DOI: 10.5846/stxb201301180120
黄利春,金樑,李晶,张晓强,杨阳,王晓娟.蝶形花亚科植物花部适应机制与传粉系统.生态学报,2014,34(19):5360-5368.
Huang L C, Jin L, Li J, Zhang X Q, Yang Y, Wang X J.Floral morphology and its relationship with pollination systems in Papilionoideae.Acta Ecologica Sinica,2014,34(19):5360-5368.

蝶形花亚科植物花部适应机制与传粉系统

黄利春[1,2],金　樑[1],李　晶[1],张晓强[1],杨　阳[1],王晓娟[1,*]
(1. 兰州大学, 草地农业生态系统国家重点实验室,草地农业科技学院,兰州　730020;
2. 科尔沁右翼前旗农业技术推广中心,内蒙古 科尔沁右翼前旗　137713)

摘要:蝶形花亚科(Papilionoideae)植物种类丰富、繁育系统多样,与其传粉者关系密切,主要表现在花部适应与传粉系统的形成。蝶形花形态复杂,为完全花,花萼、花瓣 5 基数,花萼呈箭头状,相邻花瓣螺旋轮生,旗瓣较大位于最外边,两片翼瓣紧贴旗瓣着生并包裹两片合生的龙骨瓣,龙骨瓣内包裹着雌、雄蕊,雌蕊位于正中央,雄蕊轮生,构成二体雄蕊(多数 9+1,少数 5+5)。对蝶形花亚科植物的花部特征、传粉功能群、酬物与传粉系统构建进行了回顾,重点论述了蝶形花形态和化学组成与传粉系统的进化关系以及花粉呈现机制。其中,泛化的传粉系统以蜂媒传粉为主,同时存在鸟媒传粉、蝙蝠传粉和松鼠传粉等方式,花部结构和传粉者的相互选择和相互适应推动了传粉系统的演化。花粉释放是体现蝶形花植物与其传粉功能群相互作用的重要方面,二者协同进化形成了以下 4 种花粉呈现机制:弹花机制、活塞机制、瓣膜机制和毛刷机制。蝶形花的花部特征与传粉功能群的相互作用形成相应的传粉系统,而传粉系统是执行传粉功能的重要集合体,各个构件的相互协调和适应保证了蝶形花亚科植物传粉过程的顺利完成。

关键词:蝶形花;花部特征;花粉释放;传粉功能群;传粉系统

Floral morphology and its relationship with pollination systems in Papilionoideae

HUANG Lichun[1,2], JIN Liang[1], LI Jing[1], ZHANG Xiaoqiang[1], YANG Yang[1], WANG Xiaojuan[1,*]
1 *State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou* 730020, *China*
2 *Agricultural Technology Extension and Service Center, Ke'erqin Youyi Qianqi, Inner Mongolia* 137713, *China*

Abstract: The formation of the diverse pollination systems in Papilionoideae is greatly dependent on the relationships between species richness and their functional groups of pollinators. The floral morphology in Papilionoideae plants is complex. The flowers of most taxa of Papilionoideae have a full complement of organs: pentamerous alternating whorls of sepals, petals, two stamen whorls and a single carpel. The floret has a median sagittal sepal, a bigger vexillum on the outside, and two wings close to the vexillum that parcel two keels of contention. The ten stamens are usually united into two groups (mainly 9+1, few 5+5), called diadelphous stamens. In this paper, we reviewed floral syndrome, functional groups of pollinators, rewards and pollination system in Papilionoideae. Particularly, floral morphology and chemical compositions and their relationships with evolution of pollination systems and mechanism of pollen release were discussed. Pollination system in Papilionoideae plants is mainly bee pollination, with avian pollination, squirrel pollination and bat pollination also present. The pollination system is usually an evolutionary outcome of selection and adaptation between floral morphology and pollinators. The mechanism of pollen release is one of the most important characters that exemplify such interactions between Papilionoideae plants and their pollinators. There are four pollen release mechanisms in Papilionoideae, explosive mechanism, piston mechanism, valvular mechanism and brush mechanism. The selection and adaptation between floral

基金项目:国家自然科学基金(31270558); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2013-86)
收稿日期:2013-01-18;　　**网络出版日期**:2014-03-07
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xiaojuanwang@ lzu.edu.cn

syndrome and the functional groups of pollinators established the pollination system, in which the coordination and adaptation among the components are essential for successful pollination.

Key Words: papilionaceous flower; floral syndrome; pollen release; functional groups of pollinators; pollination system

蝶形花亚科(Papilionoideae)是豆科植物的重要组成部分,包括 13,855 种植物,其中大部分依赖昆虫传粉[1]。蝶形花亚科植物种类丰富,花部特征独特,花粉释放机制多样,是研究花形态学和传粉关系的理想材料[2]。传统的传粉综合征(pollination syndrome)理论认为具有特殊结构(特化)的花往往被特定的传粉者访问,植物与传粉者的互作在推动物种进化的同时也形成了相互适应的协同关系,即传粉者与植物花的大小、形态、结构以及蜜腺的位置都有相互匹配的关系,而传粉者的活动规律也与植物的花期、花的开放动态以及花的泌蜜动态等同步[3]。传粉昆虫对蝶形花的功能、花粉释放以及传粉系统产生重要影响,而蝶形花亚科植物的传粉系统大多数为泛化的传粉系统[4-5]。鉴于此,本文围绕蝶形花亚科植物的花部特征、传粉功能群特征和传粉系统的构建进行了探讨,以期阐明蝶形花植物与传粉昆虫的相互依存关系,为探究植物与传粉者之间的互作提供理论依据。

1　蝶形花亚科植物花部特征和传粉功能群

传粉系统是理解物种间关系的模式系统之一,两侧对称花及其和传粉昆虫间的协同进化作为被子植物系统演化中的关键创新事件,极大地促进了物种形成和多样化[6]。蝶形花中有 28 族是比较特化的两侧对称花,与拟南芥属(*Arabidopsis*)同为进化分枝上的核心双子叶植物,多用来对比分析基因水平的花形态建成[7-8]。蝶形花亚科植物与传粉昆虫的相互作用主要表现在访花昆虫对其花部结构的塑造及其花部特征对传粉昆虫的吸引,而这种互作通常依赖于植物花蜜、花粉、气味以及花色等来维持,成为蝶形花亚科植物与其传粉者相互关系建立的基础[9]。

