

## 海南三七(姜科)的食源性欺骗传粉

路国辉, 李新亮, 武文华, 刘宗莉, 王英强\*

(华南师范大学 生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室,  
广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 广州 510631)

**摘要:** 有花植物为繁殖成功, 进化出各种各样的花部特征来吸引传粉者, 如为传粉者提供花蜜、花粉、栖息地等, 然而在 33 科 146 属的被子植物中也存在着不提供任何报酬而欺骗昆虫为其传粉的现象。这种欺骗性传粉模式主要出现在高度进化的具有多样化传粉模式的兰科植物中。报道了在姜科植物中首次发现的食源性欺骗传粉模式。对姜科山柰属海南三七进行连续 2 年的传粉生物学观察和研究发现, 海南三七的花在早上 5:30~6:00 之间开放, 下午 17:00~18:00 左右闭合萎蔫, 持续大约 11~12 h。开花过程中花粉活性与柱头可受性均保持较高水平(>90%)。花粉/胚珠比率(P/O)为  $82.20 \pm 47.89$  ( $n=20$ )。木蜂是其主要的访花和传粉昆虫, 访花目的是吸取花蜜。海南三七虽有细长线形的蜜腺, 但并不分泌花蜜作为传粉昆虫访花的报酬, 采用食源性欺骗的方式欺骗木蜂为其传粉。繁育系统的研究表明广西弄化的海南三七居群主要是通过根茎进行无性繁殖。

**关键词:** 海南三七; 食源性欺骗; 克隆繁殖; 传粉生物学; 繁育系统

**中图分类号:** Q941, Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)01-0033-07

## Food-deceptive pollination in *Kaempferia rotunda* (Zingiberaceae)

LU Guo-Hui, LI Xin-Liang, WU Wen-Hua,

LIU Zong-Li, WANG Ying-Qiang\*

(Key Laboratory of Ecology and Environment Science in Guangdong Higher Education, Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

**Abstract:** Most animal pollinated plants for the success of reproduction have evolved a variety of floral morphological characters to attract pollinators, such as providing nectar, pollen, brood sites for the pollinators. However, non-rewarding flowers by deceptive pollination are found in 146 genera from 33 angiosperm families. These deceptive pollination patterns mainly appear in highly evolved orchid family which is renowned for its enormous diversity of pollination mechanisms. Recently, many kinds of pollination mechanisms and breeding systems were found in Zingiberaceae, such as delayed selfing mechanism, flexistylis and self-pollination by sliding pollen. Here a food-deceptive pollination mechanism in *Kaempferia rotunda* which was a new addition to the pollination systems in Zingiberaceae was reported. The pollination biology of *K. rotunda* was investigated in Nonghua, Guangxi Province in 2006 and South China Normal University Botanical Garden in 2007. The brilliant purple flowers open in the morning at about 5:30-6:00 and wither at 17:00-18:00, lasting for about 11-12 h. During anthesis, both pollen viability and stigma receptivity

收稿日期: 2010-04-17 修回日期: 2011-08-16

基金项目: 国家自然科学基金(30770376); 教育部科学技术研究重点项目(207084); 广东省自然科学基金重点项目(7117864); 高等学校全国优秀博士学位论文作者专项(2007B26)[Supported by the Nation Natural Science Foundation of China(30770376); Key Project for Science and Technology Research of Chinese Ministry of Education(207084); Key Program of Natural Science Foundation of Guangdong Province(7117864); Foundation for the Author of National Excellent Doctoral Dissertation of PR China(2007B26)]

作者简介: 路国辉(1981-), 男, 河南郑州人, 硕士, 主要从事植物繁殖生态学研究, (E-mail) lugh@senu.edu.cn.

\* 通讯作者: 王英强(1967-), 男, 广东广州人, 博士, 教授, 主要从事植物繁殖生态与进化生物学研究, (E-mail) wangyq@senu.edu.cn.

remained at a high level(>90%). The mean P/O ratio was  $82.20 \pm 47.89$  ( $n=20$ ). Our observations showed that carpenter bee (*Xylocopa* sp.) was the main pollinator, and visits flowers only for nectar. However, the flowers produce no nectar. We speculated that *K. rotunda* exploited food deceptive mechanism to attract pollinators. Breeding system experiments showed that there was rare fruit set in Nonghua population of *K. rotunda*, which indicated *K. rotunda* might abandon sexual reproduction for some form of clonal reproduction.

