

两种广西特有报春苣苔属(苦苣苔科) 植物传粉生物学研究

温放¹, 符龙飞², 韦毅刚^{1*}

(1. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541004)

摘要: 通过野外观察和室内试验,对两种广西特有的桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔的传粉生物学进行比较研究。结果表明:两种报春苣苔属植物花期从7月底至8月初;单花花期内花粉具有较高的活性,最高可达92.6%和94.5%;柱头可授性最高时可达90%和95%;花粉/胚珠比率(P/O)分别为 110.28 ± 17.45 和 229.65 ± 18.00 ;柱头与花药之间存在着空间隔离,可防止自花授粉;在单花花冠裂片张开后第3天,花药开始散粉,但雌蕊在花朵刚开始开放时已伸长,待第3天时柱头已伸长到位于花冠筒口部,高于花药,便于接受异花花粉;该两种植物均不存在无融合生殖现象;两种报春巨苣苔属植物均高度自交亲和,但很难发生自发的自花授粉,必须依靠外力,因此传粉媒介对于结实率有重要影响,自然条件下基本不发生自花授粉;在自然状态下结实率明显低于两种人工授粉的结实率;小蜂和淡脉隧蜂是目前已知仅见的两种传粉者。

关键词: P/O值; 传粉生物学; 繁育系统; 桂林小花苣苔; 阳朔小花苣苔

中图分类号: Q944.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)05-0571-08

* *Pollination biology of Primulina repanda* var. *guilinensis* and *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*

WEN Fang¹, FU Long-Fei², WEI Yi-Gang^{1*}

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China;* 2. *College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China*)

Abstract: Study on pollination and breeding system of two endemic species of Guangxi, *Primulina repanda* var. *guilinensis* and *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*, were compared in this study in nature and laboratory. The results showed that the flowering period of two species was from the end of July to early August, the highest viability of pollens was respectively 92.6% and 94.5% in flowering time, the highest acceptability of stigma was respectively about 90% and 95%, the mean P/O value was respectively 110.28 ± 17.45 and 229.65 ± 18.00 . There was spatial separation between stigma and anthers could prevent self-pollination. After the single flower opened three days after opening of the lobes of single corolla, anthers began to release pollens. However, stigma would extend on the third day after the opening of corolla lobes so that it would locate at the orifice of corolla and was higher than anthers, and was easy to accept pollens. All of our experiments on two varieties of *Primulina* showed that they were self-compatible and there were no agamospermy. Tests showed that even if they were highly selfing affinity, it was very difficult to occur up spontaneous self-pollination because the pollination had to depend upon pollinator and bees. The percentage of setting seeds of two varieties in the nature was obviously lower than those by artificial pollination. Under natural conditions, two species do not self-pollinate. Chalcidi-

* 收稿日期: 2012-04-28 修回日期: 2012-07-23

基金项目: 国家自然科学基金(31260038); 广西自然科学基金(2011GXNSFB018050); 广西植物研究所博士启动基金(桂植业11003); 中国科学院西部之光人才培养计划[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31260038); Natural Science Foundation of Guangxi(2011GXNSFB018050); Science Research Starting Foundation for Doctors of Guangxi Institute of Botany(Guizhiye11003); West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences]

作者简介: 温放(1976-), 男, 广东梅县人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物分类学与相关研究, (E-mail) wenfang760608@139.com.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: weiyigang@yahoo.com.cn)

dae sp. and *Lasioglossum* sp. are only two known pollinators of two species.

Key words: P/O value; pollination; breeding system; *Primulina repanda* var. *guilinensis*; *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*

桂林小花苣苔 (*Primulina repanda* var. *guilinensis*) 和阳朔小花苣苔 (*P. glandulosa* var. *yangshuoensis*) 是两种广西特有的苦苣苔科植物,前者分布于桂林、阳朔、鹿寨、贺州等地,后者是最近发表的新变种,仅见于阳朔的石灰岩山洞洞口和石灰岩凹槽石壁上,两者都是典型的石灰岩分布植物,多分布于石灰岩岩洞洞内或洞口带,分布上具有一定的特殊性和局限性(温放等,2007)。这两种苦苣苔科植物最初属于原小花苣苔属 (*Chiritopsis*)。报春苣苔属 (*Primulina*) 最早为一单型属,仅报春苣苔 (*P. tabacum*) 1 种(王文采,1990;李振宇等,2004;韦毅刚等,2010)。最近,原唇柱苣苔属唇柱苣苔组、小花苣苔属、文采苣苔属的文采苣苔 (*Wentsaiboea renifolia*) 和罗城文采苣苔 (*W. luochengensis*) 被修订并入该属,报春苣苔属也因此成为了我国苦苣苔科植物的第一大属(Weber 等,2011;Wang 等,2011)。

新的报春苣苔属属下分类群变异十分丰富,既有因花大色艳,极具观赏价值而被科研院所和高校研究部门引种利用的类群(温放等,2007;温放,2008;温放等,2008);也有一些为适应特殊的生态环境而在花结构上发生了变化的类群,如这些具有微型化花朵形态的原小花苣苔属。目前关于这两种广西特有植物的研究仅包括了新变种发表的简单描述和一些离体快繁技术等报道(温放等,2007;黄宁珍等,2010)。阳朔小花苣苔的濒危等级根据 IUCN

(2011) 的标准被推荐为极危 (Critically Endangered, CR DE), 而桂林小花苣苔也因为传统的治疗肺结核的中药原药, 由于民间过度采集加之生态恶化严重, 目前被评定为易危 (Vulnerable, VU A1abcd+E) (韦毅刚等, 2010; 李振宇等, 2004, 黄宁珍等, 2010)。对这两种珍稀濒危植物的繁育系统和传粉生物学方面进行比较研究, 旨在揭示其自然繁殖规律, 为这两种植物的保护以及引种栽培和杂交育种等提供科学依据。