1.1　蝶形花的形成及花部特征

花部特征包括花部构成(floral design)和开放式样(floral display),前者如花的形态、蜜腺位置、泌蜜量、颜色和气味等,后者如开花数量和空间排列等[10-11]。花部构成是单一花朵表现出的花部结构,而开放式样则是群体上表现出的特征,即花序特征。研究表明,蝶形花不仅是生殖的结构单位,更是一个适应传粉的功能单位[12]。蝶形花的花部特征与其传粉昆虫的特化选择紧密相关,传粉者在觅食报酬的同时对花部形态进行选择,而花部特征的不断演化也形成了与其对应的传粉媒介,二者的依存关系是长期相互作用的结果,这种作用是由昆虫的行为反应和花部特征决定的,因此,在某种程度上而言,蝶形花植物的传粉昆虫也可以反映其花部特征[13-15]。蝶形花的形态、排列方式和开花式样、报酬、颜色、气味等特征在不同种属间存在广泛的变异,其花部特征的种属差异与传粉方式存在关联。例如,常春油麻藤(*Mucuna sempervirens*)的主要传粉动物是泊氏长吻松鼠(*Dremomys pernyi*)和赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*),其花蜜释放的挥发物以脂肪族化合物为主,和该属蝙蝠传粉种类巴西 *M. urens* 和中美洲 *M. holtonii* 花蜜释放含硫化合物不同[16]。

蝶形花特殊的构造决定了其功能的特化,除具虫媒花的一些共性特征,如蜜腺、花粉表面突起或刺、花瓣颜色鲜艳以及开花时的香味或特殊气味外,还具有其他科属植物不能比拟的如下特点:首先,蝶形花花瓣的功能更加明晰和专一。1)旗瓣(banner)较大,色彩艳丽,一方面保护小花的内部结构,同时起到吸引传粉昆虫拜访的作用;2)翼瓣(wing)着生在旗瓣的内侧并紧贴龙骨瓣,下部包裹龙骨瓣,上部形成缺口,不仅起到支撑整个小花和保护龙骨瓣内雌、雄蕊的作用,还是传粉者觅食的登录平台,传粉昆虫停在翼瓣的边缘,将吻通过缺口伸到小花的基部取食花蜜;3)两片龙骨瓣(keel)合生,紧紧包裹着雌、雄蕊,使雌、雄蕊弯曲从而形成张力,当龙骨瓣受到外力作用,成熟花粉借助该张力释放;4)二体雄蕊(通常 10 枚雄蕊中 9 枚的花丝合生,1 枚离生,为 9+1 二体雄蕊,另有少数蝶形花亚科植物为 5+5 二体雄蕊)在昆虫降落时随下唇(翼瓣和龙骨瓣)往下移动,等下唇往下翘而且张开后,雄蕊和雌蕊松开,下

陷后产生的反弹力使得授粉和传粉速度加快且更有效;5)花萼保护整个花冠,起一定支撑作用。如图 1 所示,蝶形花植物的花瓣特化为上下两个部分(旗瓣、龙骨瓣)保证了昆虫为其提供有效的传粉服务。野生大豆(*Glycine soja*)蝶形花冠中的 2 枚龙骨瓣分离的现象,代表了其原始的分类地位,而栽培大豆(*Glycine max*)的 2 枚龙骨瓣完全愈合为典型对称的蝶形花冠则代表了其在系统演化中的进化特征[17]。

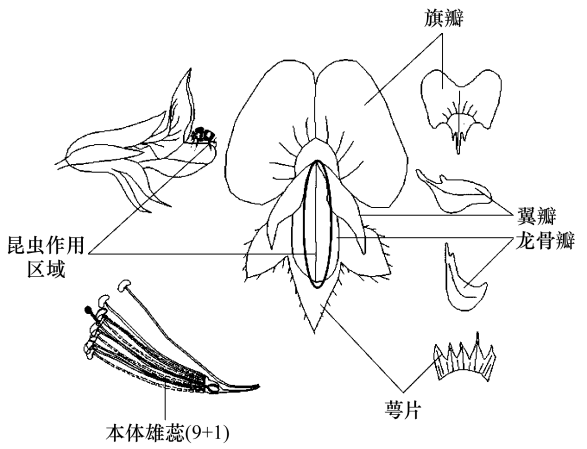

图 1 传粉昆虫与蝶形花作用模式图

Fig.1 A mode chart of interaction between pollinator and flower in Papilionoideae

其次,蝶形花植物的开放式样为聚集着生的小花形成花朵总汇,增强了对传粉昆虫的吸引。蝶形花植物花序的类型有总状花序、伞形花序、圆锥花序、穗状花序和头状花序等,不同的花序类型对昆虫活动产生的影响不同,总状花序开花顺序由下到上,而大部分传粉昆虫的觅食顺序也是由下向上依次移动,圆锥花序和伞形花序的开花顺序由外向里,传粉者的活动规律和开花顺序一致,也喜欢由外轮向内轮采食。利用人工构建的总状花序、圆锥花序和伞形花序,Ishii 等人[13]研究了熊蜂访问不同花序结构、花序大小(7 朵或者 13 朵花)和花序间距的行为反应,发现大的总状花序和伞形花序较圆锥花序对熊蜂更具吸引力,而熊蜂拜访总状花序的小花数目少于圆锥花序和伞形花序,并且花序间距越大,效果越明显。花序结构、类型、着生位置、花数以及花部的各种表型特征等方面所表现的多样性,表征了植物在漫长的进化历程中对传粉系统的适应。蝶形花亚科刺桐属(*Erythrina*)的主要传粉者为雀形目鸟(passerine)和长嘴蜂雀(hummingbird),对该属 100 多个种类的鸟媒传粉系统进化研究发现,以上两种传粉者拜访的植物具有明显不同的花序朝向,以雀形目鸟拜访的花序呈水平生长以便于雀形目鸟栖息和取食花蜜,而长嘴雀蜂访问的花序垂直且位于长的花梗和苞叶之上,易于长嘴蜂雀悬停采食[18]。另外,有效的传粉取决于传粉者对花部结构的适应(如形态、开花时间、气味和报酬等)。花部特征与传粉者的适应表明花部结构与传粉昆虫之间关系密切,这种互作对花形态的建成和进化产生重要影响[15,19]。