**Key words:** *Kaempferia rotunda*; food deception; clonal reproduction; pollination; breeding system

对于依靠昆虫传粉的植物来说,如何吸引昆虫为其传粉是提高其生存适合度的一个重要方面(Aragón 等,2004)。有花植物大多依靠花的颜色、大小、形状、气味、花蜜等吸引昆虫,其中花蜜是植物提供给传粉昆虫的一种最常见报酬物。花蜜一方面影响访花昆虫的访花行为,另一方面间接地影响花粉的散布和置落(Jersáková 等,2006a)。然而在自然界中也进化出了许多可以吸引昆虫为其传粉而不给它们提供报酬的植物类群。这些植物类群大多采用欺骗的方式吸引昆虫。目前这方面的研究主要集中在兰科(Orchidaceae)这一被子植物中进化程度较高的类群中。兰科植物利用各种欺骗性传粉机制(Deceptive pollination)吸引传粉者,包括食源性欺骗(Food deception)、性欺骗(Sexual deception)以及繁殖地欺骗(Brood site imitation)等(Jersáková 等,2006b)。大多数证据显示,促进异交是食源性欺骗的进化动力,但关于欺骗性传粉植物的适合度优势一直以来存在很多争论(Jersáková 等,2009)。

姜科(Zingiberaceae)是单子叶植物中蕴藏丰富观赏价值且较为进化的类群之一。近年来的研究发现姜科中存在雌花两性花异株、雄花两性花同株、雄性先熟和自交不亲和等多种性表达系统(Sakai 等,1998;Gao 等,2004;高江云等,2005)。在相对有限的传粉生物学研究中,姜科也展示出了一些独特的传粉和繁殖机制,在豆蔻属(*Amomum*)、山姜属(*Alpinia*)等植物中发现的花柱卷曲性运动被认为是植物界中一种独特的促进异交的行为机制(崔晓龙等,1995;Li 等,2001),在对黄花大苞姜(*Caulokaempferia coenobialis*)的研究中发现了植物界中一种全新的花粉滑动自花传粉机制(Wang 等,2004b)。这两种分别代表着植物繁育系统不同进化方向的机制同时存在于姜科植物中,说明了姜科植物具有多样性的传粉模式和繁育系统。在对姜科植物进行大尺度的传粉生物学观察研究中发现,姜科山柰属(*Kaempferia*)的海南三七(*K. rotunda*)存在食源性欺骗传粉模式。本文首次对这种姜科植物的食源性欺骗传粉模式进行报道,并主要探讨如

下问题:(1)海南三七的花设计和花展示是如何欺骗昆虫的?(2)海南三七的欺骗性传粉方式如何影响其繁育系统?

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究植物和研究地点

海南三七为姜科山柰属多年生低矮草本,具块状根茎,先花后叶。头状花序春季自根茎发出,花冠裂片线形、白色。侧生退化雄蕊白色或淡紫色。唇瓣蓝紫色、近圆形、深 2 裂至中部以下成 2 裂片(图 1:A)。药隔附属体 2 裂,呈鱼尾状。主要分布于我国云南、广西、广东和台湾等地,生于草地阳处或农田中(Wu 等,2000)。

本研究的野外观察和实验工作主要于 2006 年 4 月 23~28 日在广西那坡县百省乡弄化(105°34'916" E,23°13'151" N,海拔 841 m)和 2007 年在华南师范大学生物园进行。弄化居群位于山坡农田生态系统中,与田间杂草相伴而生(图 1:A);地处亚热带季风气候区,年均气温为 17~20 °C,年均日照时间为 1 754 h 左右,年均降雨量为 1 421.8 mm,无霜期长达 332 d。

### 1.2 研究方法

1.2.1 开花生物学特性观察 在广西弄化海南三七居群中,随机选取 20 株即将开花的植株进行标记,记录其单花及单株开花特性。从 07:00~19:00,每隔 2 h 观察测量每一朵花的雌雄蕊位置、花药开裂时间以及唇瓣和花冠的形态变化,每次重复 20 朵花并记录单株植物的每天每花序开花数。随机选取已开放的花 30 朵(每株 1 朵),用数显游标卡尺测量花各构件的大小。另移植 10 株即将开花的植株于住处(弄化村村民家中室外),观察海南三七晚上的开花情况。

1.2.2 花粉与柱头形态及花粉组织化学 随机选取刚开放的鲜花,从花药中采集新鲜花粉,直接在扫描电镜下观察花粉粒的形态特征并拍照。柱头在 4%的戊二醛溶液中固定,乙醇梯度脱水,冷冻干燥,粘

台,喷金,扫描电镜观测并拍照。采集新鲜的成熟花粉置于载玻片上,加一滴 I2-KI 或苏丹 III-IV 染色液,在显微镜下观察花粉粒的染色情况。若 I2-KI 染色后花粉呈现蓝黑色,则显示花粉含有淀粉质;若苏丹 III-IV 染色后花粉呈红色,则显示含有脂质(Dafni,1992)。

