数和行为(主要记录该昆虫在花上或花中活动时是否接触柱头)。考虑到人视觉范围和可能的干扰,熊蜂的观察和其它昆虫分开,且在 3m 外观察(太近对熊蜂有干扰);而其它昆虫则在 1m 外观察(太远看不见,共 4 个整天)。而因天气影响,熊蜂的观察在 3 个阶段的时间并不均匀,分别为 86、118 和 86h。

1.5 熊蜂舌长和花蜜通道长度测定

熊蜂舌长用游标卡尺测量,测量在抓到昆虫的当天进行。舌长包括前额长和中唇舌长,测量时用镊子拉伸中唇舌,另一位实验者用油标卡尺测量前额和中唇舌总长。麻花苣花的花蜜通道长度测量在盛花期进行。取盛开的花并剥开,用油标卡尺测量子房基部到雄蕊和花冠联合处间的距离。

1.6 统计分析

各种结实率的年际差异,苏氏熊蜂访花频率在 3 个时间段的差异及熊蜂舌长和花蜜通道间的差异用 one-way ANOVA 分析。自交和杂交种子数目和结实率 3a 间组内的差异用独立样本 T 检验进行分析。熊蜂和蝇类以外昆虫的访花频率在 3 个时间段的差异因样本量小而未作统计处理。平均值的计算用 SPSS 10.0 for windows 统计软件^[14]。

2 实验结果

2.1 繁育系统

2000~2002 年 6 种处理的成熟种子数和结实率结果如表 1 所示。自然传粉的平均种子数 156.4,结实率为 65%,并且年际差异明显。人工自交和杂交的平均种子数分别为 168.8 和 159.1,结实率均为 72%,在 3a 中种子数目和结实率的组内差异并不显著(2000 年结实率: $t=-1.626,df=79,p=0.108$;2001 年种子数和结实率: $t=0.959,df=41,p=0.056$ 和 $t=0.959,df=41,p=0.343$;2002 种子数和结实率: $t=-0.793,df=42,p=0.432$ 和 $t=0.115,df=42,p=0.909$)。这些结果表明麻花苣

表 1 野外 6 种处理的种子数和结实率
Table 1 The seed numbers and seed set ratios of 6 treatments in the field

项目 Item		年 Year			ANOVA
		2000	2001	2002	
种子数目 Seed numbers	A	—	116.4±69.7(91)	196.4±29.6(11)	14.081***
	B	—	185.9±76.0(15)	178.3±91.8(6)	0.038
	C	—	185.1±60.0(26)	152.4±51.2(16)	3.278
	D	—	167.7±53.9(17)	150.4±55.2(28)	1.068
	E	—	1.75±3.40(20)	0.00±0.00(10)	2.601
	F	—	1.14±5.24(21)	0.43±2.37(30)	0.428
结实率 Seed set ratios	A	0.58±0.26(46)	0.58±0.26(91)	0.79±0.08(11)	3.250*
	B	—	0.68±0.24(15)	0.62±0.33(6)	0.218
	C	0.78±0.18(16)	0.74±0.16(26)	0.65±0.13(16)	2.874
	D	0.84±.012(65)	0.64±0.16(17)	0.69±0.18(28)	18.20***
	E	—	0.01±0.02(20)	0.00±0.00(10)	2.674
	F	—	0.02±0.09(21)	0.002±0.01(30)	0.001

A,B,C,D,E 和 F 分别表示自然状态,自然去雄,人工自交,人工杂交,自然套袋,和去雄套袋;所有数据处理内年际差利用单因素方差分析检验,*,*** 分别表示在 0.05 和 0.001 水平的显著性;符号“—”表示没有得到该数据 A, B, C, D, E, and F respectively indicate the free pollination, emasculation left to free pollination, artificially selfing pollination and outcrossing, bagged isolation, and bagged emasculatoin; All these datum within treatments between years are analyzed with one-way ANOVA, and * indicates significance at 0.05 level, and *** at 0.001 level; The signal “—”means that did not get the data