1.2 蝶形花植物的传粉功能群

Lindsey[20]研究提出区分访花者和有效传粉者十分必要,可以依据每个访花者的访花频率、搬运花粉组成和访花行为参数估算其传粉重要指数。之后,Fenster 等[3]提出了传粉功能群的概念,认为凡是为植物传粉的昆虫都是传粉功能群中的一员,植物进化是适应传粉功能群的结果,即使特化的植物也不是在单一传粉昆虫选择下形成的,传粉者对植物花部形态建成的贡献存在很大差异,主要是由于传粉昆虫的拜访频率和花粉转运效率的不同导致的。基于此,传粉功能群划分标准是由传粉昆虫对植物拜访频率的高低,而不是拜访昆虫数量的多少决定的。Kay 和 Schemske[21]进一步提出传粉功能群是指对花部特征选择功能一致的不同传粉者,并且植物种的形成与其所处的环境密不可分,尤其是花部特征的演化直接反映当地的环境变迁,即环境条件变化可以导致植物的交配系统发生改变,不同的交配系统对传粉者的拜访行为产生重要影响。

同样,蝶形花植物的传粉功能群是由蝶形花植物以及当地的昆虫和二者所处的环境因素共同决定的,并且蝶形花植物与其传粉者的适应和时空因素密切相关[22-23]。在河西走廊地区的研究发现,紫花苜蓿(*Medicago sativa*)主要传粉者鳞地蜂(*Andrena parvula*)和黑鄂条蜂(*Anthophora melanognatha*)日活动呈双峰现象,在 9:30—11:30 有一个高峰,在 16:30—18:30 有一个次高峰,而净切叶峰(*Megachile abluta*)、细切叶峰(*M. spissula*)和紫木蜂(*Xylocopa valga*)只在 11:30—15:30 呈现一次活动高峰,为单峰型,传粉功能群的不同传粉者访花日活动高峰期彼此交错,既避免了对苜蓿花蜜与花粉的竞争,又起到了补充授粉的作用[24]。

蝶形花的花粉释放借助昆虫降落作用于龙骨瓣

和翼瓣,通过雄蕊蓄积的张力使花粉粘在昆虫身上。目前,雌雄同花通过散粉实现的雄性功能在塑造花部综合征上起着重要作用,雄蕊合生类型的适应意义及其对访花者类型与行为和植物繁殖策略的影响逐渐受到关注。蝶形花雄蕊 10 枚,常成 9+1 二体雄蕊,少数为 5+5 二体雄蕊,其花序可以使各朵小花集中起来,有利于增强对昆虫的吸引,而合生的雄蕊弯曲的包裹在龙骨瓣内形成张力,为花粉释放做好准备[25]。蝶形花亚科植物的传粉者主要是蜜蜂总科(Apoidea)的昆虫,以花粉和花蜜为食,口器嚼吸式便于取食花蜜,同时毛刷或花粉筐利于携带花粉。迄今,还未见蝶形花植物特化的传粉系统报道,几乎所有的蝶形花亚科植物都属于广谱型传粉系统,其中,拉戈拉豇豆(*Viagna caracalla*)相对于其它蝶形花已经十分特化,但其传粉昆虫的组成也并非单一[26]。另外,Neil[27]研究发现长嘴蜂雀传粉的刺桐属植物雄蕊先熟,而大多数雀形目鸟传粉的该属植物则雌雄同熟,但是,该传粉现象的普遍性及其进化意义仍有待进一步评价和探究。

1.3　蝶形花的化学特性和传粉方式演化

传粉功能群的形成受到植物花部特征和环境的选择,其中,酬物(reward)是蝶形花植物与其传粉者建立关系的物质基础,也是与其传粉昆虫形成对应关系的重要纽带[28]。由于传粉者首先觅食,其次才为植物传粉,因此,这种关系本身存在两种分化的可能性:一是成为植物的传粉者(传粉功能群);二是从植物获取的报酬,但不为植物传粉(偷盗者)。鉴于此,蝶形花亚科植物与传粉昆虫(动物)的互作是指其与传粉功能群的互利共生关系,主要通过花粉、花蜜的生产和供给来实现。

首先,传粉者为植物传粉并不是一种无偿的行为,大部分植物付出的代价就是花蜜和花粉,因此,泌蜜量和花粉成分与植物传粉系统之间存在密切的相关性[29-30]。Krenn[31]研究表明,虫媒植物的花蜜、花粉或其他特殊的报酬,甚至花色以及散发的气味都能吸引传粉昆虫的拜访。Galloni 和 Cristofolini[9]在对 *Cytiseae* 中的 4 种蝶形花植物研究发现,传粉昆虫主要受花粉和孢粉素的吸引。其次,传粉者的访花活动需要能量来维持,而花蜜和花粉是其主要的能量来源。传粉昆虫或鸟类等需要的营养成分几乎在蝶形花植物的花蜜和花粉中均有发现,如糖类物质、氨基酸、脂类物质、维生素和矿物质[32-33]。研究发现,大多数依赖长嘴雀蜂传粉的刺桐属植物花蜜氨基酸含量低于 4.5 μg/mol,而雀形目鸟传粉的该属植物花蜜氨基酸含量范围介于 15—394.5 μg/mol,进一步表明蝶形花植物通过报酬的成分与含量的差异决定其传粉类型[34]。与此同时,花粉的形态也会影响传粉昆虫(动物)的觅食行为,不同种类传粉昆虫(动物)根据自身的能量需求和形态大小选择不同时期的酬物[35]。蝶形花植物的花粉-胚珠比(P/O)与报酬类型有关,以花粉为酬物则 P/O 高,这可能与植物需要产生额外花粉以补充传粉昆虫消耗的花粉有关[36-37]。