1.2.3 花粉活力与柱头可受性检测 从 07:30~17:30,每隔 2 h 采集不同发育时期的花备用。采用 MTT 法(Rodriguez-Riaño & Dafni,2000)分别测定花粉活性和柱头可受性,每次检测 20 朵花(每株 1 朵)。

1.2.4 单花花粉量、胚珠数和花粉/胚珠比率(P/O)的测定 随机选取即将开放的花蕾(花药未开裂)20 朵(每株采 1 朵),固定于 FAA 中,带回实验室备用。从花蕾中取下花药,用  $1.0 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$  HCL 软化花药壁,然后解剖花药,将花粉全部移入带刻度的离心管,蒸馏水定容至 1 mL。震荡器震荡 60 s 后,用移液枪吸取  $10 \mu\text{L}$  的花粉液滴于载玻片上。每花药重复 10 次,在体视镜下观察并统计花粉数。同时将子房置于载玻片上在体视镜下进行解剖,观察并统计胚珠数。每朵花的花粉/胚珠比率(P/O)用其全部花药中的花粉量除以其子房中的胚珠数得出。

1.2.5 蜜腺形态观察及花蜜分泌节律、花蜜含糖量(%)的测定 随机选取 15 朵盛开的花解剖出蜜腺,用数显游标卡尺测量蜜腺长度,并拍照。在实验室内用扫描电镜观察蜜腺形态(方法同柱头观察方法)。从 08:00~18:00,每隔 2 h 用微吸管分别测量花前套袋和不套袋花的花蜜分泌量,每次采摘 15~20 朵新花,然后用手持折光仪测定花蜜含糖量(%)。

1.2.6 访花昆虫及其行为观察 2006 年在弄化居群随机标记 10 株已开放的花序进行连续 3 d 的观察。从 07:00~17:00,每隔 2 h 统计 30 min 内标记的花序上各种昆虫的访花情况。对每种昆虫的访花行为进行描述并拍照,记录其种类、访问次数、停留时间、同一访花者每次访问的株数及同株花的数目,捕捉昆虫作凭证标本。

1.2.7 花粉管萌发实验 随机选取即将开放的花序套袋,花开后做如下处理:(1)人工自交(同株)授粉,授粉后套袋;(2)人工去雄后异花(异株)授粉,授粉后套袋。分别于授粉后 0.5、1、2、4、8、12、24 h 后取下雌蕊(每个时间段 $\geq 5$ 朵),置于 FAA 中固定备用。实验室内经乙醇梯度复水,NaOH 溶液透明,苯胺蓝染色,在荧光显微镜下观察、拍照,观察花粉管的萌发和生长情况并测量花粉管的长度。

1.2.8 人工授粉和繁育系统检测 2006 年对弄化居群和 2007 年对华南师范大学生物园的海南三七分别做如下处理(各处理 10~15 个花序,每花序处理 2~3 朵花):(1)自然对照,不作任何处理,挂牌直至结果;(2)花前套袋,开花后人工自花授粉,套袋;(3)花前套袋,开花后去雄、进行人工异花(异株)授粉,套袋;(4)对即将开的花去雄,套袋;(5)对即将开的花去柱头,套袋;(6)花前套袋,直至花朵凋谢。待结实后统计各种处理的结实率。

## 2 结果与分析

### 2.1 海南三七的开花生物学特性

海南三七花期为 4~5 月。单花花期 1 d,05:30~6:00 花瓣开始展开,在随后的 1 h 内唇瓣、退化雄蕊瓣相继展开,花完全开放(图 1:A),在这一过程中花药开裂,散发花粉。15:00 左右花冠开始萎蔫,到 17:00~18:00 左右花基本完全凋谢。在整个单花花期里,柱头和花粉囊顶端的位置基本不变,柱头始终高于花粉囊顶端  $1.00 \pm 0.27 \text{ mm}$  ( $n=29$ )。海南三七每株平均有  $1.60 \pm 0.91$  个花序( $n=55$ ),最多可达 5 个花序;每花序平均有  $7.20 \pm 2.39$  个花芽( $n=88$ )。每株同时开花数平均为  $1.91 \pm 1.66$  朵( $n=55$ ),一株同时最多开 9 朵。海南三七的花部数量特征见表 1。

表 1 海南三七花形态特征  
Table 1 Morphological characters of flowers of *Kaempferia rotunda*

花部构件参数 Floral parameters	样本数 Sample size	平均值± 标准差(mm) Mean±SD
唇瓣长 Length of labellum	30	50.13±3.89
唇瓣宽 Width of labellum	30	30.60±30.86
退化雄蕊长 Length of lateral staminode	30	50.03±4.26
退化雄蕊宽 Width of lateral staminode	30	15.40±1.65
花冠管长 Length of corolla tube	30	56.30±10.26
蜜腺长 Length of nectary	15	9.58±2.81
花粉囊长 Length of anther	30	7.53±0.56