1 材料与方法

桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔均为多年生草本, 叶基生; 花均较小, 子房狭卵球形, 蒴果长卵球形; 植株具有特殊香气, 但花无特殊气味; 花期 7~9 月。两者的花朵均为白色, 所不同的是桂林小花苣苔花朵常为白色, 即使内侧下方的喉部也常为白色, 偶有具有浅红色至褐红色的两道导蜜线, 而在阳朔小花苣苔, 花冠筒内部则为紫褐色, 且导蜜线在每一朵花中都有出现, 有时整个花冠筒内侧密布紫褐色或红褐色的斑点。两种的花冠均较小, 中部稍微略有膨胀; 檐部二唇形, 上唇 2 深裂达基部, 下唇浅裂至深裂; 雄蕊 2 枚; 花药顶端黏连, 无毛; 退化雄蕊 2~3 枚; 子房卵球形; 柱头倒梯形, 先端 2 浅裂。两者区别见表 1。

表 1 桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔的主要区别

Table 1 The main differences of *Primulina repanda* var. *guilinensis* and *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*

区别特征 Characteristic	桂林小花苣苔 <i>Primulina repanda</i> var. <i>guilinensis</i>	阳朔小花苣苔 <i>P. glandulosa</i> var. <i>yangshuoensis</i>
叶 Leaf	草质, 椭圆形或宽卵形, 叶缘浅波状	稍肉质, 肾形或圆形, 叶缘 8~16 浅裂裂片宽卵形或圆形
聚伞花序 Cyme	3~4 条; 花序梗 3~14 cm, 被淡褐色柔毛	4~8 条或更多; 花序梗 7~18 cm, 被白色极短腺状柔毛
花 Flower	白色, 长约 8 mm, 花冠筒为筒形, 长约 6 mm	白色带紫晕或浅紫褐色, 长 11~13 mm, 花冠筒粗筒状, 长约 7~8 mm

1.1 试验材料与地点

1.1.1 野外观察与试验样地 桂林小花苣苔的野外观察与试验地点位于广西桂林市市区的南溪山公园内石灰岩山岩洞口 (110°17'13" E, 25°14'57" N, 海拔 198 m); 阳朔小花苣苔则在阳朔县县城周边该新变种发表的模式产地 (110°27'14" E, 24°44'53" N, 海拔 167 m) 进行相关野外观察与试验。

1.1.2 室内试验 在广西植物研究所植物引种与栽培实验室进行。

1.2 研究方法

1.2.1 开花生物学观察 2009 年与 2010 年的 7~8 月对两个物种的受监测居群在其开花期间监测所有的植物, 进行物候观察、记录并拍照。在两个物种的 2 个居群中分别选择 16 个植株进行观察, 观察时间

从早上 5:30 至夜间 19:00(超过下午 17:30 后无访花昆虫持续时间长度超过 1 h 为终止时间),每株 3 朵花,从第一片花冠裂片展开时开始,对其开花动态进行连续观察:开花当天每隔 1 h 观察 1 次,此后每天 1 次,直至柱头萎蔫。同时,采集不同花期的花朵,全面测量其花冠口部直径、花冠长度、花药长度、花丝长度、柱头高度、柱头长度、柱头至花药之间的距离(蒲高忠等,2008)。

1.2.2 花粉活性与柱头可授性检测 花粉活性采用 MTT 法测定(Rodriguez-Riano & Dafni,2000):将新鲜适量的花粉置于载玻片上待检,同时用经过高温烘烤杀死的花粉样品作对照。取少量 37 °C 预热的 MTT 溶液混入花粉样品中,充分混匀,静置风干后再重复置一次,干后在显微镜下观察并统计着色花粉粒和未着色的花粉粒数目(每片花粉数 > 500 粒,重复 10 朵花)。若花粉变蓝黑色则表明有活力,若无变化或黄褐色则表明为无活性。柱头可授性采用 3% 的双氧水(H_2O_2)检测法(Dafni,1992):将不同发育时期的新鲜柱头(30 朵花),完全浸泡在 3% 的双氧水反应液中,如果柱头具可授性则有气泡产生,否则无气泡产生。

1.2.3 花粉/胚珠比率(P/O)测定 (1)每个物种随机选择 2 个居群各 10 株植株,每株上选择花朵发育正常的花蕾(花朵裂片未打开以保证花药不曾开裂与散粉),用 FAA 固定后带回实验室备用。小心取出花药,用 1.0 mol/L 的 HCl 软化花药壁,在显微镜下解剖花药,用解剖针小心将花药内壁内的花粉粒小心全部剥离并将所有花粉移入 1 个 1 mL 的离心管内,小心定容到 1 mL,多次震荡均匀后用移液枪吸取 1 μ L 的花粉液于载玻片上,每个花药共制作 10 个同样的载玻片以供观察,在光学显微镜下仔细统计花粉数量;(2)将子房置于载玻片上,在解剖镜下细心解剖开子房,并将胚珠从胎座中解出,观察并进行计数统计;(3)每朵花的花粉/胚珠比率由花药中的花粉总数除以该花药所在的花朵的子房中的胚珠数而得出。

1.2.4 访花昆虫种类和访花行为的观察 传粉昆虫的行为观测选择在 2010 年与 2011 年的 7、8 月两种物种的盛花期进行,使用 Arroyo 等(1985)的试验方法并参考龚雁兵等(2007)归纳的试验方法。在 6:30~19:00 的时间段内每一居群随机选择某一生长发育健壮的单株后,持续记录 3 d,标记正在开放的花并实时记录昆虫访花时间、昆虫数量、昆虫种

类、停留时间、同一昆虫在同一时间段内访问的花朵数量等数据,详细描述昆虫的访花行为,访花频率使用 Times Flower \cdot min⁻¹ 表示。根据昆虫的访花行为,如接触花药及柱头等,判定该类昆虫是否为有效的传粉者。昆虫捕捉后迅速置于 95% 乙醇溶液中杀死制成标本,带回鉴定。