其次,气味也是吸引传粉者的重要因素。蝶形花植物散发的气味以及花的颜色均具有吸引昆虫的作用[38-40],并且散发的信息素对昆虫的引诱要早于花色[41]。蝶形花散发的气味相对于花蜜和花粉而言,只具有引诱昆虫的作用,并不能为昆虫提供物质和能量,这可能是植物在长期的自然选择压力下维持生存的一种基本策略。植物信息素的作用是引诱传粉昆虫,其散发时间、浓度、气味种类的多少以及散发的持续时间等动态对昆虫行为均有很大影响。研究发现,蝶形花花粉成熟时的气味最浓,此时对昆虫的引诱力最强,气味在空气中形成的梯度或气缕会影响昆虫的觅食速度和方向,从而可以提高传粉昆虫的传粉效率,确保在低能耗的条件下完成异花授粉[42]。Frisch[43]发现苜蓿挥发性物质可以像昆虫的外源激素一样诱发昆虫活动,从而影响传粉行为,Henning[44]进一步研究指出其挥发性物质的主要成分是里哪醇(linalol)。然而,当花蜜中含有的酚类物质浓度过高时,将阻止传粉者采食花蜜,因此,对于不同昆虫来说,花蜜有时是营养来源,有时却是致命的有毒物质[45-46]。陈高等[16]研究发现,常春油麻藤(*Mucuna sempervirens*)花蜜释放的挥发物以脂肪族化合物为主(87.2%),其中酮类占 56.1%,该挥发物对酸臭蚁有慢性毒杀作用,而对中华蜜蜂则有吸引作用。

2　蝶形花植物传粉系统构建与传粉过程

多种多样的动物可作为传粉者,包括鸟类、蝙蝠、猴类、啮齿类和蜥蜴,但绝大多数传粉者是昆虫[47]。植物与传粉昆虫(动物)的相互选择是协同

进化和自然选择的必然结果[25],而传粉系统是花粉、传粉媒介及柱头的集合体,即花与传粉媒介形成传粉功能的集合[11]。因此,花部结构和传粉媒介从不断选择再到形成对应关系,其实质是传粉系统不断更新的过程,即花部结构和传粉昆虫(动物)的相互选择和相互适应推动了传粉系统的演化。

2.1 蝶形花传粉系统的广谱性

蝶形花的花部结构特殊,理论上其传粉者应该专一,且传粉系统特化,然而,研究发现蝶形花亚科植物的传粉昆虫(动物)却比较广泛[48]。如表 1 所示,蝶形花亚科大多为虫媒传粉,如苜蓿属(*Medicago*)、百脉根属(*Lotus*)、小冠花属(*Coronilla*)和山黧豆属(*Lathyrus*)。与此同时,不仅蝶形花植物的传粉者具有广谱性,大部分被子植物的传粉者都要比预期的种类多,也就是说被子植物可以吸引广谱的传粉昆虫(动物)。研究发现,虫媒传粉系统向鸟媒传粉系统的协同演化发生在被子植物一些类群的种、属水平,而在大多数虫媒传粉的豆科植物中,鸟媒传粉和其他动物传粉方式较少见[49]。基于形态学和叶绿体 DNA 序列的支序分析发现,蝶形花亚科洋槐族(Robinieae)长嘴蜂雀传粉系统为祖先状态,期间曾发生两次向蜜蜂传粉系统的转换[50]。油麻藤属蝙蝠传粉类群的系统发生研究表明,旧世界的蝙蝠传粉可能起源于昆虫传粉群,因而油麻藤属亚洲类群可能处于虫媒到啮齿动物传粉进化的过渡阶段[51]。被子植物处于进化链的顶端,各结构都比较特化,理论上对传粉者的选择应该专一,然而实际与理论的矛盾使传统的花部特征和传粉者的相关性和对应性,即传粉综合征观点受到质疑。正因如此,关于该问题的探究也成为传粉生物学关注的热点问题[3,52]。

最新研究提出,仅仅通过花形态的观测并不能准确预测传粉综合征,开花物候、开放时间以及花蜜的分泌模式、化合物组成均直接关系传粉系统的类型,形成广谱性的传粉系统[53-55]。分析广谱性传粉系统的成因,其一为 Stebbins[56] 提出昆虫的行为、数量和质量是花部特征选择的动力,发现有效的、访花频率高的昆虫对花冠形态的塑造贡献大,而花部形态的塑造是一个漫长的数量化的过程,任何满足上述条件的昆虫都可能对花部结构的特化产生作用,因而也就解释了为什么蝶形花在结构上特化,同时却存在较多种类的传粉昆虫或传粉动物,其实质是植物不断进化的本质所在。第二种解释是蝶形花植物可能以专一型传粉昆虫(动物)为主,同时也存在广谱型的传粉者。刺桐属 *Erythrina dominguezii* 的主要传粉者包括 5 种长嘴蜂雀和 3 种雀形目鸟,同时还观察到膜翅类昆虫(熊蜂和蜜蜂)的拜访,其中,辉腹翠蜂鸟(*Chlorostilbon lucidus*)和黄肩黑拟鹂(*Lcterus cayanensis*)因其携带的花粉量和访花频率高而成为主要传粉者[5]。Fenster 等[3] 提出传粉功能群是一个集合体,可能包括少数传粉者,也可能包括大量的传粉者,其区别只是在于传粉效率的不同。目前,蝶形花植物的传粉系统多适应于广谱型传粉者,这种泛化的传粉系统被认为是植物成功进化的趋势[57],然而,任何一个传粉系统的建成都不是短期内完成的,其进化需要植物与昆虫的相互适应,这种动力也将推动着蝶形花传粉系统不断向着更适应、更有效的传粉系统进化。