### 2.2 花粉与柱头形态及花粉组织化学成分

海南三七的花粉不具萌发孔,花粉粒近球形,表面光滑,有少量粘性物质(图 1:C)。花粉组织化学检测结果表明:海南三七的花粉既含淀粉质又含脂质。柱头漏斗状,边缘密生缘毛(图 1:D)。

### 2.3 花粉活性、柱头可受性变化

在整个单花花期中,海南三七花粉活性和柱头

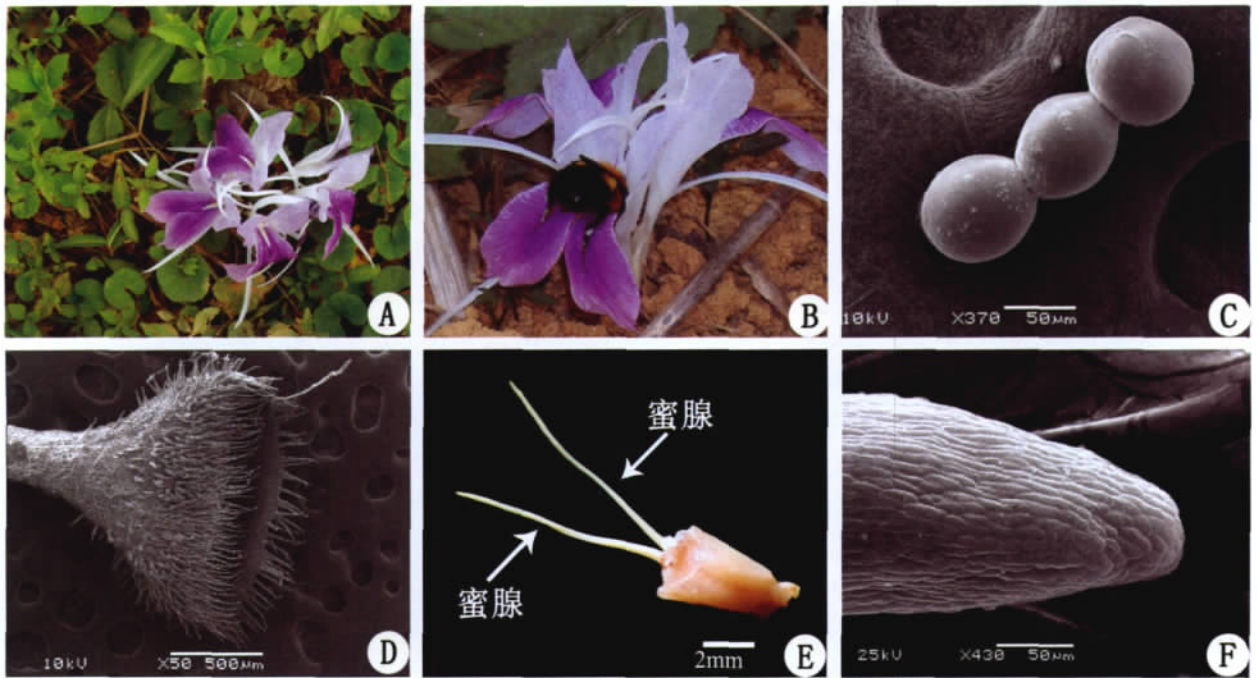


图 1 海南三七的花形态及访花昆虫

Fig. 1 Floral morphology and the pollinators of *Kaempferia rotunda*

- A. 海南三七的生境; B. 木蜂访花; C. 花粉粒(SEM); D. 柱头(SEM); E. 蜜腺; F. 蜜腺顶部(SEM).  
 A. Habitat of *K. rotunda*; B. A *Xylocopa* sp. visiting a flower; C. Pollen grains(SEM);  
 D. Stigma(SEM); E. Nectary of *K. rotunda*; F. Tip of nectary(SEM).

