

DOI:10.3969/j.issn.1000-3142.2014.05.002

毛少利,周亚福,李思锋,等. 珍稀濒危植物狷实的开花特性与传粉生物学研究[J]. 广西植物,2014,34(5):582-588

Mao SL,Zhou YF,Li SF,et al. Flowering characteristics and pollination biology of rare and endangered *Kolkwitzia amabilis*[J]. *Guihaia*,2014,34(5):582-588

珍稀濒危植物狷实的开花特性与传粉生物学研究

毛少利*, 周亚福, 李思锋, 张莹

(陕西省西安植物园, 西安 710061)

摘要: 对迁地保护的珍稀濒危植物狷实的开花动态、花粉活力、柱头可授性、访花昆虫种类、访花频率、花粉与胚珠比(P/O)、异交指数(OCI)进行观测。结果表明:狷实的单花期约为7 d,种群花期约为14 d,花冠展开后2~3 h,花粉活力达到最高,约为90%,3 d后花粉基本不具活力。在整个单花期,柱头一直具可授性,花冠展开后第2天可授性最强。花粉与胚珠比(P/O)为(398.1±63.7),异交指数(OCI)为3,表明狷实是以异交为主,自交亲和的繁育系统,有时需要传粉者完成传粉过程。狷实的访花昆虫有10余种,以膜翅目蜜蜂科和隧蜂科昆虫为主,另外还有少量双翅目食蚜蝇科昆虫,偶见鳞翅目的柑橘凤蝶和长喙天蛾,其中以蜜蜂科蜜蜂属昆虫传粉效率最高。迁地保护的狷实未见结籽,其原因还有待于进一步研究。

关键词: 狷实; 开花特性; 传粉者; 传粉生物学; 繁育系统

中图分类号: Q944.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)05-0582-07

Flowering characteristics and pollination biology of rare and endangered *Kolkwitzia amabilis*

MAO Shao-Li*, ZHOU Ya-Fu, LI Si-Feng, ZHANG Ying

(Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Xi'an 710061, China)

Abstract: The floral dynamics, pollen viability, stigma receptivity, floral visitors and their behaviors, pollen ovule rate (P/O), outcrossing index (OCI) of *ex-situ* conservation rare and endangered plant of *Kolkwitzia amabilis* were studied. The main results were as follows: the anthesis of *K. amabilis* was about 7 days, the population flowering was about 14 d. Pollen viability achieved the maximum at 2~3 h after flowering, about 90%. After 3 days, no pollen viability was detected. Stigma shown acceptance during the entire anthesis and achieved the maximum at the second day after flowering. The pollen ovule rate (P/O) was 398.1±63.7 and the outcrossing index (OCI) was 3, the results indicated that the breeding system was outcrossing with partial self-compatibility and sometimes pollinators were needed. More than 10 species of insects were observed to visit the inflorescences of *K. amabilis*. The most common floral visitors were bees and halictids of Hymenoptera, also a small amount of hoverflies of Diptera and a few of bumblebees and lepidopteron, among which Apidae insects were the effective pollinators. No seed was detected in *K. amabilis* in the *ex-situ* environment, further study of which is still needed.

Key words: *Kolkwitzia amabilis*; flowering characteristics; pollinator; pollination; breeding system

对珍稀濒危植物进行迁地保护是防止物种灭绝的一种必不可少的辅助手段。植物迁地保护成功的

基本标准是保证植物在迁地保护环境能繁殖成功,进一步的标准是维持物种的遗传完整性(张扬

收稿日期: 2013-11-07 修回日期: 2014-01-20

基金项目: 国家自然科学基金(31200152); 陕西省科学院科技计划项目(2013K-23); 中国科学院“西部之光”人才培养计划项目(2011DF06)。

作者简介: 毛少利(1982-), 女, 河北成安人, 博士, 主要从事植物繁殖生态学及昆虫与植物协同进化研究, (Email) maoshaoli@126.com。

* 通讯作者

等,2011)。在迁地环境中,植物的开花特性与传粉昆虫种类及行为的变化对植物有性生殖成功有着重要影响(张洪芳等,2010)。另外,繁育系统涉及物种内对下一代个体遗传贡献的性表达的所有方面,指物种生殖过程中的所有特征和行为体系,是影响种群生殖成功、遗传多样性及其分布式样的关键生物学因素之一(Demauro,1993;予茜等,2008)。