2.2 蝶形花植物传粉过程及其机制

传粉过程是传粉系统发挥功能的体现,可以简单的概括为花粉从植物—传粉昆虫—植物的过程,其中,花粉流动是虫媒植物传粉的本质。蝶形花植物花粉的释放、转运及沉降是蝶形花植物生殖建成的前提,是其繁衍生息的保证,因此,蝶形花植物和传粉昆虫从起源、进化方面都存在密切的依存关系。研究表明,蝶形花植物花粉的释放必须在昆虫的参与下才能完成,目前已经报道的花粉释放机制主要有以下 4 种:毛刷机制、活塞机制、弹花机制和瓣膜机制(表 1)。

毛刷机制是蝶形花亚科中报道的最普遍的花粉释放机制[4],在菊科(Asterales)、桔梗科(Campanulales)和远志科(Polygalaceae)等植物中均有存在[58-59]。由于该类植物的花药开裂早于开花期,开花前大部分花粉已经转移到柱头的“花粉刷”上,当昆虫访花并对花瓣施加压力时,柱头伸出并接触到传粉者,利用“花粉刷”将花粉刷到昆虫身上,完成花粉释放,蝶形花植物拉戈拉豇豆(*Viagna caracalla*)的花粉释放就属于该机制,与其对应的传粉昆虫有森尾熊蜂(*Bombus morio*)、木蜂(*Xylocopa eximia*)、二色螫针(*Centris bicolor*)和麦蜂族(Meliponini)等昆虫[26]。

活塞机制也称泵机制,即花粉的释放像水流一样从龙骨瓣内“泵”到昆虫身上:当传粉昆虫降落在

翼瓣的同时也会给龙骨瓣向下的正压,由于龙骨瓣内存在张力,迫使雌、雄蕊从龙骨瓣合生的尖端伸出,但龙骨瓣并不裂开,使雄蕊上的花粉“推到”昆虫的腹部,一旦昆虫离开,雌、雄蕊又会缩回到龙骨瓣内,完成一次花粉释放。研究表明,通过往复的“活塞运动”可以多次把花粉输送给传粉昆虫,而交叉采食可以将来源不同的花粉带到不同植株的柱头上,从而完成异花授粉,如小冠花属蝎子旃那(*Coronilla emerus*)和猪屎豆属菽麻(*Crotalaria juncea*)的花粉释放均属此类,前者对应的传粉者为意蜂(*Apis mellifera*)、条蜂属(*Anthophora*)、长须蜂属(*Eucera*)、切叶蜂属(*Megachile*)和熊蜂属(*Bombus*)的昆虫[60],后者对应的传粉者为木蜂属(*Xylocopa*)昆虫[61]。

弹花机制又称为爆炸机制,是指昆虫作用于翼瓣和龙骨瓣,当龙骨瓣破裂时其内部的张力被释放,同时使花粉瞬间“喷出”,“溅到”昆虫身上(主要是头部和腹部)。Leppik[62]提出弹花机制是蝶形花植物在进化中形成的最经济和最有效的花粉释放机制,当传粉昆虫作用于龙骨瓣时,雄蕊会突然从花内释放出来,花药接触传粉昆虫的身体,将成熟的花粉弹射到昆虫的身体上,从而完成花粉的释放。而一旦花柱蓄积的能量被释放出来,雌、雄蕊就不能再回到原来的位置,因此,该机制只有一次主动释放花粉的机会。如表 1 所示,紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、灰毛紫穗槐(*Amorpha canescens*)和长春油麻藤(*Mucuna sempervirens*)等是以弹花机制释放花粉的蝶形花植物。其中,紫花苜蓿的传粉昆虫包括鳞地蜂(*Andrena parvula*)、净切叶蜂(*Megachile abluta*)、黑鄂条蜂(*Anthophora melanognatha*)、细切叶蜂(*Megachile spissula*)和紫木蜂(*Xyocopa valga*)[63],灰毛紫穗槐(*Amorpha canescens*)的传粉者主要是地蜂(*Calliopsis andreniformis*)和分舌花蜂(*Colletes robertsonii*)[64],而水黄皮(*Pongamia pinnata*)的传粉者包括大蜜蜂(*Apis dorsata*)、中华蜜蜂(*Apis cerana*)、小蜜蜂(*Apis florea*)、绿芦蜂(*Pithitis binghami*)和切叶蜂(*Megachile spp.*)等[65]。Agostina

表 1　几种蝶形花亚科植物花部特征与传粉系统比较

Table 1　Comparisons of floral syndrome and pollination systems in some Papilionoideae plants

属 Genus	代表种 Representative species	花部综合征 Floral syndrome	传粉昆虫 Pollinators	花粉释放 Pollen release	参考文献 References
苜蓿属 *Medicago*	紫花苜蓿 *M. sativa*	总状花序;花萼筒状钟形,萼分 5 片,底部连接;二体雄蕊(9+1);蜜腺位于子房基部,泌蜜量大	净切叶蜂、细切叶蜂、黑鄂条蜂、紫木蜂、鳞地蜂	弹花机制	[63]
紫穗槐属 *Amorpha*	灰毛紫穗槐 *A. canescens*	穗状花序;旗瓣心形;无翼瓣和龙骨瓣;萼钟形,萼齿三角形;二体雄蕊(5+5);泌蜜量大	淡脉隧蜂、分舌花蜂、地蜂、芦蜂、尖腹蜂	弹花机制	[64]
油麻藤属 *Mucuna*	常春油麻藤 *M. sempervirens*	总状花序;花冠深紫色;花萼具锈色长硬毛;二体雄蕊(9+1);花蜜具有独特而强烈的气味	南美长鼻蝠、长舌蝠、泊氏长吻松鼠、赤腹松鼠	弹花机制	[16, 66]
刺桐属 *Erythrina*	龙牙花 *E. corallodendron*	总状花序;萼常偏斜或 2 唇形;旗瓣阔或狭;翼瓣短;龙骨瓣远较旗瓣短小;单体或二体雄蕊(9+1)	辉腹翠蜂鸟、黄肩黑拟鹂	弹花机制	[5, 18]
百脉根属 *Lotus*	百脉根 *L. cornioulatous*	伞形花序;旗瓣倒卵形;龙骨瓣弯曲约成 135°;萼黄绿色,与萼筒等长或较长;二体雄蕊(9+1);蜜腺位于子房基部	净切叶蜂、中华蜜蜂、黑鄂条蜂、花黄斑蜂、鳞地蜂	活塞机制	[4]
染料木属 *Genista*	辐射金雀花 *G. radiata*	总状花序;旗瓣阔卵形或卵形;尤骨瓣狭长圆形,稍呈镰状;萼筒钟形或筒形,呈二唇形;二体雄蕊(9+1)	地蜂、熊蜂、食蚜蝇	瓣膜机制	[9, 67]
豇豆属 *Viagna*	拉戈拉豇豆 *V. caracalla*	总状花序;龙骨瓣弯拱,钝或有喙,花冠具垫状蜜腺;萼钟状,裂齿长或短,上面 2 齿合生;二体雄蕊(9+1)	森尾熊蜂、木蜂、二色螫针	毛刷机制	[33]
山黧豆属 *Lathyrus*	宽叶香豌豆 *L. latifolius*	总状花序;旗瓣色深艳丽并具斑点、斑纹;花萼基部联合成钟状,先端 5 裂,每裂披针形;二体雄蕊(9+1)	木蜂属、切叶蜂、条蜂	毛刷机制	[37]