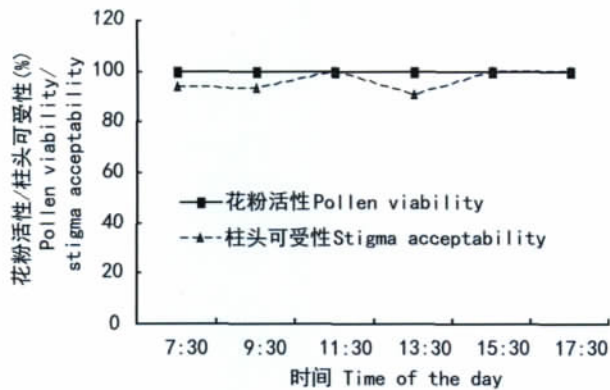


图 2 海南三七的花粉活性和柱头可受性变化  
 Fig. 2 Pollen viability and stigma acceptability of *Kaempferia rotunda*

可受性变化不大,花粉一直保持 100%活性,柱头的活性最低时也高达 90.9%(图 2)。

#### 2.4 单花花粉量、胚珠数及 P/O

海南三七的单花花粉量为  $1\ 736.50 \pm 1\ 039.32$  ( $n=20$ ),胚珠数为  $21.05 \pm 2.74$  ( $n=20$ ),花粉胚珠比率(P/O)为  $82.20 \pm 47.89$  ( $n=20$ )。

#### 2.5 蜜腺形态与花蜜分泌情况

海南三七具有很长的花冠管,平均为  $56.30 \pm$

10.26 mm(表 1),但花冠管腔内径极窄,仅容花柱穿过。在花冠管的基部有两个细长线形的蜜腺(图 1:E,F),长约  $9.58 \pm 2.81$  mm(表 1)。但在套袋处理和自然状态下的花中都没有检测到花蜜,说明蜜腺有功能性退化现象。

#### 2.6 访花昆虫的行为及其访花频率

在广西弄化居群中观察到的主要访花昆虫为木蜂(*Xylocopa* sp.)。木蜂访花时在唇瓣正前方着落,然后顺着两紫色唇瓣间的白色蜜导钻入花冠的喉部吸蜜(图 1:B)。木蜂体形较大,访花时其头胸部背面可同时接触到花药和柱头从而实现传粉。访花过程中未发现木蜂有采食花粉现象。木蜂访花时一般是连续访花,平均一次连续访花 12 朵,有时甚至多达 45 朵,每朵花上停留时间约 3~5 s。木蜂访花的高峰期集中在 11:00~14:00 之间(图 3)。

#### 2.7 不同授粉的结实率比较

为研究海南三七的繁育系统,分别对弄化居群(2006 年)和华南师范大学生物园居群(2007 年)做了人工控制授粉实验,结果发现无论是自然对照,还是自交、异交处理都没有结实( $n>30$ )。2006 年 7 月初在弄化居群调查时仅发现 2 粒种子。

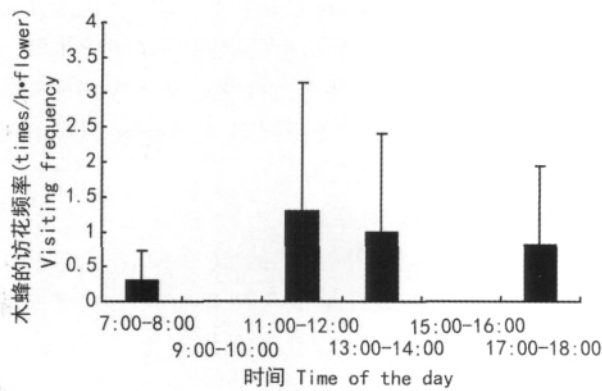


图3 木蜂的访花频率

Fig. 3 Visiting frequency of *Xylocopa* sp. to flowers of *Kaempferia rotunda* (Mean  $\pm$  SD,  $n=3$  d)

### 2.8 花粉管萌发情况

为探讨海南三七败育的原因,我们检验了自然状态下柱头上的花粉情况及花粉萌发和花粉管生长情况。结果显示,弄化居群海南三七 45.59% ( $n=83$ ) 的柱头上有花粉。无论是自花花粉还是异花花粉在授粉后 0.5 h 内均萌发(图 4:A),平均萌发生

度分别为 0.5 cm 和 0.47 cm。授粉 8 h 后,自交与异交的花粉管平均长度分别为 5.56 cm 和 3.15 cm (图 4:B)。在授粉后 12 h 后,自交花粉和异交花粉的花粉管都进入子房。说明在传粉、花粉与柱头的识别及花粉管萌发和生长方面不存在限制,海南三七的败育可能是子房内胚珠受精过程受阻或胚中途败育引起的。

## 3 讨论

### 3.1 海南三七的食源性欺骗传粉

花部诱物和报酬物与传粉者觅食的关系是植物和动物协同进化研究的一个重要内容(张大勇, 2004)。为了吸引传粉者,有花植物通过各种花部信号来预示隐藏的花粉、花蜜和油状物等报酬物(Jersáková 等, 2009)。花最主要的诱物是花部颜色、大小、形状以及气味(Aragón 等, 2004)。海南三七具有两片大的淡紫色侧生退化雄蕊瓣和一个蓝紫色的唇瓣,具有明显的虫媒花特征。在海南三七弄化居群中,木蜂具有一定的访花频率,说明海南三七

