

DOI: 10.5846/stxb201410232078

皮华强, 权秋梅, 高辉, 黎云祥, 沈文文, 杨子松, 杨贵平. 锦鸡儿 (*Caragana sinica* (Buchoz) Rehd) 传粉生物学研究. 生态学报, 2016, 36(6): - .
Pi H Q, Quan Q M, Gao H, Li Y X, Shen W W, Yang Z S, Yang G P. Pollination biology of *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(6): - .

锦鸡儿 (*Caragana sinica* (Buchoz) Rehd) 传粉生物学研究

皮华强¹, 权秋梅¹, 高 辉¹, 黎云祥^{1,*}, 沈文文², 杨子松³, 杨贵平⁴

1 西南野生动植物保护教育部重点实验室, 西华师范大学, 南充 637002;

2 鱼龙小学, 南充 637000;

3 阿坝师范高等专科学校, 阿坝 623002;

4 唐家河国家级自然保护区, 广元 628109

摘要:对唐家河国家自然保护区内锦鸡儿 (*Caragana sinica* (Buchoz) Rehd) 的花期、访问者、有效传粉者种类及行为、花蜜分泌节律和繁育系统等进行定点观察和实验处理。结果表明:锦鸡儿单花花期约 5 天, 种群花期约 20 天。拥有以吸蜜为主的条蜂属 (*Anthophora*)、熊蜂属 (*Bombus*) 和太阳鸟属 (*Aethopyga*) 三种传粉者功能群。综合访花频率和花粉落置数, 茜条蜂 (*Pyganthophora rubricus* Dours) 和蓝喉太阳鸟 (*Aethopyga gouldiae*) 为主要有效传粉者, 熊蜂 (*Bombus*) 为次要有效传粉者; 蚂蚁 (*formicidae*) 和西方蜜蜂 (*Apis mellifera* Linnaeus) 为主要盗蜜者。套袋处理结果表明, 花蜜分泌日变化中, 最大花蜜量发生在 16:00 左右; 花蜜随单花花期变化中, 花蜜体积最大发生于单花第 5 天; 分泌均呈递增趋势。花蜜分泌节律与访花频率呈正相关。繁育系统检测显示, 花粉胚珠比为 3779 ± 320.92 , 柱头最适可授期在开花第 2—3 天; 结合不同授粉处理表明: 锦鸡儿自交不亲和, 需要传粉者, 为蜂媒兼鸟媒植物。

关键词:锦鸡儿; 传粉者功能群; 繁育系统; 传粉效率; 花蜜

Pollination biology of *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd

PI Huaqiang¹, QUAN Qiumei¹, GAO hui¹, LI Yunxiang^{1,*}, SHEN Wenwen², YANG Zisong³, YANG Guiping⁴

1 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, China West Normal University, Nanchong 637002, China

2 Yulong Primary school, Nanchong 637002, China

3 Aba Teachers College, Aba 623002, China

4 Tangjiahe National Nature Reserve, Guangyuan 628109, China

Abstract: The anthesis, visitors, pollinators and their behaviors, nectar secretion, breeding system of *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd were investigated in Sichuan Tangjiahe National Nature Reserve. The results showed that the flowering span of single flower and the population approximately lasted 5, 20 days for *C. sinica* (Buchoz) Rehd, respectively. Pollinator functional groups were consisted of *Anthophora*, *Bombus*, *Aethopyga*. According to comparing different pollinators of visitation frequency and pollen deposition on stigmas, the *Pyganthophora rubricus* Dours and *Aethopyga gouldiae* were primary efficient pollinators, *Bombus* was secondary efficient pollinator, formicidae and *Apis mellifera* Linnaeus were main robbers. The largest amount of nectar secretion of bagged flowers occurred at around 16:00 in diurnal, and the maximum volume of nectar occurred in fifth day, along with anthesis; All of them with an increasing trend. There was a positive correlation between nectar secretion and visiting frequency. Detection of breeding system indicated that pollen-ovule ratio

基金项目: 四川省科技厅应用基础项目 (2015JY0140); 西华师范大学科研启动项目 (11B016)

收稿日期: 2014-10-23; 网络出版日期: 2015-04-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yx_l@126.net

was about 3779 ± 320.9 . The most suitable time of stigma receptivity happened at 2—3 day after flowering. In conclusion, *C. sinica* (Buchoz) Rehd needed pollinators and belong to melittophilae and ornithophilous cross-pollinated.

Key Words: *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd; pollinator functional group; breeding system; pollination efficiency; nectar

传粉是植物有性繁殖的关键阶段,植物的种群扩散与传粉者息息相关,传粉对全球生物多样性具有重要应用价值。全球很多植物都属于泛化传粉(generalization pollination)^[1],在精细的时间尺度上,花蜜体积等变化可以保证一天中对一连串不同传粉者的吸引,有利于传粉系统泛化^[2];泛化传粉离不开较大的传粉者功能群(pollinator functional group)^[3]。虽按照典型的传粉生物学综合征(syndromes of pollination biology)^[4-5],即通过一系列花特征,包括报酬物可推断出传粉者^[6-7],但对传粉者功能群中不同种类传粉者传粉效率的研究是判断最有效传粉者最直接的证据,最有效传粉者的判断对植物的引种及种群扩展等十分关键。植物之所以能吸引传粉者,主要诱物就是花蜜,花蜜中的糖是传粉者携带和传播花粉的主要能源,花蜜能满足其能量需求^[8]。而且不同环境参数、花蜜产生动态、花蜜重吸收、访问者的取食行为、以及他们间的相互作用关系等促成花蜜现存量(Nectar standing crop)^[9],与传粉者相互依赖,反应传粉动态^[10];这显示出了花蜜分泌与传粉者的紧密关系,影响着植物的繁育系统。同时花蜜的分泌也会吸引来盗蜜者,盗蜜能改变花蜜的量,也能改变其质^[11-12]。因此,盗蜜可以增加花蜜的变化,从而影响传粉者的取食行为,最终影响植物的繁育系统。