1.2.5 繁育系统 根据预试验结果,在花朵花冠裂片未张开前,随机选择好位于不同花序上的花朵以便进行不同的处理(Dafni,1992),人工授粉时间均保证在花冠裂片张开后的第 4 天进行:(A)自然授粉(对照):不做任何处理,挂牌至试验结束,用于检测自然条件下的传粉状态;(B)无处理套袋:花冠裂片打开前套袋,直至花凋落,检测是否需要传粉者;(C)去雄套袋:花冠裂片张开前将花冠打开,仔细去雄,勿伤害到雌蕊,套袋,用于检测是否存在无融合生殖;(D)去雌套袋:花冠打开前将花冠打开,仔细去掉柱头部分,套袋,与(C)一样,用于检测是否存在无融合生殖;(E)人工同株异花授粉:在花开之前去雄套袋,花开后用同株成熟开放散粉的花进行人工授粉,并于授粉后套袋,检测自交亲和性;(F)人工异株异花授粉:花开套袋,观察到花冠裂片全部自然张开时去除花药,使用同一居群 10 m 以外的个体花药人工授粉,套袋,用于检测是否杂交亲和;(G)去雄不套袋:自然条件下的异花授粉,不套袋,去雄,自由传粉,用于检测自然状态下异花花粉对结实的贡献程度;(H)去花冠不套袋:在蕾期即去除花冠,不套袋,自由传粉,用于检测花冠对结实的贡献程度。由于居群内的数量均不多,以上每一个处理方法均为随机选择 10 个单株,每个单株上的 9 朵花进行标记,每个处理共有 90 朵花。

每个处理的结实率 = 果实数 / 花数 \times 100%。

1.2.6 统计与分析 使用 SPSS18.0 统计分析软件中的 One-Way ANOVA 和 Post Hoc Tests-LSD 分析繁育系统处理 2 个物种居群内结实率差异,统计数据用平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 开花生物学特性

2.1.1 桂林小花苣苔与阳朔小花苣苔的开花物候与开花生物学综合特征 同一居群内不同的个体开花时间并不一致,洞穴口部向阳处或光照较为充足的区域植株花期开始较早,也结束得较早,两种均是如

此。分布于洞穴较深处的桂林小花苣苔个体植株营养生长旺盛,花期相对比向阳处的个体晚 1~3 周,花期结束也相对晚 1~3 周;阳朔小花苣苔多分布在悬崖下方较深的岩石凹槽处,上方往往荫蔽度较高,在阴处的植株花期也常比光照较为充足处的个体花期稍晚 1 周左右。2011 年,桂林小花苣苔的始花期最早始于 6 月 25 日,初花期为 6 月 26~30 日,盛花期为 7 月 1~25 日,末花期为 8 月上旬,最晚为 8 月 10 日;阳朔小花苣苔始花期最早始于 6 月 19 日,初花期为 6 月 20~25 日,盛花期为 6 月 26 日~7 月 20 日,末花期也为 8 月上旬,最晚为 8 月 2 日。两种植物的花序都为双花聚伞花序(图 1),具有相同的开花特征,大多情况下花序正中央最大的一朵花(F1)先开放,两侧的花(F2)随后依次开放,T 通常稍晚于 F 的花朵开放 2~3 d。两种小花苣苔属植物的花朵开放并无固定时间,但多见于清晨与傍晚(具体时间不定)开放;每天每株的开花数均与该株植株形成花序数量有关,桂林小花苣苔每个花序平均每天开花数在 2 朵左右,阳朔小花苣苔则为 3~4 朵;在盛花期,桂林小花苣苔健壮成株每个花序的花花朵数量较少,为 6 朵左右,阳朔小花苣苔较多,约为 18 朵;平均单花花期两者均约为 6 d;桂林小花苣苔平均每支花序可见花蕾数为 16 个,但可成花并开放的约为 10 个,而在阳朔小花苣苔,平均每支花序可见花蕾数为 36 个,可成花并开放的约为 20 个。

桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔花朵的蜜腺都已经退化,花朵并不产生特殊的气味,但两者的植株都出现了具有特殊香气,在报春苣苔属(以及原小花苣苔属)中为目前仅已发现这两种具有此类特殊气味的物种,这种独特的气味是否在一定程度上取代了花朵产生的气味以起到吸引昆虫等传粉者的作用?或者还有其它的作用?还需要更多的研究。

2.1.2 开花动态 两种小花苣苔花的开放并无固定于某一时段,一天中在不同时间均能观察到花朵的开放,单朵花从发育完全并透色的花蕾到花冠裂片完全展开约耗时 1 d,都是花朵下唇的右裂片先伸展张开,随后左裂片向左方展开,此时下唇的中裂片被上唇包住;3~5 h 后,上下唇裂片便会完全分离,各向上下展开,开放约 1 d 后,裂片完全展开,花朵正式开放。花瓣裂片全部打开后的第 1 天之内,雌蕊并不伸长,柱头两个裂片呈并拢状,浅绿色,位置略低于花药;第 2 天,柱头仍为浅绿色,略微左右分开,此时花药仍未出现裂开现象,但雌蕊已逐渐延长,柱

头生长至略高于花药的位置上;第 3 天,此时柱头伸长至已经完全伸过花药,并且位置常高于花药 0.8~1 mm,柱头裂片开始伸展,花药先端有裂隙出现;第 4 天,柱头变成浅绿白色,裂片开始分叉向下微弯;花药出现散粉;在没有得到昆虫或者人工授粉的情况下,柱头和花瓣可以维持此种状态约 2 d。从第 4 天开始,一旦柱头得以授粉,或未得到授粉的花在第 6 天左右,花冠裂片便开始出现萎蔫,柱头黏液消失,逐渐翻卷;次日花冠筒基部出现离层,风力或外力触碰下会自然脱落,此时花药干瘪,柱头呈浅黄褐色,向上略微翘起,开始干枯;单朵花开放的 7~8 d(未授粉)或 5~6 d(授粉)后,花冠筒会自然脱落,完成花朵开放的整个过程。果实成熟期限较短,1 个月左右蒴果便会自然开裂散种。两种小花苣苔属植物的单花开放过程基本一致。

2.2 桂林小花苣苔与阳朔小花苣苔的花粉活性和柱头可授性变化

两个种的花均属于雄蕊先熟的两性花,同时两者均属于亲缘较近的类群,因此尽管两者的花粉活性和柱头可授性存在一定的差异,但是总体上其变化趋势是比较相似的(图 2)。两者均为在花蕾期(花冠裂片渐次打开的前一天),花药内的花粉粒便已有活性检出,但此时雌蕊柱头裂片呈合拢状态,位置在花药的后方,同时花药并未裂开,两者没有接触机会;而花冠裂片张开的第 1 天,两者的花粉活性均已超过 10%,此后急剧上升,两个种均在第 4~5 天达到峰值,此时花药裂开,外力(传粉媒介或人工)稍触碰便散出大量花粉(超过 90%的花粉检出活性),并可维持 1 d 左右。滞后 1 d 后,雌蕊柱头裂片也伸长叉开,以增加接触花粉的机会,此时的柱头可授性亦是达到峰值。然后花粉活性开始下降,但其具有活性的花粉比率一直较高,甚至在花冠脱落后 1 d 至于数天的花粉都具有一定的活性,这为这两个物种的花粉的长期保存提供了事实依据。