和 Sazima[66] 研究发现,油麻藤属植物(*Mucuna japira*)的传粉者红腰酋长鹂(*Cacicus haemorrhous*)和发冠拟椋鸟(*Psarocolius decumanus*)将喙插入油麻藤的花中,利用弹花机制获取花蜜,并且其弹花机制与花瓣内层叶肉组织的细胞壁木质化以及龙骨瓣表皮细胞次生细胞壁加厚有关。

瓣膜机制最早出现在部分特化的蝶形花植物中并以一些具有韧性的花器官为基础形成的独特花粉释放机制,是介于活塞机制和弹花机制之间的类型。当传粉昆虫作用于翼瓣—龙骨瓣时,雌、雄蕊从龙骨瓣内释放出来,花粉也是以"雾状"散出,但是较弹花机制花粉释放量少,而且当昆虫离开,雌、雄蕊又回到初始位置,为下次花粉释放做好准备。瓣膜机制中龙骨瓣好似"一扇门",而传粉昆虫就是"扣门者",通过昆虫的起落,使龙骨瓣不停的开合,一次次把花粉释放出来。高山车轴草(*Trifolium alpinum*)、粗毛金雀儿(*Cytisus hirsutus*)、辐射金雀花(*Genista radiata*)、红冠岩黄蓍(*Hedysarum coronarium*)和紫堇黄芪(*Astragalus glycyphyllos*)等蝶形花植物的花粉释放属于典型的瓣膜机制[4,67]。

花粉能否及时有效到达异源的柱头上是生殖成功的关键因素之一。以上 4 种花粉释放机制可以起到限制蝶形花植物自花授粉的作用。然而,对于传粉者而言,是否存在某种自发限制同一小花花粉在柱头上的沉降目前尚不清楚,今后的研究工作应从传粉昆虫角度开展,探讨是否存在避免自花授粉的隔离或阻断机制。

3 展望

从植物进化的角度来看,植物各器官进化的结果是功能趋于专门化,但是,蝶形花亚科植物的传粉系统可能是朝着广谱型的方向进化,这些与传粉密切相关的因素是趋于功能的独立化,还是趋于功能合作化到目前为止尚不清楚。尽管人们对蝶形花雄蕊合生(9+1 或 5+5)现象及其花粉呈现方式有所了解,却仅局限于少数蝶形花亚科植物,少有系统的种属研究实验探究其传粉适应意义的普遍性。采用系统发生学方法,结合花部综合征的理论假说,对蝶形花亚科植物种、属水平的形态学和分子数据进行系统深入地分析,可为传粉系统发生的历史重建提供重要线索。

丰富的花部形态变异和传粉系统多样性成就了蝶形花亚科植物极高的物种多样性,然而,蝶形花形态和花粉释放机制等造成的传粉隔离机制尚不清晰。要想探究这些花部特征如何促进了花粉更精准地散布在传粉者身体的一个较小范围,并且通过同一传粉者不同部位进行传粉等问题,需要从蝶形花形态、开发式样、化学组成等与传粉综合征的关联出发,开展野外生态学实验比较花部特征和传粉过程,全面认识蝶形花的花部构造和花粉呈现的适应意义,最终揭示其繁殖隔离与物种分化,解释蝶形花亚科极高的物种多样性。因此,除了进一步在研究方法上有所创新外,还应该在理论上有所突破。

蝶形花亚科植物种类繁多,并且其繁育系统复杂,既包括有性生殖也包括克隆繁殖,在有性生殖中往往是自交亲和性与不亲和性共存,其中,自交亲和的多是一年生植物,而自交不亲和的往往是多年生植物。相对较短寿命植物而言,多年生植物如果长期处于传粉者稀少的环境更容易受到种群灭亡的威胁。大多数蝶形花植物是严格的虫媒异花授粉,存在自交不亲和性,因此传粉昆虫是其生存繁衍的关键,但是在这类植物中普遍存在实际的种子产量显著低于潜在的种子产量,传粉昆虫无疑是其种子形成的先决条件,但已有的结果都无法证明这种现象是由传粉昆虫的数量或传粉质量决定的,因而其相关的机理尚待深入研究。与此同时,很多蝶形花亚科植物是广泛栽种的重要作物,对比研究栽培种与其野生种或野生近缘种的花部特征、自交亲和性与传粉系统可能存在的差异,对进化适应研究、作物生产实践等将具有重要意义。

综上所述,蝶形花植物种类繁多、花部综合征和开花样式存在很大变异,是开展植物繁殖策略、花粉释放机制及传粉系统演化、协同进化等研究的理想材料。围绕以上问题,利用传统的生态学方法和现代分子生物学技术,开展蝶形花亚科植物与传粉昆虫互作的深入研究,以期进一步明晰蝶形花亚科植物与传粉昆虫的协同进化机制。

References:

[1] Stevens P F (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.