猬实(*Kolkwitzia amabilis*),隶属于忍冬科(Caprifoliaceae)猬实属(*Kolkwitzia*),是我国特有单种属植物,多年生丛状野生灌木,花序繁密,色泽娇艳,观赏价值很高,产于山西、陕西、甘肃、四川、河南、湖北、安徽等省,自然分布区海拔 350~1 340 m,是秦岭山地植物区系的古老残遗成分种。猬实种群个体数目稀少,呈明显斑块状分布,自然状态下结籽率低、种子质量低劣,主要通过根蘖产生克隆植株进行繁殖(李智选等,2004;石晓东等,2005)。国家环境保护局 1982 年《中国濒危保护植物名录》将猬实定为三级稀有保护植物;1987 年被列为陕西省第一批地方重点保护植物(狄维忠等,1987);2010 年被国家林业局保护司列为珍稀濒危植物。关于猬实的研究主要集中于种群分布特征(李智选等,2004)、大孢子发生及其雌配子体发育(李智选等,1995)、胚胎发育(李智选等,2009)、种子特性(何志等,2008)以及组培快繁技术(邱艳昌等,2011)等方面,而对于猬实繁育系统和传粉生物学的研究报道较少。本研究利用定位观测、显微观察、生理测定等方法,对迁地保护环境中猬实的开花特性、繁育系统、传粉者及其行为等进行研究,为该物种的有效迁地保护、回归引种及就地保护提供理论依据。

1 研究材料与地点

1.1 研究材料

以陕西省西安植物园(1981 年引种于华山,7 株)和西北大学(引种地不详,2 株)迁地保护的猬实为研究对象。猬实为多分枝直立灌木,高达 3 m。伞房状聚伞花序具长 1.0~1.5 cm 的总花梗,花梗几乎不存在;苞片披针形,紧贴子房基部;萼筒外面密生刚毛,上部缢缩似颈,裂片钻状披针形,长 0.5 cm,有短柔毛;花冠基部甚狭,中部以上突然扩大,外有短柔毛,裂片不等,其中二枚稍宽短,内具黄色斑纹;花药宽椭圆形;花柱有软毛,柱头圆形,不伸出花冠筒外。花期 4—5 月。果实密被黄色刺刚毛,顶

端伸长如角,冠以宿存的萼齿。

1.2 研究地点

观测地点位于陕西省西安植物园(108°58' E, 34°13' N;海拔 429.3~445.6 m),距秦岭北麓 30 km。该园区年均气温为 13.4 °C,绝对最高温度 41.7 °C,绝对最低温度-20.6 °C,1 月份平均气温为 -0.8 °C,7 月份平均气温为 27.5 °C,年均降水量 604 mm,年均相对湿度 71%,年日照时数 2 065.6 h,无霜期 208 d(李思锋等,2007)。另外还观测了西北大学生物园内的猬实植株。

2 研究方法

2.1 花部特征与开花动态观测

随机选取 10 朵花,用游标卡尺对花的各部分进行测量。测量指标包括完全开放花的花冠筒、花柱和雄蕊长度、花冠直径,并计算各参数的平均数和标准差。在花序形成早期随机标记 90 个花序,对猬实花序中单花数量进行统计,并记录花序在整个花期的日开放进程。观测并记录单花的开放、雌雄蕊变化、散粉行为。

2.2 花粉活力、花粉离体萌发和柱头可授性检测

花粉活力的测定在盛花期进行。采用 TTC 法和荧光素二醋酸酯法(FDA)测定(胡适宜,1993)。开花第 1 天从早上 8:00 至下午 18:00,每隔 2 h 测 1 次,观测花粉活力的日变化。在盛花期随机选择数个花序标记当天开放的花朵并套网袋,每天定时取 5 朵标记花朵检测花粉活力变化。

花粉离体萌发的培养基配制参照 Brewbaker 和 Kwack 的方法(胡适宜,1993)。在 25 °C 下,培养 12 h 后统计花粉萌发率(当花粉管长度至少与花粉直径相等时被认为是萌发);萌发率=萌发花粉数/观察花粉总数。

盛花期随机取发育时期一致的花,花冠展开后的不同时期各取 10 枚柱头,采用联苯胺—过氧化氢法测定其可授性(Dafni,1992)。采用 0.1% 水溶性苯胺兰染色法,检测花粉在柱头上的萌发及生长。

2.3 异交指数(OCI)和花粉胚珠比(P/O)的估算及人工授粉实验

按照 Dafni(1992)的方法进行花序直径及有关行为的测定,计算 OCI 值,并据此评判猬实的繁育系统类型。采用吕文等(2010)的方法进行花粉数目和 P/O 估算,依据 Cruden(1977)的 P/O 标准评判

狷实的繁育系统类型。随机选择有代表性的花序,摘除已开放的花朵,用细眼纱网罩住整个花序并进行人工辅助自花授粉、去雄后同株异花授粉和异株授粉,果实成熟后,检查结籽情况。