2.3 桂林小花苣苔与阳朔小花苣苔的花粉/胚珠比率

桂林小花苣苔单花的花粉量(2.9 ± 0.38) $\times 10^4$,胚珠数为 264.20 ± 9.56 ,花粉/胚珠比率(P/O)为 110.28 ± 17.45 ;阳朔小花苣苔单花的花粉量为 $(3.16 \pm 0.21) \times 10^4$,胚珠数为 137.60 ± 11.98 ,花粉/胚珠比率(P/O)为 229.65 ± 18.00 。供试的两个物种花粉量与其同属近缘的黄花牛耳朵(*Primulina lutea*)(唐赛春等,2009)相比较少,这可能与其特化了的较小的花器官有关,花朵向微型化发展势

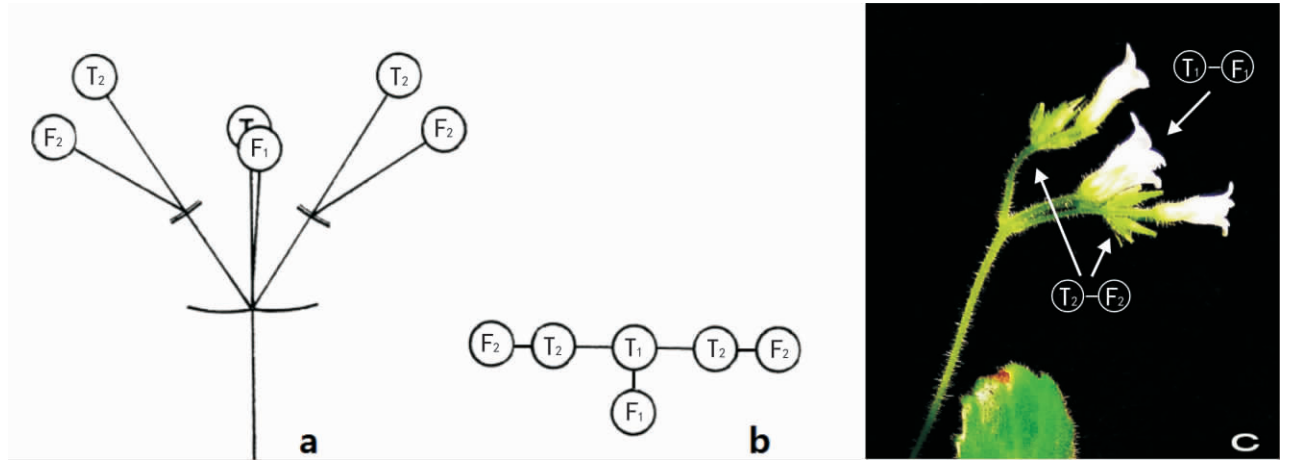


图 1 简化的 6 朵花的小花苣苔属聚伞花序图(引自 Weber, 1975) 以示花朵位置与开放顺序, T. 顶端花, F. 前端花; a. 花序正面观; b. 花序俯视图; c. 花序侧面观(桂林小花苣苔)。

Fig. 1 Illustration of cyme with simplified six flowers of chiritopsis for showing the location of flowers and the sequence of flower blooming, T. the top flower, F. the front flower; a. the frontal view of cyme; b. the overlook view of cyme; c. the lateral view of cyme (*Primulina repanda* var. *guilinensis*).

必影响花药大小,其所包含的花粉数量较少,胚珠数也就较少。

2.4 繁育系统

针对于此两种报春苣苔属植物的繁育系统的比较情况详见表 2。自然授粉的结实率在两个物种之间的差异并不显著,但均低于 45%;同时,人工同株异花授粉和人工异株异花授粉结实率均较高,能够产生较多的种子;去雄套袋与去雌套袋结实率均为 0;去雄不套袋结实率低于自然授粉的结实率水平,也低于人工授粉的结实率,而与无处理套袋差异不显著。

2.5 访花昆虫和访花行为

两种报春苣苔属植物的访花者仅见两种蜂类——小蜂科(Chalcididae sp.)和隧蜂科淡脉隧蜂属(*Lasioglossum* sp.)。尽管此两种小花苣苔的传粉者身体很小,重量较轻,但小花苣苔的花朵也十分细小,因此这两种小蜂访花时,均从以花朵口部以及下唇瓣(尤以中部的唇瓣裂片为多)为停落的驻足点,头部向筒部的纵深方向入口,然后顺着花冠筒向内爬行以取食花粉或花蜜。向内爬行的过程中,首先触碰到的是花冠筒口部伸长的已经成熟的,向下略弯的柱头,此时如果之前已经访问过其它的花朵,便可完成第一次花粉与柱头的触碰。访花者的停留时间很大程度取决于该朵花的花粉,它们停留之后即开始采集花粉,如果花药已开裂花粉已散出,它们很可能不会落下或在落下后马上飞离该朵花;如果花药完好或花粉未完全散出,则会停留较长时间完

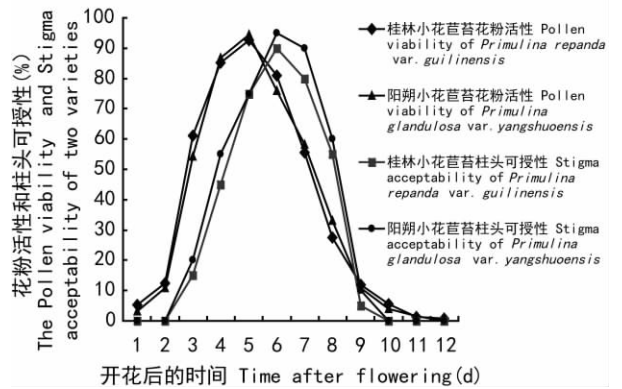


图 2 桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔的花粉活性与柱头可授性变化的比较 第 1 天,成熟花蕾透色;第 2 天花冠裂片张开;第 3 天,柱头伸长至高出花药;第 4~6 天,花朵盛开,花药开裂散粉,柱头卷曲叉开;第 7~9 天,花冠和柱头开始萎蔫;第 10 天以后,花冠脱落,柱头干枯。

Fig. 2 Comparision of pollen viability and stigma acceptability of *Primulina repanda* var. *guilinensis* and *P. glandulosa* var. *yangshuoensis* The 1st day: the mature bud appeared color; the 2nd day: the corolla lobes opened; the 3rd day: stigma extended and higher than anthers; from 4th to 5th day: corolla totally opened, anthers cracked and pollens scattered; from 7th to 9th day: corolla and stigma wilted; after 10th day: corolla drop off, stigma dried-up.