自交亲和,且人工自交和杂交结实能力相同。人工自然套袋和人工去雄套袋处理的种子数目为 0.88 和 0.79,结实率为 0.5%和 1.1%,和自然状态的平均结实种子数和结实率相比仅占 0.6%和 0.5%,及 0.8%和 2%,可忽略不计。因此,自花授粉 (autonomous self-pollination) 和 无融合生殖在麻花苳中均不存在。自然去雄的结实种子数和结实率均较高,且所有样本都是 100%的结实,这一结果表明麻花苳存在传粉媒介,而且传粉稳定。人工处理所得种子数和结实率除人工杂交结实率外均没有年际差异。所有结果均表明麻花苳自交亲和,但传粉媒介对有性生殖的实现是必须的。

2.2 昆虫种类及其访花行为

麻花苳花大,含有丰富的花粉和花蜜,具有不同类型不同目的的访花者,通过观察,记录到 15 种访花者:蜂类(5 种),蝇类(2 种),蚂蚁(2 种),蓟马(1 种),蝶类(1 种),甲虫(1 种),蜡(1 种),蝶虫(1 种)和蜘蛛(1 种)。它们分别属于 2 个纲,7 个目,8 个科。蓟马是在花中生活的主要昆虫,每朵花中均有蓟马,花是蓟马完成生活史的好场所,它的幼虫也很容易在花中发现。蓟马主要在花冠基部活动,取食花蜜是蓟马活动的主要目的。蓟马主要通过花冠内壁进入雄性阶段的花,因而携带花粉的可能性小。观察到部分蓟马往柱头上爬,但都只停留在柱头突起下方,其活动目的不清楚。蚂蚁是另一类爬行访花者,其速度较蓟马快,通过爬行进入花中。蚂蚁的访花目的是为了取食花蜜。蝇类和蝶类只在花冠上停留,可能是进行日光浴(sun-basking)^[15]。甲虫和蜘蛛只是从花冠上爬过,目的不清楚。

蜂类是麻花苳的主要飞行访花者。家养蜜蜂访花的主要目的是取花粉,蜜蜂对花粉的识别能力很高,观察到的所有蜜蜂都只访问雄性阶段的花,而且是花粉丰富的花。2002 年在观察地点并没有看到家养蜜蜂,可能是因为养蜂地点与观察地点较远所致。有两种熊蜂访问麻花苳的花。克氏米尔熊蜂(*Bombus kashmirensis* Friese)先在花冠口绕一下,然后转到花冠外侧基部,用上下颌在有或无萼片包被处扎眼,然后把舌伸进去取食花蜜,有时在花冠口绕一下,就飞向另一朵花。没有观察到该访花行为接触雌雄阶段花中央的雄蕊和柱头。克氏米尔熊蜂比较敏捷,飞行速度快。在花序内,较近的花序和植株间均是采用爬行的连续访花形式。克氏米尔熊蜂访花的主要目的是取食花蜜。另一种熊蜂为苏氏熊蜂(*B. sushkini* Skorikov),该熊蜂访花的目的主要是同时取食花粉和花蜜。苏氏熊蜂的选择性很高,跳跃式访花,先在空中盘旋,然后落在花序上连续访问,连续访问就近的几个花序后又跳到较远的另一花序上重新开始这个过程。有时才落到花序上又迅速离开,去找另外的花序。在花序内的移动是爬行,同一植株间也经常爬行,甚至在较近的植株间也爬行过去,在植株和花序间也同时采取飞行方式。取花蜜则时间用的比较久,它先钻进花内,在把口器从雄蕊间伸进去取食花蜜,取完后在花中转动身体,又从另一个间隙取食,有时不转动身体,取完一次立即爬出来取食另一朵花。苏氏熊蜂取食花蜜的同时,胸腹部均要接触雌性阶段花中央的柱头或者雄蕊,尤其是爬进去,花中转动身体和退出来时的胸腹部和雄蕊及柱头的接触面增大。在花的雄性阶段取食花蜜经常使苏氏熊蜂浑身粘满花粉,也可看见熊蜂在草地上或花上清洗身体。在观察的 24h,共观察到 108 次访问(除熊蜂以外的所有昆虫),其中只有 1 次蚂蚁的访问接触过柱头。除苏氏熊蜂以外,还抓到另外两种熊蜂:*B. woltoni* 和 *B. filchnera*(中文名字未知)。这两种熊蜂的访花行为和苏氏熊蜂类似,所以它们的花间访问会导致花粉传递。2000~2002 年,共捕到熊蜂 50 只,其中苏氏熊蜂为 47 只(2000、2001 和 2002 年分别为 15 只、20 只和 12 只),占 94%。而 *B. filchnera* 在 2000 年和 2002 年出现过,每年都只抓到 1 只,占 4%。*B. woltoni* 也只在 2001 年抓到 1 只,只占 2%。由此可见,苏氏熊蜂访问麻花苳比较稳定,而其余两个种对麻花苳的访问则只是偶然行为。