锦鸡儿(*Caragana sinica* (Buchoz) Rehd)隶属于豆科(Leguminosae)锦鸡儿属(*Caragana* Fabr.),又名阳雀花、黄雀花等^[13]。其花、根、皮具较高药用价值,主要药用成分是生物碱、内脂类化合物、黄酮甙类、酚类物质和树脂等,主要有降压、抗炎等作用,同时也有一定的副作用,如影响细胞的免疫功能等^[14]。同时,锦鸡儿的花色鲜艳、花形较大且美观,有成为观赏价值较高的园艺植物的潜力。目前,有关其研究主要集中在生理、药理和分类等方面,而在传粉方面未有报道,更不系统。据初步了解,唐家河保护区内锦鸡儿种群分布相对较狭窄,锦鸡儿种群分布扩展迫在眉睫。因此本文以唐家河国家自然保护区内锦鸡儿为研究材料,探讨在自然生境中内锦鸡儿的传粉生物学,为有着众多种的锦鸡儿属传粉系统的研究打下基础。

1 材料与方法

1.1 样地生境

本次研究地点位于唐家河国家级自然保护区蔡家坝保护站附近山林(N: 32° 57', E: 104° 79'; 海拔: 1311m)。属亚热带湿润季风气候,年均气温 13.7℃,年均日照 1303 小时,年降雨量为 1100–1200mm,相对湿度 78%,年均无霜期 180 天^[15]。用 FIELDSCOUT3413 照度计和 KIMO HD100 温湿度计测得样地环境因子(光照、温度、湿度等)见表 1。

1.2 研究材料

研究材料经鉴定为锦鸡儿(*Caragana sinica* (Buchoz) Rehd)。

1.3 研究方法

1.3.1 花期观察

以套线标记法记录锦鸡儿的单花花期、种群花期。观察记录单花颜色变化及不同花颜色持续天数,不同种群花期花颜色比例。

1.3.2 访花者及访花频率观察

用昆虫瓶分别捕捉不同种类的访花者数只($n \geq 5$),制成标本,利用 IP67 测微尺测量其形态参数,并带回

表 1 实验地不同时间段的环境因子

Table 1 The environmental factors of experimental field in different times

时间 Time	温度(℃) temperature	相对湿度(%) relative humidity	光照强度($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) Light intensity
9:00	19.8	60.4	856
11:00	28.8	31.2	1080
13:00	31.1	30.5	1401
15:00	23.4	44.2	688
17:00	18.9	50.3	169

实验室对其种类进行鉴定。访问者访花时记录不同访花者的访花过程(包括:来访时间、停留时间、访花数、访花行为等)。同时,从 8:00–18:00,以小时为单位,以某一种群为观察对象,统计来访的不同访花者,连续多天观察,计算访花频率:总访花次数/总观察时间(小时),并以此统计访花高峰期的时间段。

1.3.3 花粉的落置与传粉效率

去雄套袋处理未开放的花,开花后揭袋,原地观察,传粉者访问后,立即剪下被访花的雌蕊放于离心管中,滴加 FAA 固定液保存。实验室内光学显微镜(LEICA DM500)下统计雌蕊上的花粉落置数。综合访花频率计算传粉效率:访花频率 $\times$ 花粉落置数。

1.3.4 繁育系统检测

1.3.4.1 花粉胚珠比(P/O)

随机摘取 10 个花蕾固定于 FAA 中,带回实验室。将每朵花的全部花药置于蒸馏水中,用玻璃棒挤散并定容于 1ml 的离心管中,充分摇匀后用移液枪取出 1ul 在显微镜下计数,重复 5 次,最后计算出每朵花的花粉数目。剖开相同花的子房,光学显微镜(LEICA DM500)下统计胚珠数目。每朵花的 P/O:该花花粉总数/胚珠数目。

1.3.4.2 柱头可授期检测

用联苯胺-过氧化氢法测定柱头可授性^[16]:将开花后不同天数的柱头分别完全浸泡在联苯胺-过氧化氢反应液中。若柱头具有可授性则柱头周围的反应液呈现蓝色并伴有大量气泡出现,否则无气泡产生且不变蓝色,对比确定自然条件下柱头颜色变化与柱头可授期。

1.3.4.3 不同授粉处理

初花期,随机挑选即将开放的花进行以下 6 种处理(每种处理 30 朵):自然对照,单花套袋,多花套袋,去雄套袋不授粉,去雄套袋人工异株异花授粉,去雄套袋人工同株异花授粉。果实成熟后统计座果率,将果实带回实验室统计结实率。

1.3.5 花蜜分泌节律检测

开花前做套袋处理。花蜜分泌日变化的检测:盛花期,分别在 5 个时间点:8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00 随机各取 10 朵花。花蜜分泌随单花花期变化的检测:取开花前 1 天至开花第 5 天的花各 10 朵,在固定时间段(9:00)用 1ul 和 5ul 的微量毛细管吸取每朵的花蜜,测量最后一个毛细管中花蜜所占长度,计算体积。

1.3.6 实验数据处理

本次实验的所有相关数据均用 Spss19.0 统计软件进行分析处理。

2 实验结果

2.1 花部形态与花期观察

2.1.1 花部形态描述

锦鸡儿花大而多,蝶形,分别有一对较大较宽的旗瓣和翼瓣,旗瓣合并向上平展开,翼瓣分离向下斜展开,有利于访花者“着陆”,龙骨瓣在两翼瓣之间;花开口向下,花基径较宽,钟状花萼大而深,能储存大量花蜜;花丝和花柱较长,雌雄同花,雄蕊和雌蕊包裹于两龙骨瓣内,雄蕊多枚,雌蕊一枚,开花后会暴露出雄雌蕊,且均向上翘,能更有效接触到传粉者。利用 IP67 测微尺测得锦鸡儿花部形态的一些具体参数指标详见表 2。

2.1.2 花期观察

锦鸡儿的单花花期为 5 ± 0.42 天,种群花期为 20 ± 2.15 天左右。花颜色随开花天数的推进变化明显:依次为黄色-橙黄色-橙红色(见图 1),开花第 1–2 天为黄色,第 3–4 天为橙黄色,第 4–5 天为橙红色。据此,可将单花花期分为 1、2、3 阶段。根据种群中总开花数和不同花颜色的比例可将种群花期分为开花前期、初花期、盛花期、末花期,分别处于开花期的第 0、1–4、5–15 和 16–20 天。

表 2 花形态各项参数值 (n=30)

Table 2 Various morphological parameter of flowers							
花总长/mm Flower length	萼筒高/mm Calyx height	旗瓣宽/mm Vexil width	翼瓣宽/mm Ala width	翼瓣距/mm Ala space	花柱长/mm Style length	花丝长/mm Filament length	花基径宽/mm Basal diameter
32.77±0.81	11.65±0.26	15.51±0.61	14.71±0.82	3.77±0.01	27.6±0.48	21.06±0.41	6.59±0.07