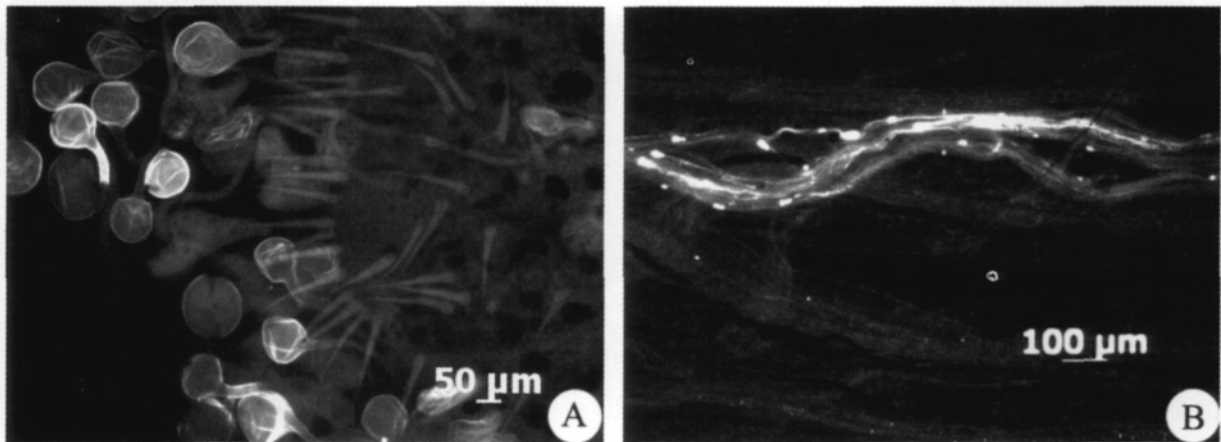


图4 海南三七的花粉管萌发情况

Fig. 4 Pollen tube growth of *Kaempferia rotunda*

A. 花粉在柱头表面萌发; B. 花柱中的花粉管。

A. Pollen grains on the stigma surface and pollen tubes penetrating the stylar tissue; B. Bundle of pollen tubes in style.

的花设计对木蜂是一种有效的视觉信号。我们对木蜂的访花行为进行了连续三天的观察,没有发现木蜂有采食花粉的行为,也没有发现木蜂在访完海南三七的花后有梳理花粉的现象。而木蜂在访完海南三七的花后,会紧接着访附近野牡丹居群的花。在访野牡丹的花时,我们观察到木蜂在野牡丹上有明

显的采粉行为和梳理头胸部背面花粉到花粉框的动作。所以对比木蜂在两种植物上的访花行为,我们认为木蜂是不采食海南三七花粉的。海南三七虽然有细长的线形蜜腺,但不能分泌花蜜为木蜂提供报酬,且海南三七的花冠管内径极细,仅容花柱从中穿过,所以在结构上海南三七也没有提供储存花蜜的

空间。目前,已经发现有 33 科 146 属的被子植物欺骗传粉者为其传粉而不提供任何报酬 (Renner, 2006; Jersáková 等, 2009)。在 7 500 种具有欺骗性传粉的植物中有 6 500 种为兰科植物 (Renner, 2006; Jersáková 等, 2006b)。兰科植物中欺骗性传粉方式主要有 5 种: (1) 食源性欺骗; (2) 模拟昆虫产卵场; (3) 为昆虫提供休息或取暖场所; (4) 利用膜翅目昆虫的防御领地行为 (Pseudoantagonism); (5) 拟交配方式 (Jersáková 等, 2006b)。形态上海南三七的花没有模拟昆虫的任何部位, 观察中也没有发现木蜂有交配行为和产卵动作, 因此可认为在海南三七中不存在拟交配和模拟产卵场的传粉系统。木蜂在海南三七上访花时一般连续访花, 且在每朵花上停留的时间很短, 所以海南三七也不存在为木蜂提供休息或取暖场所的传粉系统。植物欺骗传粉者来访花, 但并不提供任何报酬, 这种方式称为食源性欺骗传粉 (food deceptive) (Jersáková 等, 2006b)。在兰科中食源性欺骗传粉可分为两种: 一种是在形态或颜色上模拟同域、同期开花且有回报的花, 通常称为拟态; 另一种是通过自身的颜色和形态来吸引传粉者 (Jersáková 等, 2006b)。而在非兰科植物中的主要欺骗方式有: (1) 植物释放腐肉的气味以吸引埋葬虫或嗜尸性蝇类来取食或产卵 (主要在天南星科、马兜铃科、萝藦科、菌花科和大花草科发现) (Jersáková 等, 2009)。(2) 在棕榈科、菊科、葫芦科和肉豆蔻科的单性花植物中, 雄花为传粉昆虫提供花粉或花蜜作为报酬, 但雌花则不为昆虫提供报酬 (Jersáková 等, 2009)。海南三七先花后叶, 于早春季节开放, 且具有大而明显的花设计和花展示。早春开放这一特征是对接受刚经历休眠状态的本土昆虫探索性访花传粉的一种适应, 同时还可以降低与其他有报酬植物的竞争。先花后叶及具有大的花设计和花展示拥有对传粉者更加强烈的吸引信号, 是增加招引能力的一种进化适应。这些与 Jersáková 等 (2009) 总结的食源性欺骗传粉花的特征相吻合。海南三七为两性花, 没有浓烈的香味, 也没有腐肉的气味, 所以海南三七的欺骗方式与其他非兰科植物欺骗传粉的方式也不同。观察发现木蜂访花时一般会直接落在海南三七的唇瓣上, 然后顺着两蓝紫色唇瓣间白色的假蜜导钻入花的喉部。有文献报道, 蜂有三种视觉, 对绿色、蓝色或紫外线敏感 (张大勇, 2004)。海南三七的唇瓣为蓝紫色, 对木蜂是很强的视觉信号。唇瓣两裂片间的白色条纹, 在蓝紫色的