2.3 主要访花昆虫的访花频率

各类访花昆虫在上午和下午的访花频率如图 1 所示。苏氏熊蜂在 3 个时间段的访花频率分别为 0.21、0.36 和 0.32 (每花/h),它们之间并没有显著差别($df=2, F=1.00, P=0.37$)。从图上可以看出蚂蚁的访花频率差别很大,而蝇类却相反,在一天内具有相似的访花频率。在所观察的 290h 内,传粉昆虫苏氏熊蜂的平均访花频率为 0.30(每花/h)或 0.005(每花/min)。蝇类、蚂蚁和其它访花者在所观察的 24h 内的平均访花频率也和苏氏熊蜂的相似。

2.4 熊蜂舌长和花蜜通道长度

苏氏熊蜂的舌长测量结果为 7~23mm,平均为 $13.72 \pm 3.30\text{mm}$ ($N=25$),因访麻花苳的苏氏熊蜂包括蜂王和工蜂,它们身体差别很大,因此舌长变异也较大。麻花苳花的花蜜通道的长度为 11~17mm,平均值为 $13.51 \pm 1.22\text{mm}$ ($N=35$)。统计分析表明,二者无显著差别($F=0.115, df=1, P=0.736$)。

3 讨论

自交亲和与否是植物对传粉后配子体选择的一种生理适应机制,它直接决定着后代基因的来源和性质。和其它龙胆植物一样^[7,8],麻花苳也自交亲和。而且 3a 的人工控制实验表明,自交和杂交的种子数和结实率几乎相同。所以胚珠对不同来源花粉的接受能力几乎是相同的。近交衰退对植物适合度的影响表现在生活史的不同阶段^[16,17],在麻花苳中,近交衰退在结实阶段的影响很小。这表明只要存在同株花粉传递,自花受精的发生是肯定的。由于麻花苳每一植株同时存在 5~8 朵雄性和雌性阶段的花,而麻花苳为歧聚伞花序,开花顺序无一定规则;同时主要的传粉昆虫苏氏熊蜂在株内访花具有一定的连续性,从而不可避免的造成同株异花受精。然而,自然套袋的结实率几乎为零,这表明麻花苳的单花必须依赖传粉昆虫才能结实。从花特征

上看,麻花苣结实的这种媒介依赖性和花开放过程中具有明显的雌雄异熟和异型花有关。麻花苣雌雄异熟和异型花相结合的花特征在时间和空间上分离了花粉输出和输入的界面^[18],不但基本排除了自花受精和便利自交(autonomous and facilitated self-pollination)发生的可能性,还有效地避免了两性冲突^[18]。由于恶劣的环境条件,无融合生殖或单花自花受精在许多高山植物中得以进化^[2,4]。但是,麻花苣和部分高山龙胆植物,如 *G. pneumonanthe*^[12]相同,在观察种群内并不存在克隆繁殖,而另外一些高山植物,如却有明显依赖根状茎的繁殖对策^[6]。因此,有性生殖成为麻花苣这类高山龙胆植物维持种群大小和扩展分布区的唯一途径。