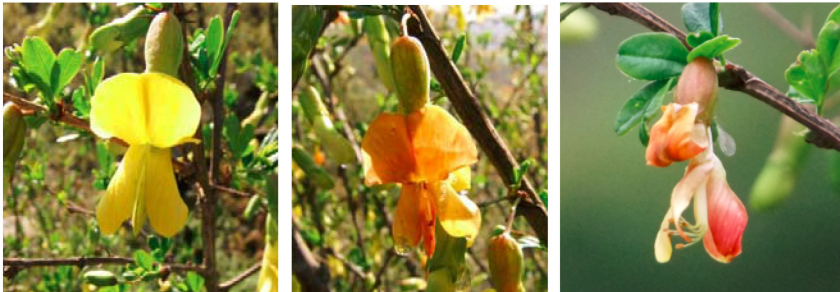


图 1 单花花期不同阶段,从左至右分别为 1、2、3 阶段

Fig. 1 The different phase of single flower, from left to right: one, two, three phase

2.2 访花者种类及其访花行为观察

2.2.1 访花者种类及形态

锦鸡儿访问者包括有 5 目 8 属 12 种。传粉者主要有黑颚条蜂(*Anthophora melanognatha* Cockerell)、茜条蜂(*Pyganthophora rubricus* Dours)、黄熊蜂(*Bombus flavescens* Smith)、黄纹熊蜂(*Bombus* sp)和蓝喉太阳鸟(*Aethopyga gouldiae*);盗蜜者主要为蚂蚁(*formicidae*)和西方蜜蜂(*Apis mellifera* Linnaeus)。熊蜂类较条蜂类体型大、喙较长,西方蜜蜂体型相对小、喙短。主要访问者形态参数见表 3。

表 3 主要访问者形态

Table 3 Morphological parameters of main visitors						
主要访问者 Main Visitors	体长/mm body length	头长/mm Head length	喙长/mm Tough length	头宽/mm Head width	肩宽/mm Shoulder width	喙长+头长/mm proboscis and head length
茜条蜂 <i>Pyganthophora rubricus</i> Dours	15.2±1.11	4.79±0.07	6.3±0.47	4.75±0.03	5.42±0.07	11.1±0.5
黑颚条蜂 <i>Anthophora melanognatha</i> Cockerell	15.17±0.25	4.53±0.01	4.74±0.01	4.77	5.04±0.01	9.27±0.12
黄熊蜂 <i>Bombus flavescens</i> Smith	17.92±0.43	5.66±0.2	7.81±0.62	4.61±0.03	6.61±0.1	14.06±0.44
黄纹熊蜂 <i>Bombus</i> sp	20.77±3.5	7.46±0.26	6.65±0.08	4.98	7.16±0.06	14.11±0.22
西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i> Linnaeus	10.58±0.26	3.61±0.12	3.09±0.22	3.67±0.01	3.74±0.17	6.39±0.23

注 1. 黄纹熊蜂: 为熊蜂属, 未鉴定种, 因其体型大, 背部有黄色粗斑纹, 此处简称“黄纹熊蜂”, 下同。
2. 由于蓝喉太阳鸟无法捕捉, 因此无法对其形态进行测定。

2.2.2 访花行为观察

条蜂和熊蜂具有较远距离的飞行能力, 偏好单花花期处于 1、2 阶段的花, 均停靠于花部的两翼瓣。条蜂(图 2 a-b) 每访一朵花停留时间 2.42±0.35s, 一般每次访 7.23±0.81 朵花, 最多可访 18 朵, 吸蜜时腹部末端接触雄、雌蕊。熊蜂(图 2 c-d) 每访一朵花停留时间 4.11±0.29s, 一般每次可访 5.69±0.60 朵花, 最多可访 12 朵, 吸蜜时腹部前端接触雄、雌蕊。条蜂和熊蜂访花时, 均停靠在两翼瓣上, 靠自身的重力使合闭状态的龙骨瓣张开, 露出雌雄蕊, 从而有效接触到它们的传粉部位。太阳鸟(图 2 e-f) 远距离飞行能力较蜂类更强, 停靠于树枝, 对不同阶段的花均感兴趣, 尤其是第三阶段的花, 停留时间长达 72.76±11.57S, 甚至数分钟, 访花 13.49±2.

41 朵以上,花粉会附着于其下颚。太阳鸟访花时,其长喙伸入花内部的同时下压,使龙骨瓣内的雌雄蕊外露,接触到其下颚。

西方蜜蜂(图 2 g-h)虽也会有吸蜜行为发生,但由于其喙短而萼筒深,因而更偏好盗蜜,其会在花背侧面的萼筒边缘将喙伸入花内部盗取花蜜,且偏爱 2、3 阶段的花,末花期会大量来访。蚂蚁(图 2 k)是另一主要盗蜜者,蚂蚁会将萼筒边缘撕咬开,深入花内盗取花蜜,停留时间可达一分钟以上,并会盗取多朵花,也偏好 2、3 阶段的花,末花期大量出现,不进行传粉。木蜂(*Xylocopa*) (图 2 j) 盗蜜系偶然事件,不传粉。食蚜蝇(*Syrphidae*) (图 2 i) 是主要吃花粉者,虽其停留时间较长,但来访次数少,且不能有效接触到雌蕊,传粉行为不突出,不是有效传粉者。