背景下对比极为明显, 所以推测海南三七是依靠其蓝紫色的唇瓣及唇瓣上白色的假蜜导来吸引木蜂为其传粉的。海南三七靠什么机制来维持木蜂的频繁访花, 其他居群或其他姜科植物是否存在同样的现象仍需进一步深入的研究。

### 3.2 海南三七的繁育系统

海南三七单株同时开花约 2~9 朵, 花药与柱头的间距仅有 1 mm, 且整个花期花粉和柱头都保持较高的活性, 所以木蜂访花时无法避免同株异花授粉和自花授粉现象, 应为兼性自交的繁育系统。海南三七的花粉胚珠比率为  $82.20 \pm 47.89$ , 参照 Cruden (1977) 和 Wang 等 (2004a) 的标准, 也支持海南三七的繁育系统为兼性自交。但人工控制授粉实验结果显示, 不管是自交还是异交都没有结实。在对弄化居群的调查中, 我们仅发现了 2 株当年种子萌发的实生苗, 所以我们推测弄化居群的海南三七主要进行无性繁殖, 有性繁殖的比例极低。随机检测弄化居群海南三七的 83 个柱头, 发现有 45.59% 的柱头上有花粉。花粉管萌发实验表明花粉管在柱头上可以正常萌发并进入子房, 可见在传粉、花粉与柱头识别及花粉管生长方面不存在明显的限制因素。文献报道海南三七的染色体数目有 3 种, 分别是 33 条、44 条和 54 条 (陈忠毅等, 1988; Wu 等, 2000)。弄化居群的海南三七结实率低是否与其染色体奇数有关还需进一步研究。自然界大多数植物同时拥有有性繁殖和无性繁殖, 姜科植物就是其中的一大类 (刘念, 2003)。有性繁殖和无性繁殖的相对重要性在物种间甚至在同一物种的不同居群间变化明显 (Eckert, 2002)。研究发现有些植物在部分生境或部分地理分布区内会放弃有性生殖而只进行无性繁殖 (Philbrick 等, 1996)。在克隆植物中, 有性和无性繁殖的平衡关系很大程度上受生物和非生物因素影响 (Philbrick 等, 1996)。例如, 花粉传播者、温度、种子发芽率和生长位点及基因遗传的作用等 (Barrett 等, 1993; 张大勇, 2004)。王洪义等 (2005) 对菊科植物刺儿菜 (*Cirsium setosum*) 研究也指出, 刺儿菜是一种常见的烈性多年生杂草, 具有很长的根状茎, 既可以进行种子繁殖也可以进行营养繁殖。自然情况下以种子繁殖为主, 在有性繁殖受到干扰或者环境条件不适宜时进行营养繁殖。海南三七的弄化居群位于人为干扰强烈的农田生态系统中, 经常的土壤翻动对于种子萌发的幼苗是一个很强的生存压力, 而由于克隆繁殖可以风险分摊, 所以无性繁