成采集行为,有时会腹部朝上抱着花药转动,花粉会积攒在虫体的胸腹部甚至背部。在这个过程中花药破裂散粉,在传粉者移动的过程中即可完成自花授粉,同时,而异花授粉可以发生在该访问者访问下一朵花之时。两种蜂类对同一植株上同期开放的花朵,尤其是同一花序上的花朵是随机的。两种小花苣苔的访花者之访花高峰期基本集中在 10:00~13:00,单花停留时间均为 3~8 s;小蜂和隧蜂的

表 2 桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔的套袋试验结实率统计 (%)
Table 2 Bagged test results (fruit setting percentage) of *Primulina repanda*
var. *guilinensis* and *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*

处理 Treatment	物种 Species							
	自然授粉 Open pollination	无处理套袋 Bagged, No emasculation	去雄套袋 Bagged and emasculation	去雌套袋 Bagged and stigma cut	人工同株 异花授粉 Artificial geitonogamy	人工异株 异花授粉 Artificial xenogamy	去雄不套袋 No bagged and emasculation	去花冠授粉 Corolla moved
桂林小花苣苔 <i>P. repanda</i> var. <i>guilinensis</i>	36.67±0.14b	6.67±0.08a	0	0	58.89±0.14c	91.11±0.11d	15.56±0.14a	1.11±0.03a
阳朔小花苣苔 <i>P. glandulosa</i> var. <i>yangshuoensis</i>	44.44±0.29b	4.44±0.07a	0	0	60.00±0.24b	87.78±0.10c	16.67±0.17a	2.22±0.04a

不同的字母表示在 0.01 水平上差异极显著。

Different letters present significant difference at 0.01 level.

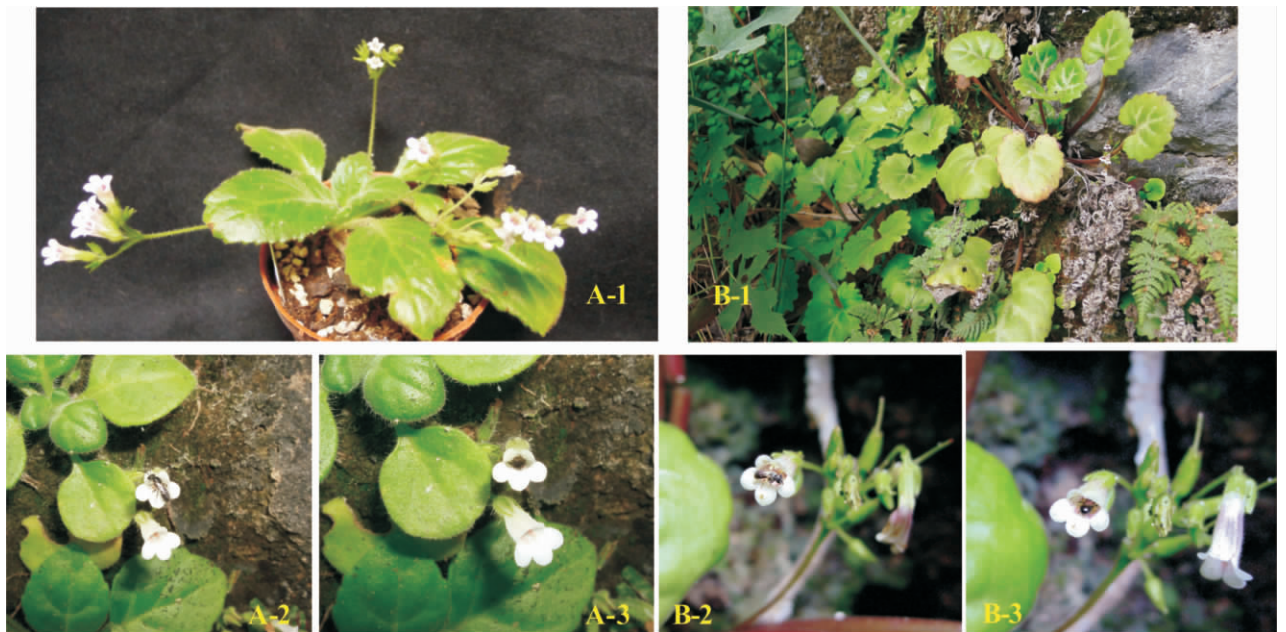


图 3 桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔与传粉昆虫 A. 桂林小花苣苔; B. 阳朔小花苣苔; 1. 植株形态; 2. 传粉蜂类停落花冠; 3. 传粉蜂类进入花冠 (抱着花药转动采集花粉)。

Fig. 3 *Primulina repanda* var. *guilinensis*, *P. glandulosa* var. *yangshuoensis* and their pollinators A. *P. repanda* var. *guilinensis*; B. *P. glandulosa* var. *yangshuoensis*; 1. Plants morphology; 2. The bees on the corolla are ready to enter corolla; 3. The bees enter the inside of corolla (Collecting the pollens).