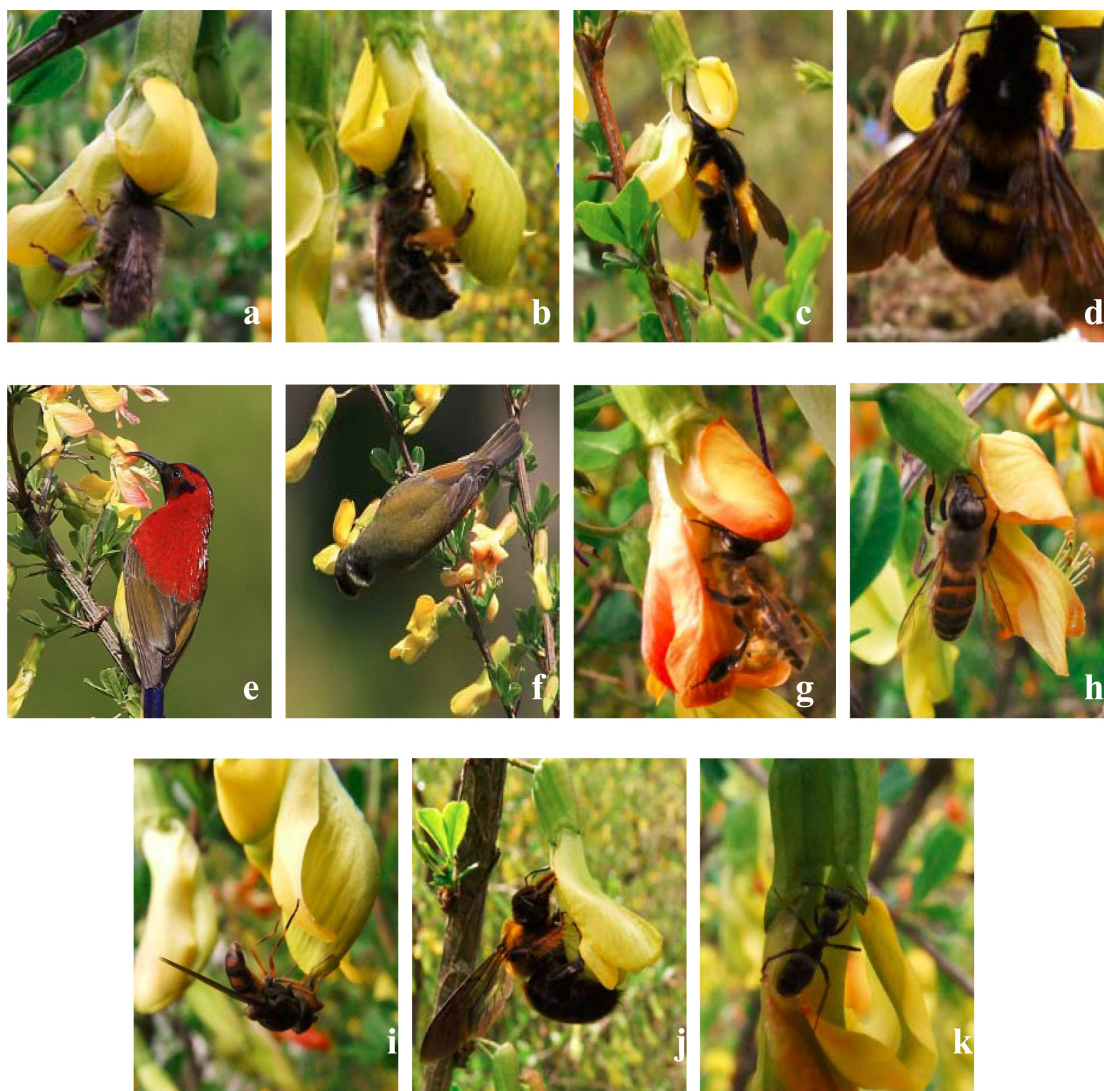


图 2 a.茜条蜂;b.黑颚条蜂;c.黄熊蜂;d.黄纹熊蜂;e, f.蓝喉太阳鸟(雄,雌);g, h.西方蜜蜂;i.食蚜蝇;j.木蜂;k.蚂蚁

Fig. 2 a. *Pyganthophora rubricus* Dours; b. *Anthophora melanognatha* Cockerell; c. *Bombus flavescens* Smith; d. *Bombus* sp; e, f. *Aethopyga gouldiae* (male /female); g, h. *Apis mellifera* Linnaeus; i. *Syrphidae*; j. *Xylocopa*; k. *formicidae*

2.3 访花频率

2.3.1 访花频率随种群花期变化

图 3A 结果显示,不同种群花期的访花高峰期均发生在 15:00–16:00;其中,末花期有两个时间段发生访花高峰,分别在 11:00–12:00 和 15:00–16:00。初花期-盛花期-末花期,总体访花频率呈递增趋势,且差异显著($F=5.785, P=0.005$)。图 3B 显示,不同访花者访花频率随种群花期变化明显,盛花期是访问者访花频率

的转折阶段,初花期和盛花期的主要有效传粉者为条蜂、熊蜂和太阳鸟,末花期的主要有效传粉者为太阳鸟,但同时出现大量的盗蜜者,蜜蜂和蚂蚁。随花期推移,访花者种类发生变化。

2.3.2 访花者平均访花频率

整个花期中不同访花者平均访花频率(每小时平均访花次数)的比较如图 3C,访花者中蜜蜂和蚂蚁的平均访花频率较高,分别为 $3.41\pm1.58,7.60\pm3.78$,但它们不以传粉为目的。传粉者中,茜条蜂平均访花频率最高为 2.27 ± 0.59 。不同传粉者在平均访花频率上差异显著 ($F=3.519, P=0.015$);多重比较表明,除黑颚条蜂与黄纹熊蜂差异不显著外,其余传粉者间的平均访花频率差异均显著(如表 4)。

表 4 不同传粉者的平均访花频率
Table 4 Average visiting frequency of different pollinators

传粉者 ZQPollinators	黄纹熊蜂 <i>Bombus sp</i>	黑颚条蜂 <i>Anthophora melanognatha</i> Cockerell	黄熊蜂 <i>Bombus flavescens</i> Smith	蓝喉太阳鸟 <i>Aethopyga gouldiae</i>	茜条蜂 <i>Pyganthophora rubricus</i> Dours
平均访花频率 (次/h) Average visiting frequency	0.83 ± 0.13^a	0.97 ± 0.38^a	1.20 ± 0.21^{ab}	1.47 ± 0.17^{bc}	2.27 ± 0.59^{cd}