麻花苣的访花昆虫种类较多,但能起传粉作用的只有苏氏熊蜂。家养蜜蜂和克氏米尔熊蜂都不会为麻花苣传粉,它们的访花分别属于花粉偷食行为(pollen thievery)和花蜜抢食行为(nectar robbery)^[19]。从访花行为来看,蚂蚁可能也只是取食花蜜,尽管有关蚂蚁传粉的报道很多^[20]。甲虫,蜘蛛,苍蝇和蝴蝶的行为无传粉的迹象。3种熊蜂 *B. woltoni*, *B. filchnera* 和苏氏熊蜂的访花行为和身上携带的花粉检查均表明它们能为麻花苣传粉;它们在进入和退出或转动的过程中胸腹部都能充分接触聚集的花药(雄性阶段)和伸长的柱头(雌性阶段),在此过程中,带动了花粉的转移和存留(removal and deposition)。但是, *B. woltoni* 和 *B. filchnera* 的访问频率十分低,在 3a 的观察中仅分别发现 2 只和 1 只,因此,它们的传粉效果可以忽略不计。在研究的种群中,有效和可靠的传粉昆虫只有苏氏熊蜂 1 种。在海北站 3a 的观察中,都发现了苏氏熊蜂访问麻花苣,尽管它还访问同期、早期和晚期开花的其它物种,如轮叶马先蒿(*Pedicularis verticillata*)、露蕊乌头(*Aconitum gymrandrum*)等。所以苏氏熊蜂是麻花苣唯一一个稳定的传粉者,但它们之间并不具有专一性。苏氏熊蜂访问麻花苣并且舌长和花蜜通道的长度相似。这种协同适应可能是长期经历自然选择的结果。龙胆植物中有许多种类都是熊蜂传粉,如龙胆属植物 *Gentiana prostrata*, *G. tenella*, and *G. newberryi*^[8], and *G. algida*^[6],及黑边假龙胆属植物 *Gentianella uliginosa*^[9]。由于拥有大而直立的花,龙胆植物被认为是典型的熊蜂传粉植物^[21],这一推测也在麻花苣中得到证明。熊蜂具有许多适应于高山环境的特点,如热调节能力强^[22],逆境中飞行能力强^[23],花粉传递效率高^[24,25]等,这些特点使得熊蜂成为高寒地区的主要传粉昆虫^[2,25]。龙胆属植物分布于高山环境,对高寒环境有极强的适应能力,这一适应性和熊蜂依赖的传粉机制密切相关。另一种龙胆植物 *Gentiana newberryi* 也是由熊蜂传粉,但它和麻花苣不同,是由有效传粉的多种熊蜂共同完成该植物的传粉^[8]。像麻花苣中发现的单一有效传粉者,在环境条件稳定性差时存在极大的风险^[26]。麻花苣多年生的生活史特征可能对这种风险有一定的补偿作用。

由于受低温和其它环境因子的影响,高山植物的访花频率普遍较低^[2]。麻花苣的平均访花频率为 0.005(花/min),在 3 个时段的访花频率变化因昆虫而异,苏氏熊蜂和蝇类较稳定,而其它昆虫的却变异较大。昆虫的活动受取食时间和温度等因子的影响较大,因此蚂蚁在上午活动频繁,而下午活动能力低;甲虫等昆虫的活动则具有随机性。而蝇类和熊蜂是高山植物的主要访花昆虫^[2,25,27],它们本身对高寒环境有较高的适应能力,活动本身对环境因子的耐受性较高,访花活动在 1d 内的变异较小。南美安第斯山 134 种植物主要传粉昆虫在 3200~3600m 的访花频率为 0.0029 花/min^[13];北美高山植物 *Campanula rotundifolia* 的传粉昆虫在 3300~3500m 的访花频率为 0.0017 花/min^[25]。和这些海拔相似的高山植物的访花频率相比,麻花苣的访花频率明显偏高。这一特点可能和青藏高原的生存环境比其它高山地区的更为严酷有关,高频率的访花弥补了麻花苣依赖单一昆虫传粉和不具有克隆繁殖的生存保障,但这一较高的访花频率是否也存在于该地区的其它依赖昆虫传粉的专性虫媒植物中,是否具有普遍性,还有待选择更多的类群进行验证。

References:

[1] Anderson G J. Systematics and reproductive biology. In: Hoch and Stephenson eds. *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*, Monographs in systematic botany. Miss. Bot. Gard., St. Loun, MO, 1995. 53: 263~272.

[2] Köner C. Plant reproduction. In: Köner ed. *Alpine plant life -functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer, 1999. 259~290.

[3] Escarot, J. L., Packer E, Pornon A, et al. Stamen dimorphism in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae): development and function. *Amer. J. Bot.*, 2001, 88(1): 68~75.