访花频率在两种植物上是基本相同的,这可能是因为两种植物的花朵大小、结构相仿,甚至连植株产生的气味也相仿有一定关系(图 3)。

3 结论与讨论

3.1 花与花序的综合形态、开花过程与两种小花苣苔有效繁殖的关系

花形成花序后显然要比单朵花对昆虫的吸引程度大得多,甚至也大于单花效应的总和 (Mulligan

& Kevan, 1973),对于两种小花苣苔而言,其花朵大小与植株相比甚为悬殊,花序梗并不长,但花朵常簇生形成较大的花序团,因而有利于吸引传粉者造访。两种小花苣苔的单花开放时间并不确定,这可能是该科植物较普遍的开花特性,此现象在旧世界苦苣苔类群的黄花牛耳朵、瑶山苣苔以及新世界类群的 *Paliavana sericiflora* (Sanmartin-Gajardo & Sazima, 2005) 上都有发现。两种小花苣苔具有相似的开花特性,刚开放时,在柱头未张开并产生粘液前,柱头位于雄蕊(粘连的花药)的下方,尽管两个种都

是属于雄蕊先熟的类型,但是粘连的花药在未受到来自传粉者的外力作用下不会开裂,加之柱头此时并无活性,因此一定程度上减少了自花授粉的可能。花朵持续开放,柱头便不断伸长并逐渐成熟,待到柱头具有较高的可授性的时候尽管花粉的活性也日益增高,但此时花药由于粘连的缘故同样不会自发开裂出现散粉(两个种的花粉活性与柱头可授性变化见图 2),而柱头与雄蕊的空间位置已经发生了改变,柱头已经伸长至花药上方,同时进一步生长并过于花药到达花冠筒的口部位置。这种随着时间的递增改变雌雄蕊的空间位置的雌雄异位现象显然可以较大限度地限制自花授粉现象产生的可能。传粉者在这两种小花苣苔中的授粉行为有助于异花授粉。当传粉者落在花朵上时,以背部先触碰到已经成熟并下弯的柱头,此时如果传粉者之前已经访问过成熟的花朵,便可完成异花授粉;传粉者进一步向内深入的时候背部触碰粘连在一起的花药,此时花药受外力触碰裂开散粉,在其向后退出花朵时,接触到的是位于花药上方的柱头背面,减少了因花药裂开散粉而沾染到自身的花粉出现的自花授粉现象。因此,两种报春苣苔属植物的柱头行为是一种演化促进自花柱头接受异花授粉的机制,同时又具有避免同花雌雄干扰的功能。这与其同科不同属植物锈色蛛毛苣苔(*Paraboea rufescens*)演化出的单型镜像花柱特征不同(Gao 等,2006)。

3.2 传粉媒介与繁育系统

两种小花苣苔的花均较小,适应于较小的传粉者,除了植株均具有较为特殊的香气外,花并无芳香气味,单花寿命在未授精的情况下可维持 7~8 d,整个花序寿命甚至可长达 30 d,持续较长的整体开花时间和彼此交错进行的单朵开花时间有效地提高了植株在这一生殖进行期间能成功完成异花授精的成功率,同时有效降低了花期内较为常见的短期骤雨所导致的传粉者活动减少的不良影响(Buide 等,2002)。由于两种小花苣苔多生长在悬崖下方或者石灰岩洞穴内,因此即使是雨水也不会对其生殖行为产生太大的影响,最主要的影响因素还是源自不良天气导致的传粉者活动减弱。

从这两种小花报春苣苔的花朵结构特征上看,显示出了适应于昆虫传粉的特性,并且相对于其它苦苣苔科植物来说较小的花冠更显示出了其对某种或某类特化的传粉者的演化趋势,这一特质在这个类群(原小花苣苔属)内表现得十分清楚。我们在野

外持续了 2 a 的观察也证实了这一点,至少在这两种物种上,只有两种小型蜂类对其传粉。

小蜂在访花时,狭小压扁的狭小的花冠管使其必须沿着花冠筒进入。当访花者访问第 1 天的花时,只能将花粉带出,而雌蕊此时尚未伸长并成熟;当访花者访问其它天数的花时,进入花冠时首先接触到柱头,为柱头带来异花花粉,但花药轻微粘连的状态极易因为传粉者的进出导致破裂散粉,花粉落在传粉者背上,退出花冠时背部接触的是柱头的背面,一定程度上杜绝或减缓了自花授粉的发生。人工去花冠管实验表明,狭小稍呈压扁状的花冠管能有效提高柱头授粉量,推测是对石灰岩地区传粉昆虫缺乏的适应。而人工同株异花授粉和人工异株异花授粉试验证明,尽管两种试验结果在两种小花苣苔上存在着显著差异,但结实率均比自然授粉高,这表明该两种植物是高度自交可育的,但在自然的状态下,显然存在着交配限制。一旦去除花冠,两个物种的结实率均急剧下降,说明花冠的存在在两种物种的传粉过程中存在着重要的作用,针对其特有的传粉昆虫,失去花冠作为传粉者的降落平台,同时没有昆虫在进化花冠过程中挤压粘连花药导致散粉的效应,必然直接严重影响传粉与结实的成功率;另外,在花冠存在的前提下,由于花朵很小,所提供的花蜜很少甚至没有花蜜,花粉便成为传粉者唯一的回馈。因此在没有花药以供采集花粉的时候,传粉昆虫较少在花中停留减少授粉的可能性,使得结实率下降;而去除花冠后,结实率更为急剧地下降到与无处理套袋无显著差异(0.01)的水平,这说明花冠的存在对于吸引传粉者具有极其重要的作用。去雄与去除花冠的试验亦表明花药的存在与否,在自然状态下,与结实率之间的重要关系,这代表着这两个物种可能具有针对于某些传粉者的特化机制。去雄或去雌(切除柱头)试验表明两个物种不存在无融合生殖现象。无处理套袋试验的结果表明,尽管它们自交可育,但是也依赖于昆虫作为传粉媒介。

3.3 环境和生活史与繁育系统

植物的生活史以及种群的生育地理环境差异也会影响到其繁育系统,Crudén(1976,1977)的研究表明,演替初期的植物一般只存在两种授粉模式。即兼性自花授粉(Facultative Autogamy)和兼性异花授粉(Facultative Xenogamy),例如锦葵(*Malva neglecta*)(P/O=226)、马鞭草(*Verbena bracteata*)(P/O=327)等植物多为自花授粉。但有时常会出