2.4 访花者的观察

在狷实盛花期连续观察访花者的种类、数量、访花行为和活动规律,直至花瓣脱落。在观察访花者的访花行为和访花频率时注意记录天气变化。

3 结果与分析

3.1 花部特征和开花动态

狷实伞房状聚伞花序顶生或腋生于具叶的侧枝,每个花序平均有单花 13 个($N=90, SD=3$)。完全开放单花的花冠直径为 15.5 mm($N=10, SD=1.5$),花冠筒长 14.4 mm($N=10, SD=0.6$);花柱长 10.2 mm($N=10, SD=0.3$);二强雄蕊的短花丝雄蕊长 8.4 mm($N=10, SD=0.2$),长花丝雄蕊长 12.4 mm($N=10, SD=0.2$)。

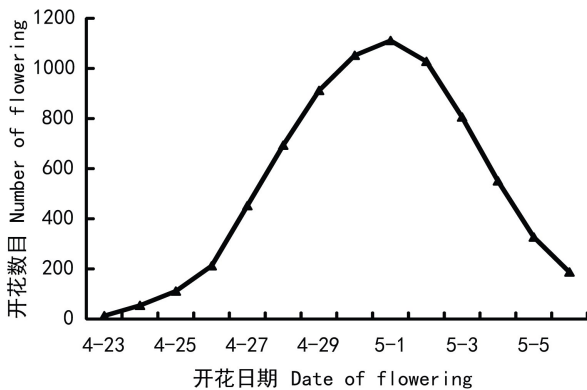


图 1 狷实的开花物候曲线(示 2012 年)

Fig. 1 Flowering phenology curve for *K. amabilis*

狷实植株 3 月末进入生殖生长期,其顶芽和侧芽迅速分化,4 月上旬形成花蕾,从花芽出现到开花整个过程约需 24 d。狷实的种群花期约为 14 d,开花物候如图 1 所示,始花期约在 4 月 23 日,4 月 29 日至 5 月 2 日整个种群进入盛花期,5 月 3 月开始有花朵逐渐枯萎凋谢,5 月 6 日进入末花期。

狷实单花期约 7 d,从花蕾张开到花冠完全开展,需要 3~4 h。花蕾即将张开时,颜色变成淡粉色,花冠较长的三裂片中间的裂片最先展开,接着其他裂片展开。三裂片内面具黄色斑纹。小花蕾时期,雄蕊和雌蕊几乎等长(图 2:A),随着花蕾的不断

生长,其中 2 枚雄蕊花丝迅速增长(图 2:B)。4 枚背着药花药纵裂,在开裂散粉的过程中伴随着转动现象:花药未开裂前,花丝与花药几乎垂直(图 2:B),花药开裂的同时发生转动(图 2:C),花药开裂后与花丝几乎平行(图 2:D-E)。并且花药散粉不同步,短花丝花药在花冠未完全展开前已开裂,花冠完全展开后长花丝花药开裂,从花药开裂到花粉散尽(图 2:F)约需 6 h。盛开后钟状花具有少量蜜汁,散发淡淡香味。花完全开放后,约持续 7 d,花冠连同雄雌蕊一同脱落进入幼果状态。单个花序的开花次序由伞房状聚伞花序的顶端向基部推进。

3.2 花粉活力和柱头可授性

狷实花粉活力的 TTC 染色(图 2:G)和 FDA 染色结果(图 2:H)显示,花粉在即将开放的花蕾中已具有一定的活性,花冠展开当天花粉活力为 80%~90%,第 2 天明显降低(30%~60%),第 3 天花粉活力急剧下降(约 9.5%),第 4 天花粉失去活力(表 1)。狷实的花粉活力在开花当天随时间变化存在差异,在开花之初即 8:00~9:00,花粉活力较低,约为 78%;花冠展开后 2~3 h,即 10:00~12:00,花粉活力达最高(约 90%);在 14:00 以后花粉活力逐渐减低,至 18:00 花粉活力约为 80%(图 3)。

花粉离体培养结果(图 2:I)显示,在 5%蔗糖浓度的培养基上,狷实花粉能很快萌发,花粉的萌发率为(81.8%±0.1%,n=30)。

狷实柱头可授性检测结果见表 1。在整个单花期柱头均具有可授性,但可授性强度随时间的推移发生变化。在花冠未完全展开时,柱头可授性较低;花冠展开后的第 2 天,柱头可授性最强;花冠展开后第 3 天,柱头保持较强可授性;第 4 天后,直至花冠脱落,柱头一直保持较低的可授性。从表 1 看出,当狷实的花粉活力达最高时,柱头可授性并不是最强,但狷实的花粉活力和柱头可授性的时间存在重叠。花粉在柱头上萌发的荧光检测结果显示,花粉能在柱头上大量萌发,花粉管迅速生长(图 2:J-K)。