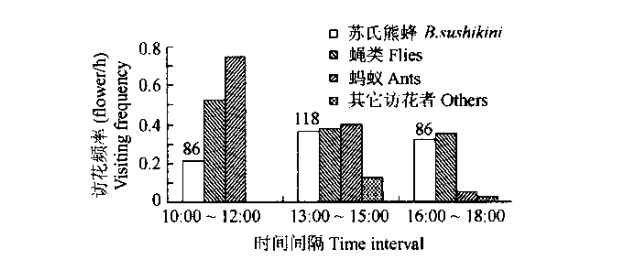


图 1 麻花苣不同类型花访问者在 3 个时段的访花频率
Fig. 1 Visiting frequency of different types of flower visitors at the different time interval

苏氏熊蜂柱状图上方的数值表示观察时间,其它的表示除苏氏熊蜂、蝇类、蚂蚁和蓟马以外的访问者,如蜘蛛,甲虫,瓢虫,和蝽 The values on the columns of *B. sushikini* indicate the recording hours, and others mean visitors except *B. sushikini*, flies, ants, and thrips, such as spiders, beetles, ladybugs, and stink bugs

[4] Brochmann C, Håpnes A. Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (Saxifragaceae), with emphasis on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2001, **137**(1): 31~49.

[5] Ho T N and Liu S W. *A worldwide monograph of Gentiana*. Beijing: Science Press, 2001.

[6] Bynum M R and Smith W K. Floral movement in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae). *Amer. J. Bot.*, 2001, **88**(6): 1088~1095.

[7] Webb C J and Littleton J. Flower longevity and protandry in two species of *Gentiana* (Gentianaceae). *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 1987, **74**(1): 51~57.

[8] Spira T P and Pollak O D. Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial Gentianas (*Gentiana*: Gentianaceae) in California. *Amer. J. Bot.*, 1986,**73**(1): 39~47.

[9] Petanidou T, Ellis-Adam A C, den Nijs J C M, *et al.* Pollination ecology of *Gentianella uliginosa*, a rare annual of the Dutch coastal dunes. *Nord. J. of Bot.*, 1998, **18**(5): 537~548.

[10] Petanidou T, Ellis-Adam A C, den Nijs J C M, *et al.* Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in *Gnetiana pneumonanthe* L. (Gentianaceae). *Bot. J. Lin. Soc.*, 2001, **135**(1): 25~33.

[11] Fischer M and Matthies D. Mating structure and inbreeding depression in the rare plant *Gentianella germinica* (Gentianaceae). *Amer. J. Bot.*, 1997, **84**(12): 1685~1692.

[12] Oostermeijer G B, van Eijck M W and den Nijs J C M. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, 1994, **97**(3): 289~296.

[13] Arroyo M T K, Armesto J J and Primack R B. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile I. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Syst. Evol.*, 1985, **149**(3): 187~203.

[14] SPSS Inc. *Statistic analysis software of large data base: SPSS 8.0 for windows*. USA, 1996.

[15] Hocking B and Sharplin C D. Flower basking by arctic insects. *Nature*, 1965, **286**(2): 215.

[16] Husband B C and Schemske D W. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 1996, **50**(1): 54~70.

[17] Zhang D Y and X H Jiang. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Phytoecology Sinica*, 2001, **25**(2): 130~143.

[18] Barrett S C H. Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 2002, **88**(2): 154~159.

[19] Utelli A B and Roy B A. Causes and consequences of floral damage in *Aconitum lycoctonum* at high and low elevations in Switerland. *Oecologia*, 2001, **127**(2): 266~273.

[20] Puterbaugh M N. The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine plant species. *Oikos*, 1998, **83**(1): 36~46.

[21] Proctor M, Yeo P and Lack A. *The natural history of pollination*. London: HarperCollins, 1996.

[22] Heinrich B. Thermoregulation in bumblebees. Energetics of warm-up and free flight. *J. Comp. Physi.*, 1975, **96**(1): 155~166.

[23] Bergmann P, Molau U and Holmgren B. Micrometeorological impacts on insects activity and plant reproductive success in an alpine environment, *Swedish Lapland. Arc. Alp. Res.*, 1996, **28**(2): 196~202

[24] Fishbein M and Venable D L. Diversity and temporal changes in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 1996, **77**: 1061~1073.

[25] Bingham R A and Orthner R A. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 1998, **391**: 238.

[26] Suzuki K and Akazome Y. Flexibility of pollinator-flower relationship in *Isodon umbrosus* and *I. Effusus* (Lamiaceae) and its relation to fruit-set and seed set. *J. Plant Res.*, 2000, **113**(2): 149~155.

[27] Erhardt A. Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 1993, **111**(2): 229~240.

参考文献:

[17] 张大勇和姜新华. 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 2001, **25**(2): 130~143.