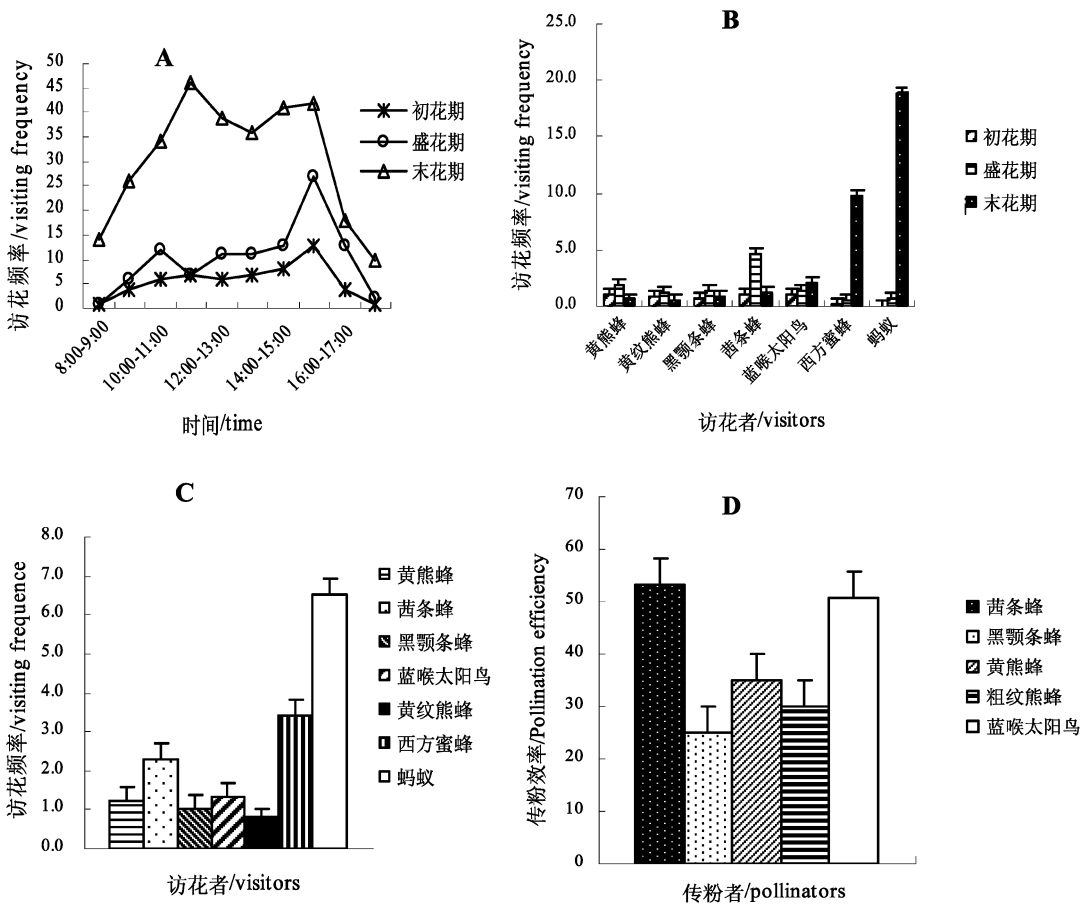


图 3 A.不同种群花期不同时间段的访花频率;B.不同种群花期访问者的访花频率;C.访问者平均访花频率/小时;D.主要传粉者的传粉效率
Fig. 3 A.Visiting frequency of populational anthesis in different times;B.Visiting frequency of visitors in different populational anthesis;
C.The average visiting frequency of visitors per one hour;D.Pollination efficiency of main pollinators

2.4 传粉者的花粉落置数

不同传粉者在花粉落置数上存在差异:单因素分析显示,不同传粉者间的花粉落置数差异显著 ($F=6.252, P=0.001$);多重比较可知,同一属内传粉者间的花粉落置数差异不显著,蓝喉太阳鸟与条蜂和熊蜂间

差异显著,熊蜂与条蜂间差异亦显著(如表 5)。蓝喉太阳鸟花粉落置数最多,为 40.56 ± 4.95 。

表 5 不同传粉者的花粉落置数
Table 5 Pollen deposition on stigmas per visit of different pollinators

传粉者 Pollinators	黑颚条蜂 <i>Anthophora melanognatha</i> Cockerell	茜条蜂 <i>Pyganthophora rubricus</i> Dours	黄熊蜂 <i>Bombus flavescens</i> Smith	黄纹熊蜂 <i>Bombus</i> sp	蓝喉太阳鸟 <i>Aethopyga gouldiae</i>
花粉落置数(粒/次) Pollen deposition	22.66±1.83 ^a	23.67±1.41 ^a	30.78±2.80 ^{ab}	31.44±1.88 ^b	40.56±4.95 ^{bc}

2.5 传粉者的传粉效率

综合访花频率和花粉落置数,茜条蜂与蓝喉太阳鸟为主要有效传粉者,传粉效率(访花频率×花粉落置数)分别为 55.94、53.62。不同传粉者间传粉效率见图 3D。

2.6 繁育系统检测

2.6.1 花粉胚珠比(P/O)

Cruden^[17]认为花粉数-胚珠比(P/O)能较好反映繁育系统的差异。观测结果表明,锦鸡儿花粉量变化幅度较大,约为 19600—72990 粒,平均每朵花的花粉量为 57860 ± 4024.67 粒,胚珠数为 8—15,平均胚珠数为 13, P/O 为 2290—5615,平均 P/O 为 3779 ± 320.92 。根据 Cruden 的标准判断,锦鸡儿属异花授粉植物。

2.6.2 柱头可授期检测

表 4 反应出,开花前期柱头不具可授性,开花第 2、3 天的柱头可授性最高,其余时间均较低,开花最后一天部分不具可授性。

表 6 锦鸡儿柱头可授性
Table 6 Stigma receptivity of *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd

单花开花时间/d Flowering time	开花前期 Before flowering	1d First day	2d Second day	3d Third day	4d Forth day	5d Fifth day
柱头可授性 Stigma receptivity	—	++	+++	+++	+	+/-

2.6.3 不同授粉处理下的座果率与结实率

自然状态下,锦鸡儿的座果率为 60.6%,结实率为 66.2%;单花、多花套袋和去雄套袋不授粉处理座果率和结实率均为 0;人工异株异花授粉座果率为 75.3%,结实率为 78.2%,人工同株异花授粉不结果。结果表明,锦鸡儿为异交结实,自交不亲和,不存在无融合生殖现象。

表 7 不同实验条件下的座果率和结实率
Table 7 Fruit setting rate and nutlet setting rate of *Caragana sinica* (Buchoz) Rehd under different experimental conditions

授粉处理 Pollination conditions	座果率(%) Fruit setting rate	结实率(%) nutlet setting rate
自然对照 Natural pollination	60.6	66.2
单花套袋 Flower isolation	0	0
多花套袋 Flowers isolation	0	0
去雄套袋,不授粉 Emasculation isolation without pollination	0	0
去雄套袋,人工异株异花授粉 Emasculation, isolation and artificial xenogamy	75.3	78.2
去雄套袋,人工同株异花授粉 Emasculation, isolation and artificial geitonogamy	0	0