[2] Ferguson I K, Skvarla J J. Pollen morphology in relation to

pollinators in Papilionoideae (Leguminosae). Botanical Journal of the Linnean Society, 1982, 84(3): 183-193.

[3] Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, Dudash M R, Thomson J D. Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2004, 35(1): 375-403.

[4] Galloni M, Podda L, Vivarelli D, Cristofolini G. Pollen presentation, pollen-ovule ratios, and other reproductive traits in Mediterranean Legumes (Fam. Fabaceae-Subfam. Faboideae). Plant Systematics and Evolution, 2007, 266(3/4): 147-164.

[5] Etcheverry Á V, Figueroa-Castro D, Figueroa-Fleming T, Alemán M M, Juárez V D, López-Spahr D, Yáñez C N, Gómez C A. Generalised pollination system of *Erythrina dominguezii* (Fabaceae: Papilionoideae) involving hummingbirds, passerines and bees. Australian Journal of Botany, 2012, 60(6): 484-494.

[6] Yang X, Pang H B, Liu B L, Qiu Z J, Gao Q, Wei L, Dong Y, Wang Y Z. Evolution of double positive autoregulatory feedback loops in *CYCLOIDEA*2 clade genes is associated with the origin of floral zygomorphy. The Plant Cell, 2012, 24(5): 1834-1847.

[7] Doyle J J, Luckow M A. The rest of the iceberg. legume diversity and evolution in a phylogenetic context. Plant Physiology, 2003, 131(3): 900-910.

[8] Tucker S C. Floral development in legumes. Plant Physiology, 2003, 131(3): 911-926.

[9] Galloni M, Cristofolini G. Floral rewards and pollination in *Cytiseae* (Fabaceae). Plant Systematics and Evolution, 2003, 238(1/4): 127-137.

[10] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating. Trends in Ecology & Evolution, 1996, 11(2): 73-79.

[11] Huang S Q, Guo Y H. Advances in pollination biology. Chinese Science Bulletin, 2000, 45(3): 225-237.

[12] Basso-Alves J P, Agostini K, de Pádua Teixeira S. Pollen and stigma morphology of some *Phaseoleae* species (Leguminosae) with different pollinators. Plant Biology, 2011, 13(4): 602-610.

[13] Ishii H S, Hirabayashi Y, Kudo G. Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: experimental study with artificial inflorescences. Oecologia, 2008, 156(2): 341-350.

[14] Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. Evolution, 2000, 54(1): 112-123.

[15] Alexandersson R, Johnson S D. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2002, 269(1491): 631-636.

[16] Chen G, Zhang R R, Dong K, Gong W C, Ma Y P. Scented nectar of *Mucuna sempervirens* and its ecological function. Biodiversity Science, 2012, 20(3): 360-367.

[17] Lu J M, Liu Y L, Li X L, Hu B, Zhuang B C, Zhu C F. Floral structure of different evolutionary types of *Glycine* L. Chinese Journal of Applied Ecology, 1997, 8(4): 377-380.

[18] Bruneau A. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). American Journal of Botany, 1997, 84(1): 54-71.

[19] Armbruster W S, Hansen T F, Pélabon C, Pérez-Barrales R, Maad J. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. Annals of Botany, 2009, 103(9): 1529-1545.

[20] Lindsey A H. Reproductive biology of Apiaceae. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. American Journal of Botany, 1984, 71(3): 375-387.

[21] Kay K M, Schemske D W. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. Ecology, 2004, 85(3): 875-878.

[22] Brunet J, Holmquist K G A. The influence of distinct pollinators on female and male reproductive success in the Rocky Mountain columbine. Molecular Ecology, 2009, 18(17): 3745-3758.

[23] Sahli H F, Conner J K. Testing for conflicting and nonadditive selection: floral adaptation to multiple pollinators through male and female fitness. Evolution, 2011, 65(5): 1457-1473.

[24] Wang X J, Liu H P, Li X X, Song Y, Chen L, Jin L. Correlations between environmental factors and wild bee behavior on alfalfa (*Medicago sativa*) in Northwestern China. Environmental Entomology, 2009, 38(5): 1480-1484.

[25] Ren M X. Stamen fusion in plants: diversity, adaptive significance, and taxonomic implications. Journal of Systematics and Evolution, 2008, 46(4): 452-466.

[26] Etcheverry A V, Aleman M M, Fleming T F. Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). Annals of Botany, 2008, 102(3): 305-316.

[27] Neill D A. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* Sect. *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae). Annals of the Missouri Botanical Garden, 1987, 74(1): 27-41.

[28] Anderson T M, Shaw J, Olff H. Ecology's cruel dilemma, phylogenetic trait evolution and the assembly of Serengeti plant communities. Journal of Ecology, 2011, 99(3): 797-806.

[29] De Vega C, Herrera C M. Relationships among nectar-dwelling yeasts, flowers and ants: patterns and incidence on nectar traits. Oikos, 2012, 121(11): 1878-1888.

[30] Agostini K, Sazima M, Galetto L. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. Naturwissenschaften, 2011, 98(11): 933-942.

[31] Krenn H W, Plant J D, Szucsich N U. Mouthparts of flower-visiting insects. Arthropod Structure & Development, 2005, 34(1): 1-40.

[32] Svoboda J A, Feldlaufer M F. Neutral sterol metabolism in insects. Lipids, 1991, 26(8): 614-618.

[33] Biernaskie J M, Cartar R V. Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. Functional Ecology, 2004, 18(1): 125-129.

[34] Baker H G, Baker I. The occurrence and significance of amino acids in floral nectar. Plant Systematics and Evolution, 1986, 151(3/4): 175-186.

[35] O'Neill R P, O'Neill K M. Pollen load composition and size in the leafcutting bee *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). Apidologie, 2011, 42(2): 223-233.

[36] Cruden R W. Pollen grains: why so many? Plant Systematics and Evolution, 2000, 222(1/4): 143-165.

[37] Etcheverry Á V, Alemán M M, Figueroa-Fleming T, López-Spahr D, Gómez C A, Yáñez C, Figueroa-Castro D M, Ortega-Baes P.