现有小型授粉者如蜜蜂、蚂蚁等作为访花者实现异花授粉,进而出现或多或少的自然种内异花交配的杂交现象。这种现象在较为干燥的地区或在授粉者不确定的情况下尤为常见。显然,这种繁育模式十分有利于兼性自花授粉植物在逐渐演化后的、由不适宜到适宜的生境中进一步发展。环境因子对珍宝凤仙花(*Impatiens capensis*)繁殖系统的影响也表现出了这一特点(Waller, 1980):在不同的自然居群中,如果光照和湿度条件优越,居群内个体倾向于杂交;在低光、干旱环境下则倾向产生较多的闭花授粉花,此现象明显凸显出环境因子如亮度、湿度等对物种繁殖系统的影响。两种小花苣苔均生长在贫瘠的石灰岩山地,尤其生长在极为荫蔽的石灰岩洞穴洞口以及洞内,环境恶劣,光照及水分供应情况较为恶劣,根据目前连续两年的观测结果表明,仅有两种传粉蜂类为其访花者,访花高峰发生在上午至中午较短的时间段内,并且,访花频率均较低。对一些植物而言,缺乏传粉者是导致限制其有性繁殖的重要因素之一(Stenström, 1992)。由此可见,该两种小花苣苔植物可能是报春苣苔属内较为特化的类群,特化适应于石灰岩山地洞穴等荫蔽恶劣生境的植物。

3.4 繁育系统与分类之间的关系

繁育系统在进化上不稳定,即使在同一属甚至同一种内都有变化,P/O值在同属不同种和同种不同属间以及年度间也有较大变化。因此,P/O值与物种系统分类的相关关系目前研究较少。在鼠曲草族(Inuleae)中,可利用P/O值来反映其繁殖系统的差异,进而做为稳定的分类特征(Short, 1981)。然而,对大部份类群而言,P/O值只能做为繁殖系统的参考指针。郭艳峰等(2011)对后蕊苣苔属(*Opithandra*)的繁育系统进行了分析,在该属4个组植物中各选取1个代表种,对其进行传粉生物学及繁育系统研究,结果发现后蕊苣苔属植物具有非常复杂的传粉机制和繁育系统。实际上,后蕊苣苔属并不是一个自然发生的属,其可育雄蕊后置的性状可能是后天发育的(Möller等, 2011)。因此这一类群表现出如此纷繁复杂的繁育系统类型变化也是理所当然的了。

原小花苣苔属(*Chiritopsis*)已知的至少有14种3变种(王文采, 1980, 1996; 李振宇等, 2004; Pan等, 2010; Xu等, 2009; 韦毅刚等, 2011)。它们都具有相似的花器官结构特征,然而该属于今年进行的修订中,都被并入报春苣苔属(*Primulina*)(Wang

等, 2011; Weber等, 2011)。这既显示了这一普遍具有小型化的花朵的类群与具有大型花的原唇柱苣苔属唇柱苣苔组(*Chirita sect. Gibbosaccus*)之间较近的亲缘关系,又体现了它们所具有独特的、在形态上适应于某种特殊生境的这一类群的共性(Li & Wang, 2007)。本研究结果发现桂林小花苣苔和阳朔小花苣苔的P/O值分别为 110.28 ± 17.45 和 137.60 ± 11.98 ,显著少于前两者。这些表现出了彼此之间繁殖系统的差异,但是否可做为稳定的分类特征,还需要对整个新的报春苣苔属植物类群进行全面检测,同时只有进行大量的比较,才能更准确地从繁育系统的角度,来阐明P/O值与该属内具有相似或相异的宏观结构物种之间分类的相关关系。

参考文献:

- 王印政,李振宇. 2004. 中国苦苣苔科植物[M]. 郑州:河南科学技术出版社:261-281
- 韦毅刚,温放, Möller M,等. 2010. 华南苦苣苔科植物[M]. 南宁:广西科学技术出版社:492-526
- 温放. 2008. 广西苦苣苔科观赏植物资源调查与引种研究[D]. 北京:北京林业大学
- 温放,张启翔. 2007. 广西苦苣苔科野生观赏植物资源的调查、引种及现状分析[C]//2007年中国园艺学会观赏园艺专业委员会年会论文集:60-65
- 郭艳峰,王英强. 2010. 后蕊苣苔属(苦苣苔科)繁育系统的研究[C]//广东省植物学会第十九期学术研讨会论文集:21-22
- Armstrong JE, Irvine AK. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities[J]. *Am J Bot*, **76**(1):74-85
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities[J]. *Plant Syst & Evol*, **149**:187-203
- Buide ML, Diaz-Peromingo JA, Guitián J. 2002. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia*[J]. *Plant Ecol*, **163**:93-103
- Cruden RW. 1976. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence of ecotypic adaptation[J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **63**:277-289
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology*[M]. New York:Oxford Univ Press:1-57
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, **31**:32-46
- Gong YB(龚燕兵), Huang SQ(黄双全). 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects(传粉昆虫行为的研究方法探讨)[J]. *Biodiv Sci(生物多样性)* **15**(6):576-583
- Huang NZ(黄宁珍), Fu CG(付传明), Zhao ZG(赵志国), et al. 2010. Rapid propagation *in vitro* of *Chiritopsis repanda* var. *guilinensis*(桂林小花苣苔离体快速繁殖技术)[J]. *Chin Bull Bot(植物学报)*, **45**(6):744-750
- Li JM, Wang YZ. 2007. Phylogenetic reconstruction among spe-
- (下转第 668 页 Continue on page 668)