2.7 花蜜分泌节律

2.7.1 花蜜分泌日变化

花蜜分泌日变化见图 6,花蜜取自开花第一天。日变化中,花蜜分泌于 16:00 达到最多,此时也正是传粉

者的访花高峰期,花蜜分泌随时间推进呈递增趋势。

2.7.2 花蜜分泌随单花花期变化

花蜜分泌随花期变化见图 7。结果表明:随花期推移,花蜜积累增加,花蜜分泌在花期最后一天分泌量最大,递增趋势明显;从不同开花阶段来看,在第三阶段花蜜量达到最大,随着开花阶段的推进,呈递增趋势。整个花期,花蜜持续分泌。

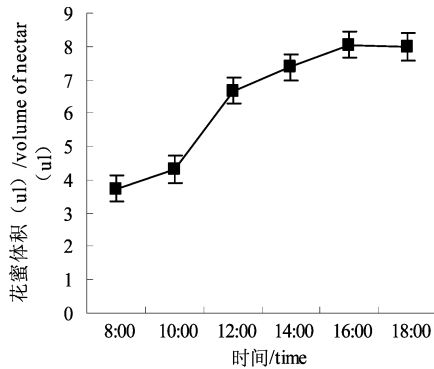


图 6 花蜜分泌日变化

Fig. 6 Diurnal variation of nectar secretion

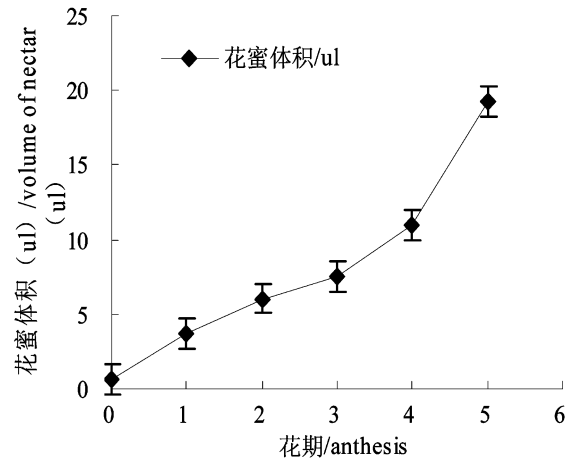


图 7 花蜜分泌随单花花期变化

Fig. 7 Variation of nectar secretion along with anthesis of single flower

2.8 花蜜分泌节律与访花频率的关系

花蜜分泌日变化与不同时间段访花频率的关系分析中(图 8A),由于在 18:00 时访花频率很低,故在相关性分析时忽略此时间段,结果显示,花蜜分泌量最大与访花频率最高的发生时间段一致,均发生在 16:00 左右,相关性显著($R=0.939$, $P=0.018$)。花蜜分泌随单花花期变化与不同种群花期访花频率的关系分析中(图 8B),将种群花期分为 4 个阶段:开花前期、初花期、盛花期、末花期,分别模拟对应单花开花天数:第 0、1-2、3-4、5 天,结果显示,花蜜分泌随单花花期的变化与不同种群花期的访花频率变化也一致,在开花最后一天和花末期达到最大,相关性极显著($R=0.998$, $P=0.002$)。综上表明,访问者访花与花蜜分泌节律息息相关。此外,花蜜体积达到最大的时间与末花期盗蜜者的大量出现时间吻合。

3 结论与讨论

3.1 花部特征与传粉者

锦鸡儿最明显的花部特征在于花多而大、花期较长、萼筒深、花部颜色鲜艳且随花期变化明显、花蜜量大,同时它又属于封闭式花,且花部结构较为稳固,支撑力强,这些特征都与访花者的来访有着密切关系,能吸引多种访问者的同时,还能支撑体型较大的访花者。花数、花形态、花期只是能吸引更多访问者的外在因素,同时花形态是适应传粉者的结果,因为传粉者框定了其花形态的进化^[18]。这方面,Nilsson^[19]的实验表明,吻长的提高导致花管深度的进化。在锦鸡儿中也有体现,其有着深萼筒,传粉者多具长喙,而且在其它形态参数上也能很好相互适应,比如,其有效传粉者均具有相对较长的身体长度,以保证能有效的接触到柱头等。锦鸡儿花颜色是能否直接吸引到传粉者重要因素,因为,花颜色能给不同访问者传递信号,花色随时间或空间的变化指引着传粉者的运动,减少了不必要的访问,同时提高了传粉效率^[20],对传粉有着积极意义。花部诱物和报酬与传粉者的觅食动力学的研究成为植物与动物协同进化研究的一条重要纽带,花所能给访问者提供的酬物,特别是花蜜,是访问者能进行访花和传粉的真正内在关键因素。锦鸡儿产生积累的大量花蜜对访问者来说是能量需求上的巨大吸引,花蜜是传粉者最普遍的食物报酬之一,花蜜中富含的营养,补偿了传粉者访花付

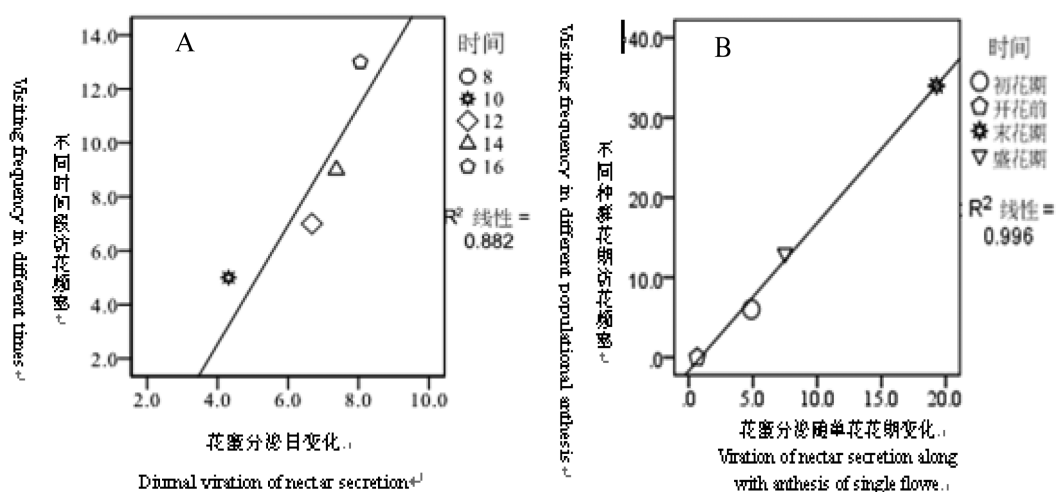


图 8 A. 花蜜分泌日变化与不同时间段访花频率间的关系 B. 花蜜分泌随单花花期变化和不同种群花期访花频率间的关系

Fig. 8 A. The relation between diurnal variation of nectar secretion and visiting frequency in different times B. The relation between variation of nectar secretion along with anthesis of single flower and visiting frequency in different populations