殖具有一定的进化优势。与海南三七弄化居群几乎放弃有性生殖相适应,海南三七进化出了不为传粉者提供任何报酬,依靠食源性欺骗的传粉方式。欺骗性的传粉方式可以减少传粉者在同一株植株上的访花数及在单花上的访花时间,进而降低自花授粉和同株异花授粉。另外,无报酬植物的花粉传播距离大于有报酬植物的花粉传播距离,从而可以促进异交(Jersáková 等,2006a)。这种欺骗性传粉方式一定程度上有利于避免海南三七同一克隆体间的自交,延长花粉流传播的距离,从而提高后代的生存适合度。这可能是海南三七欺骗木蜂传粉的一个进化优势。要深入探讨弄化居群的海南三七主要进行无性繁殖和欺骗性传粉并存的进化适应意义,还需要对不同居群的海南三七进行大量对比研究。

### 参考文献:

- 张大勇. 2004. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京:科学出版社
- Aragón S, Ackerman JD. 2004. Does flower color variation matter in deception pollinated *Psychilis monensis*(Orchidaceae)[J]. *Oecologia*, **138**:405—413
- Barrett SCH, Eckert CG, Husband BC. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations[J]. *Aqua Bot*, **44**:105—145
- Chen ZY(陈忠毅), Chen SZ(陈升振), Huang XX(黄向旭), et al. 1988. A report on chromosome numbers on Chinese Zingiberaceae(5)(国产姜科植物染色体计数(5))[J]. *Guihaia*(广西植物), **8**(2):143—147
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios; a conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, **31**:32—46
- Cui XL(崔晓龙), Wei RC(魏蓉城), Huang RF(黄瑞复). 1995. A preliminary study on the genetic system of *Amomum tsao-ko*(草果遗传体系的初步研究)[J]. *J Yunan Univ(Nat Sci)*(云南大学学报·自然科学版), **17**(3):290—297
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology: A Practical Approach[M]. London: Oxford University Press
- Eckert CG. 2002. The loss of sex in clonal plants[J]. *Evol Ecol*, **15**:501—520
- Gao JY(高江云), Ren PY(任盘宇), Li QJ(李庆军). 2005. Advances in the study of breeding system and pollination biology of gingers(Zingiberaceae and Costaceae)(姜科、闭鞘姜科植物繁育系统与传粉生物学的研究进展)[J]. *J Syste Evolu*(植物分类学报), **43**(6):574—585
- Gao JY, Zhang L, Deng XB, et al. 2004. The floral biology of *Curcumorpha longiflora*(Zingiberaceae): a ginger with two-day flowers[J]. *Am J Bot*, **91**(2):289—293
- Jersáková J, Johnson SD. 2006a. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid[J]. *Oecologia*, **147**:60—68
- Jersáková J, Johnson SD, Jürgens A. 2009. Deceptive Behavior in Plants. II. Food Deception by Plants; from Generalized Systems to Specialized Floral Mimicry[M]// Balu ? ka F. Plant-Environment Interactions, Signaling and Communication in Plants. New York: Springer-Verlag, 223—246
- Jersáková J, Johnson SD, Kindlmann P. 2006b. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids[J]. *Biol Rev*, **81**:219—235
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, et al. 2001. Flexible style that encourages outcrossing[J]. *Nature*, **410**:432
- Liu N(刘念). 2003. Diversity and conservation of Zingiberaceae in China(中国姜科植物的多样性和保育)[J]. *J Zhongkai Agrotech Col*(仲恺农业技术学院学报), **16**(4):7—11
- Philbrick CT, Les DH. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems[J]. *Bioscience*, **46**(11):813—826
- Renner SS. 2006. Rewardless Flowers in the Angiosperms and the Role of Insect Cognition in Their Evolution[M]. // Waser NM, Ollerton J. Plant-pollinator interactions from specialization to generalization. Chicago: University of Chicago Press, 123—144
- Rodriguez-Riaño T, Dafni A. 2000. A new procedure to assess pollen viability[J]. *Sex Plant Reprod*, **12**:241—244
- Sakai S, Nagamasu H. 1998. Systematic studies of Bornean Zingiberaceae: I. *Amomum* in Lambir Hills, Sarawak[J]. *Edinb J Bot*, **55**:45—64
- Wang HY(王洪义), Wang ZW(王正文), Li LH(李凌浩), et al. 2005. Reproductive tendency of clonal plants in various habitats(不同生境中克隆植物的繁殖倾向)[J]. *Chin J Eco*(生态学杂志), **24**(6):670—676
- Wang YQ, Zhang DX, Chen ZY. 2004a. Pollen histochemistry and pollen:ovule ratios in Zingiberaceae[J]. *Ann Bot*, **94**:583—591
- Wang YQ, Zhang DX, Renner SS, et al. 2004b. A new self-pollination mechanism[J]. *Nature*, **431**:39—40
- Wu DL, Larsen K. 2000. Zingiberaceae[A]. In: Flora of China [M]. Beijing: Science Press