- 熊庆娥. 2003. 植物生理学实验教程[M]. 成都:四川科技出版社:37
- 滕雪梅. 2006. 淫羊藿栽培技术[J]. 经济作物, **11**:16
- Chen KK, Chiu JH. 2006. Effect of *Epimedium brevicornum* maxim extract on elicitation of penile erection in the rat[J]. *Urology*, **67**:631
- Du JF(杜建芳), Chen HS(陈海硕), Zhou L(周立), et al. 2009. Henan epimedium plant resources and cultivation technology(河南淫羊藿属植物资源及栽培利用技术)[J]. *J Henan Fore Sci & Technol* (河南林业科技), **29**(3):107-108
- Duan H(段浩), Yang J(杨军), Su ZX(苏智先), et al. 2004. Analysis on the causes of soil and water loss in Nanchong and the preventive and control measures(南充市水土流失成因分析及防治对策)[J]. *J Catastrophol* (灾害学), **19**(3):34
- Liu Y(刘玉), Li DH(李道红). 2006. *Epimedium koreanum* nakai forest in changbai mountains of bionic cultivation technology (长白山区朝鲜淫羊藿林下仿生栽培技术)[J]. *Agric & Technol* (农业与技术), **26**(5):103
- Luo P(罗培), Shen K(谌柯), Liu H(刘辉), et al. 2007. Land use change and driving forces in farming district of suburb: A case study in Gaoping district of Nanchong city(城郊农业区土地利用变化及动因分析——以四川南充市高坪区为例)[J]. *Res Sci* (资源科学), **29**(4):179
- Lu Y, Wang D, Hu Y, et al. 2008. Sulfated modification of *Epimedium* polysaccharide and effects of the modifiers on cellular infectivity of IBDV[J]. *Carbohydr Polym*, **71**:180
- Meng FH, Li YB, Xiong ZL, et al. 2005. Osteoblastic proliferative activity of *Epimedium brevicornum* maxim[J]. *Phytomedicine*, **12**:189
- Pan Y, Kong L, Li Y, et al. 2007. Icaritin from *Epimedium brevicornum* attenuates chronic mild stress-induced behavioral and neuroendocrinological alterations in male wistar rats[J]. *Pharm Biochem Behav*, **87**:1300
- Sun C(孙超), Lin CH(林昌虎), Zou JL(邹剑灵), et al. 2003. Preliminary report of epimedium plant experimentally(淫羊藿试种初报)[J]. *J Chin Med Mat* (中药材), **26**:544
- Sun L(孙禄). 2001. Effects of *Epimedium* cultivation under forest and medicinal(淫羊藿的林下栽培及药用)[J]. *Special Econom Anim Plant* (特种经济动植物), **3**:32
- Ward BJ. 2004. The Plant Hunter's Garden; the New Explorers and their Discoveries[M]. Portland: Timber Press, 134
- Wei DS(魏德生), Hu BC(胡宝成), et al. 2010. Preliminary report on tending planting test of *Epimedium wushanense* protection(巫山淫羊藿保护抚育种植试验初报)[J]. *Res & Pract Chin Med* (现代中药研究与实践), **24**(5):14-16
- Xu X(胥晓), Su ZX(苏智先), Li YX(黎云祥), et al. 1999. Analysis on fuzzy mathematics of forest communities at Jincheng Mountain in Nanchong region in Jialing River(嘉陵江流域南充金城山森林群落的模糊数学分析)[J]. *J Sichuan Technol Coll: Nat Sci Edit* (四川师范学院学报·自然科学版), **20**(2):182

(上接第 578 页 Continue from page 578)

- cies of *Chiritopsis* and *Chirita* sect. *Gibbosaccus* (Gesneriaceae) Based on nrDNA ITS and cpDNA trnL-F Sequences[J]. *Syst Bot*, **32**(4):888-898
- Möller M, Middleton D, Nishii K, et al. 2011. A new delineation for *Oreocharis* incorporating an additional ten genera of Chinese Gesneriaceae[J]. *Phytotaxa*, **23**:1-36
- Mulligan GA, Kevan PG. 1973. Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds[J]. *Can J Bot*, **51**:1939-1952
- Niesenbaum RA. 1992. Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae)[J]. *Am J Bot*, **79**(5):495-500
- Pan B, Wu WH, Nong DX, et al. 2010. *Chiritopsis longzhouensis*, a new species of Gesneriaceae from limestone areas in Guangxi, China[J]. *Taiwania*, **55**(4):370-372
- Pu GZ(蒲高忠), Pan YM(潘玉梅), Lin CR(林春蕊), et al. 2008. Comparison on floral dynamic, pollen viability and stigma receptivity between *Chirita guilinensis* and *C. baishouensis* (桂林唇柱苣苔和百寿唇柱苣苔的开花动态及花粉活力和柱头可授性的比较)[J]. *Guihaia* (广西植物), **28**(3):320-323
- Rodriguez-Riano T, Dafni A. 2000. A new procedure to assess pollen viability[J]. *Sex Plant Reprod*, **12**:242-244
- Sanmartin-Gajardo I & Sazima M. 2005. Chiropterophily in *Sinningia* (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat pollination, but *P. sericiflora* is not yet[J]. *Ann Bot*, **95**(7):1097-1103
- Short PS. 1981. Pollen-ovule ratios, breeding systems and distribution patterns of some Australian Gnaphaliinae (Compositae; Inuleae)[J]. *Muelleria*, **4**(4):395-417
- Stenström M and Molau U. 1992. Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*; Phenology, mating system, and reproductive success[J]. *Arctic Antarct Alpine Res*, **24**:337-343
- Waller DM. 1980. Environment determinants of outcrossing in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)[J]. *Evolution*, **34**:747-761
- Wang YQ, Zhang DX, Chen ZY. 2004. Pollen histochemistry and pollen:ovule ratios in Zingiberaceae[J]. *Ann Bot*, **94**:583-591
- Wang YZ, Mao RB, Liu Y, et al. 2011. Phylogenetic reconstruction of *Chirita* and *Allies* (Gesneriaceae) with taxonomic treatments[J]. *J Syst & Evol*, **49**(1):50-64
- Weber A, Middleton DJ, Forrest A, et al. 2011. Molecular systematics and remodelling of *Chirita* and associated genera (Gesneriaceae)[J]. *Taxon*, **60**(3):767-790
- Wen F(温放), Zhang QX(张启翔), Wang Y(王越). 2007. A new variety of *Chiritopsis* (Gesneriaceae) from Guangxi, China—*Chiritopsis glandulosa* var. *yangshuoensis* (广西小花苣苔属(苦苣苔科)一新变种——阳朔小花苣苔)[J]. *Guihaia* (广西植物), **28**(3):290-291
- Wen F(温放), Zhang QX(张启翔), Wang Y(王越). 2008. Evaluation on ornamental characteristics and selection for promising species and varieties of *Chirita* and *Chiritopsis* plants in Guangxi (广西唇柱苣苔属和小花苣苔属植物的观赏性状评价与筛选)[J]. *Acta Horticult Sin* (园艺学报), **35**(2):239-250
- Xu WB, Liu Y, Gao HS. 2009. *Chiritopsis jingxiensis*, a new species of Gesneriaceae from a karst cave in Guangxi, China[J]. *Novon*, **19**:559-561