出的能量消耗^[21]。而锦鸡儿封闭开花样式能最大限度减少外部环境对花蜜的影响,主要是避免花蜜浓度的变化和细菌的入侵。

综上所述,锦鸡儿体现出了能适应多种访花者的适应性特征,表明其与访花者间的高度适应和协同进化,体现了进化上的成功。同时其所体现出来的泛化传粉也是其进化上的一种成功。这些成功的进化对其传粉成功和生殖适合度意义重大。

3.2 传粉者、传粉效率的比较

锦鸡儿的有效传粉者有多种,属于泛化传粉。传粉者之间有多种不同,除了形态上的差异,最主要的就是访花行为上的不同,对锦鸡儿而言,其均能很好适应。然而,从另一角度分析,不同传粉者间众多传粉生物学上的共同点会显得更为重要,如喙相对较长,以取蜜为目的,访花时间上相对一致,偏好较早阶段的花,有较为高效的传粉效率等,这些特征显示出了一定的趋同进化,同时与植物协同进化,有利于传粉系统的泛化,可以提高其生殖成功。此外,传粉者间的竞争对花蜜的分泌有着重要影响,使传粉者保持“饥渴而忠诚”^[22-23],而花蜜的变化影响其取食行为^[24];最终作用于繁育系统^[25]。

Suzuki 等^[26]认为要确定某种传粉昆虫的传粉效率,需要知道该种昆虫移出和沉降花粉的效率以及该种昆虫的访花频率。一般情况下,对于植物来说,更多的花被传粉者访问,即有着更多的传粉者和更高的访花频率,意味着更多的花能结实^[27]。有效传粉者的多少可以反应其泛化程度,而主要有效传粉者的确定对于植物种群的扩散及人工引种有着重要的实际意义。锦鸡儿不同传粉者的访花频率和花粉落置数差异显著,综合两方面因素来看,在众多传粉者中,茜条蜂和蓝喉太阳鸟能成为主要有效传粉者,但是,蓝喉太阳鸟虽然在初花期和盛花期有较多的来访,但由于其会更偏好 2、3 阶段的花,因而在末花期其访花频率最高,而末花期的花柱头可授性多处于较低或不可授状态,因此,蓝喉太阳鸟成为锦鸡儿的主要有效传粉者更多的是出于理论上的数据研究结果,综合其它因素,在末花期,或许其更主要的功能是辅助传粉,最大限度的保证生殖成功,但这并不否定它为锦鸡儿的有效传粉者。目前,关于条蜂和太阳鸟为有效传粉者的研究也有报道,比如,塔落岩茜芪主要传粉蜂的传粉效率研究等^[28]。但尚未见它们同时为某一植物有效传粉者的报道。这是新的传粉者功能群。

3.3 繁育系统

经 P/O 比检测和不同条件的授粉实验表明,锦鸡儿不能进行无融合生殖,为异花传粉,授粉过程依赖传粉者来完成。柱头可授期的长短能直接影响授粉过程能否在有限的开花时间内顺利完成。而传粉者对不同

阶段花的偏好同样对传粉有着重要影响,最终会反应在座果率和结实率上。锦鸡儿花柱头最适可授期发生在开花第 2、3 天,正好处于传粉者对花偏好的阶段,锦鸡儿的最适可授期与传粉者的来访时间是一致的,这也体现出锦鸡儿与传粉者之间的高级适应关系。而花蜜的分泌对繁育系统也有影响,一方面,花蜜现存量可以反应传粉者动态,如果传粉者访花很少,花蜜的分泌将加强^[29];另外,分析显示,花蜜分泌节律与访花频率间关系密切,呈正相关关系,花蜜的分泌影响着传粉者,进而作用于繁育系统。

3.4 花蜜分泌与盗蜜

花蜜的产生与传粉者的需求息息相关。在大多数时候,在传粉者开始取食时或者开花之前花蜜就开始分泌了^[30-32],比如夹竹桃科的 *Mandevilla pentlandiana*^[33]。一些植物的花蜜分泌可以持续整个花期直到凋零。比如 Galetto 和 Bernardello 在旋花科番薯属的 6 种植物中发现这种现象^[34]。锦鸡儿花数总量多、花蜜总量大,在开花之前已经开始分泌花蜜,且在末花期,花蜜仍然持续分泌,整个花期花蜜量不断累加,访问者不间断的访问是其原因之一。Cruden^[35]等就曾提出花蜜分泌停止的时间之一就是访问者停止访花。同时,数据显示,锦鸡儿花蜜分泌与访花频率存在密切关系,影响着其传粉动态,花蜜分泌量高时,访花频率亦高,反之,访花频率低。而在其他植物中是否有类似的结果,尚需更多的实验数据证明。另外,在末花期大量花蜜的积累也是盗蜜者选择来访时间的动机之一,同时,此时资源竞争压力也减小,有利于盗蜜者获取更多的花蜜。正是盗蜜者的大量来访,造成末花期有着非常高的访花频率。