Pollen: ovule ratio and its relationship with other floral traits in Papilionoideae (Leguminosae): an evaluation with Argentine species. Plant Biology, 2012, 14(1): 171-178.

[38] Dobson H E M, Bergström G. The ecology and evolution of pollen odors. Plant Systematics and Evolution, 2000, 222(1/4): 63-87.

[39] Clement W M. Flower color, a factor in attractiveness of alfalfa clones for honeybees. Crop Science, 1965, 5(3): 267-268.

[40] Parachnowitsch A L, Raguso R A, Kessler A. Phenotypic selection to increase floral scent emission, but not flower size or colour in bee-pollinated *Penstemon digitalis*. New Phytologist, 2012, 195(3): 667-675

[41] Harborne J B. Introduction to Ecological Biochemistry. 4th ed. London: Elsevier Academic Press, 1993: 53-57.

[42] Yao Y J, Xue D, Yang C J. Advances on the relationship between insect behavior and infrochemicals. Journal of Huazhong Agricultural University, 2004, 23(4): 478-482.

[43] Frisch K V. Bees: Their Vision, Chemical Senses and Language (Revised Edition). New York: Cornell University Press, 1976: 2-59.

[44] Henning J A, Peng Y S, Montague M A, Teuber L R. Honey bee (Hymenoptera: Apidae) behavioral response to primary alfalfa (Rosales: Fabaceae) floral volatiles. Journal of Economic Entomology, 1992, 85(1): 233-239.

[45] Liu F, Chen J, Chai J, Zhang X, Bai X, He D, Roubik D W. Adaptive functions of defensive plant phenolics and a non-linear bee response to nectar components. Functional Ecology, 2007, 21(1): 96-100.

[46] Adler L S. The ecological significance of toxic nectar. Oikos, 2000, 91(3): 409-420.

[47] Gong Y B, Huang S Q. On methodology of foraging behavior of pollinating insects. Biodiversity Science, 2007, 15(6): 576-583.

[48] Galloni M, Podda L, Vivarelli D, Quaranta M Gristofolini G. Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. Flora, 2008, 203(1): 94-102.

[49] Keighery G J. Bird pollinated plants in Western Australia and their breeding systems // Aemstrong J A, Powell J M, Richards A J, eds. Pollination and Evolution. Sydney: Royal Botanic Gardens, 1982: 77-89.

[50] Lavin M. Biogeography and systematics of *Poitea* (Leguminosae): inferences from morphological and molecular data. Systematic Botany Monographs, 1993, 37: 1-87.

[51] Fleming T H, Geiselman C, Kress W J. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. Annals of Botany, 2009, 104(6): 1017-1043.

[52] Johnson S D, Steiner K E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. Trends in Ecology & Evolution, 2000, 15(4): 140-143.

[53] Ollerton J, Alarcón R, Waser N W, Price M A, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter C I, Rotenberry J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. Annals of Botany, 2009, 103(9): 1471-1480.

[54] Bobrowiec P E D, Oliveira P E. Removal effects on nectar production in bat-pollinated flowers of the *Brazilian Cerrado*. Biotropica, 2012, 44(1): 1-5.

[55] Amorim F W, Galetto L, Sazima M. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). Plant Biology, 2012, 15(2): 317-327.

[56] Stebbins G L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, Ⅰ: pollination mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics, 1970, 1(1): 307-326.

[57] Torres C, Galetto L. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers?. Plant Biology, 2002, 4(3): 360-366.

[58] Yeo P F. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. In: Yeo P F. Plant Systematics Evolution. Vienna, New York: Springer-Verlag, 1993: 268-268.

[59] Howell G J, Slater A T, Knox R B. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. Australian Journal of Botany, 1993, 41(5): 417-438.

[60] Aronne G, Giovanetti M, de Micco V. Morphofunctional traits and pollination mechanisms of *Coronilla emerus* L. flowers (Fabaceae). The Scientific World Journal, 2012, 2012: 381575.

[61] Orwa C, Mutua A, Kindt R, Jamnadass R, Simons A. Agroforestree database: a tree reference and selection guide, version 4.0 (http://www.worldagroforestry.org/af/treedb/). 2009.

[62] Leppik E E. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. Annales Botanici Fennici, 1966, 3: 299-308.

[63] Wang X J, Liu H P, Huang L C, Zhang S Z, Deng Z G, Li J, Jin L. Biodiversity of wild alfalfa pollinators and their temporal foraging characters in Hexi Corridor, Northwest China. Entomologica Fennica, 2012, 23(1): 4-12.

[64] Slagle M W, Hendrix S D. Reproduction of *Amorpha canescens* (Fabaceae) and diversity of its bee community in a fragmented landscape. Oecologia, 2009, 161(4): 813-823.

[65] Raju A J S, Rao S P. Explosive pollen release and pollination as a function of nectar-feeding activity of certain bees in the biodiesel plant, *Pongamia pinnata* (L.) Pierre (Fabaceae). Current Science, 2006, 90(7): 960-967.

[66] Agostini K, Sazima M. Bird pollination of explosive flowers while foraging for nectar and caterpillars. Biothorica, 2006, 38(5): 674-678.

[67] Galloni M, Podda L, Vivarelli D, Quaranta M, Cristofolini G. Vistor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. Flora, 2008, 203(1): 94-102.

参考文献:

[11] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 2000, 45(3): 225-237.

[16] 陈高, 张蕊蕊, 董坤, 公维昌, 马永鹏. 常春油麻藤有气味花蜜及其生态功能. 生物多样性, 2012, 20(3): 360-367.

[17] 陆静梅, 刘友良, 历锡亮, 胡波, 庄炳昌, 朱长甫. 不同进化型大豆花的结构研究. 应用生态学报, 1997, 8(4): 377-380.

[25] 任明迅. 植物雄蕊合生的多样性、适应意义及分类学意义初探. 植物分类学报, 2008, 46(4): 452-466.

[42] 姚英娟, 薛东, 杨长举. 昆虫行为与信息化合物关系的研究进展. 华中农业大学学报, 2004, 23(4): 478-482.

[47] 龚燕兵, 黄双全. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. 生物多样性, 2007, 15(6): 576-583.