对于盗蜜者的出现,一些相关的文章显示,盗蜜者对座果也许是有害、中立或者有利的^[36-37]。对于锦鸡儿而言,盗蜜者的大量出现对锦鸡儿的座果是有利的。因为,蚂蚁可以作为植物的防卫者^[38],锦鸡儿对蚂蚁的吸引与其它植物靠非花花蜜来吸引不同,它是靠末花期花内的大量过剩花蜜,这种方式有更大的花蜜诱惑,因而会更为有效,能吸引更多的蚂蚁,同时,此时锦鸡儿分泌的花蜜中也可能存在某种化学物质,对蚂蚁传递某种化学信号,吸引蚂蚁;在花末期,授粉已基本完成,此时,蚂蚁的出现能抵御外界食草类动物对锦鸡儿座果的干扰,从而保证顺利座果,提高座果率。西方蜜蜂也作为锦鸡儿的主要盗蜜者之一,它们的来访可以保证其获得自身能量需求外,还能让锦鸡儿过剩的花蜜不至于被浪费;同时,其中一部分也有传粉行为,这对锦鸡儿而言也有着积极的意义:即使是在末花期,授粉已基本完成,但在一定程度上能巩固授粉,为锦鸡儿的传粉成功增加一层保障。在此,展示出了锦鸡儿和盗蜜者之间存在高度的互惠互利关系。此外,关于末花期盗蜜者的大量来访或者盗蜜者取蜜时间是否具有选择性及对繁育系统的具体影响尚待进一步的研究。花蜜中相关成分的浓度变化与访花频率是否存在联系,及相关机理亦需更深层次的研究。

致谢:感谢我的导师黎云祥教授及权秋梅副教授和杨子松教授(阿坝师专)在实验指导、文章写作和修改过程中给予的巨大帮助,感谢唐家河国家自然保护区内领导的支持和协同完成实验的相关工作人员(杨贵平、魏俊、俞丹丽,以及鸟媒照片提供者马文虎等)的帮助,感谢中国科学院动物研究所牛泽清教授对传粉昆虫的鉴定!

参考文献(References):

- [1] 予茜, 张彦文, 郭友好. 传粉生物学常用术语释译. 植物分类学报, 2008, 46(1): 96-102.
- [1] 2] Corbet S A, Unwin D M, Prys-Jones O E. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecological Entomology*, 1979, 4: 9-22.
- [1] 3] Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, Dudash M R, Thomson J D. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics*, 2004, 35: 375-403.
- [1] 4] Vogel S. Blütenbiologische Typen als Element der Sippengliederung; dargestellt anhand der Flora Südafrikas. *Botanische Studien* 1954, 1: 285-547.
- [1] 5] Vander P L. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 1961, 15: 44-59.
- [1] 6] Faegri K, Vander P L. The principles of pollination ecology, 3rd edn. Oxford: Pergamon Press, 1979.
- [1] 7] Ollerton J, Watts S. Phenotype space and floral typology: towards an objective assessment of pollination syndromes. *Det Norske Videnskaps-*

- Akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie, 2000, 39: 149-159.
- [1]8] Nicolson S W. Nectar consumers: Nectaries and nectar. New York, Springer, 2007: 289-342.
- [1]9] Kearns C A, Inouye D W. Techniques for pollination biologists. Niwot, Colorado: University Press of Colorado, 1993.
- [10] Nepi M, Pacini E. Nectar production and presentation: Nectaries and nectar. New York, Springer, 2007: 167-214.
- [11] Maloof J E, Inouye D W. Are nectar robbers cheaters or mutualists? Ecology, 2000, 81: 2651-2661.
- [12] Irwin R E, Brody A K, Waser N M. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. Oecologia, 2001, 129: 161-168.
- [13] 中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志, 第42卷. 北京: 科学出版社, 1993: 15-21.
- [14] 李文亭, 周重楚, 师海波. 锦鸡儿的研究概况. 深圳中西医结合杂志, 1995, 5(4): 37-41.
- [15] 杨晓华. 岷山地区唐家河自然保护区生态旅游开发与保护研究. 成都理工大学. 硕士论文, 2005: 18-19.
- [16] Dafnia. Pollination ecology. Oxford Univ. Press, New York, 1992: 59- 89.
- [17] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 1977, 31(1): 32-46.
- [18] 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.
- [19] Nilsson L A. The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature, 1988, 334: 147-149.
- [20] Weiss M R. Floral colour changes as cues for pollinators. Nature, 1991, 354: 227-229.
- [21] Henrich B, Raven P H, Energetics and pollination ecology. science, 1972, 176: 597-602.
- [22] Klinkhamer P G L, De Jong T J. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. Oikos, 1993, 66: 180-184.
- [23] Willmer P G, Stone G N. Behavioral, ecological, and physiological determinants of the activity patterns of bees. Advances in the Study of Behavior, 2004, 34: 347-466.
- [24] Nicolson S W. Nectar consumers: Nectaries and nectar. New York, Springer, 2007: 289-342.
- [25] Levin D A. Pollinator foraging behavior: genetic implications for plants. In: Solbrig Oed. Topics in Plant Population Biology. New York: Columbia Univ Press, 1979: 131-153.
- [26] Suzuki K, Dohzono I, Hiei K, Fukuda Y. Pollination effectiveness of three bumblebee species on flowers of *Hosta sieboldiana* (Liliaceae) and its relation to floral structure and pollinator sizes. Plant Species Biology, 2002, 17: 139-146.
- [27] Thomson D J, Goodell K. Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. Journal of Applied Ecology, 2001, 38: 1032-1044.
- [28] 蒙艳华, 徐环李. 塔落岩黄芪主要传粉蜂的传粉效率研究. 生物多样性, 2007, 15(6): 633-638.
- [29] Zimmerman M. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: J Lovett Doust & L Lovett Doust (Eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. New York: Oxford University Press. 1988: 157-178.
- [30] Pleasants J M. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregate* (Polemoniaceae). American Journal of Botany, 1983, 70: 1468-1475.
- [31] Witt T, Jurgens A, Geyer R, Gottsberger G. Nectar dynamics and sugar composition in flowers of *Silene* and *Saponaria* species (Caryophyllaceae). Plant Biology, 1999, 1: 334-345.
- [32] Nepi M, Guarnieri M, Pacini E. Nectar secretion, reabsorption, and sugar composition in male and female flowers of *Cucurbita pepo*. International Journal of Plant Sciences, 2001, 162: 353-358.
- [33] Torres C, Galetto L. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 127: 207-223.
- [34] Galetto L, Bernardello G. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. Annals of Botany, 2004, 94: 269-280.
- [35] Cruden R W, Hermann S M, Peterson S. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: B Bentley, T Elias (Eds.), The biology of nectaries. New York: Columbia University Press, 1983: 80-125.
- [36] Maloof J E, Inouye D W. Are nectar robbers cheaters or mutualists? Ecology, 2000, 81: 2651-2661.
- [37] Irwin R E, Brody A K, Waser N.M. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. Oecologia, 2001, 129: 161-168.
- [38] Heads P A. Bracken, ants and extrafloral nectaries. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? Journal of Animal Ecology, 1986, 55: 795-809.