3.3 狷实的异交指数(OCI)、花粉胚珠比(P/O)及人工授粉实验结果

狷实的花冠直径及有关行为测量结果如表 2。狷实的平均花冠直径约为 15.5 mm,远大于 6 mm,记为 3;雌蕊和雄蕊几乎同时成熟,记为 0;柱头和花药在空间上基本处于同一水平位置,两者之间有可能接触,记为 0;狷实的 OCI 值合计为 3,依据 Dafni 的标准,狷实属于兼性异交,自交亲和,这类植物常

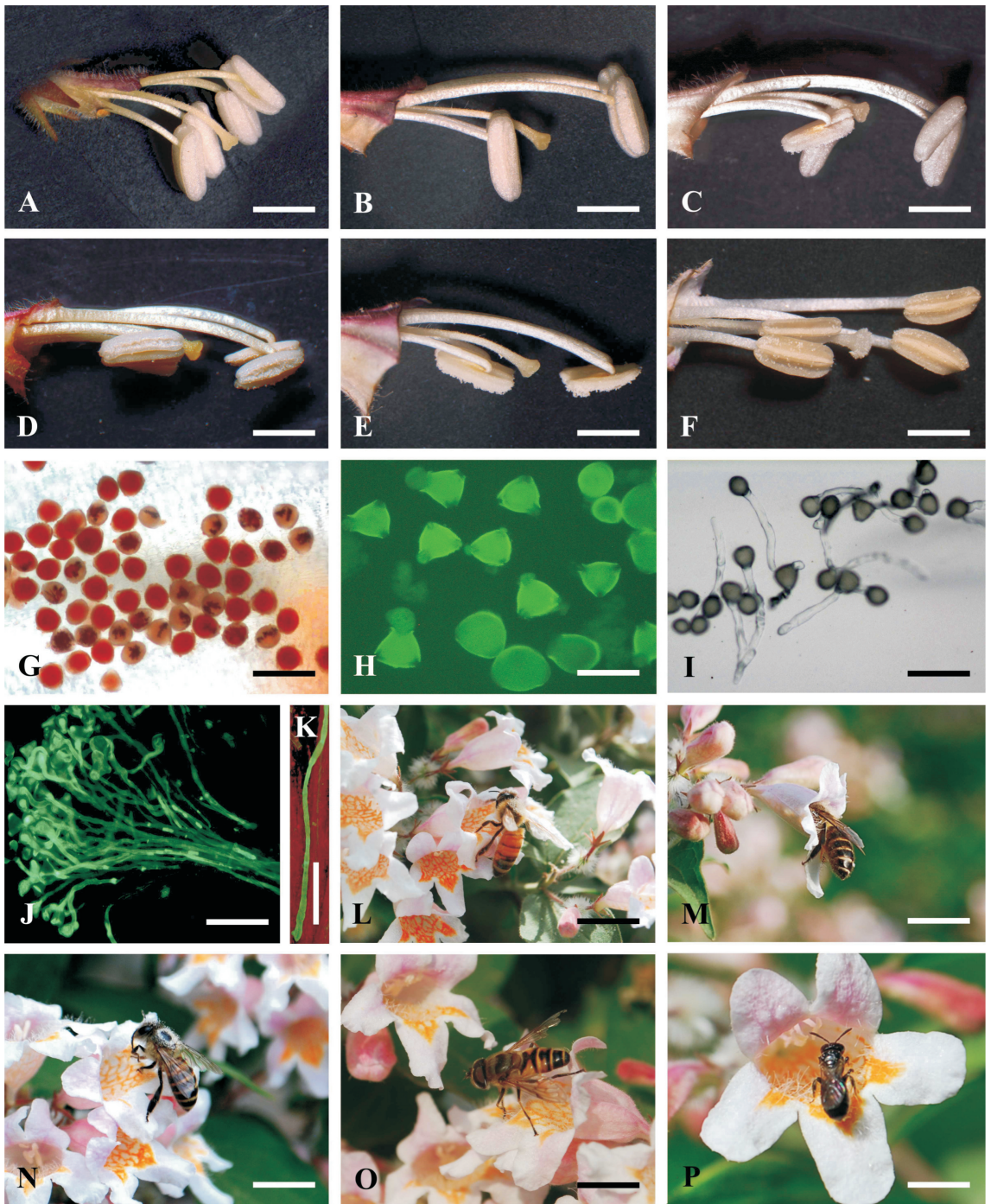


图 2 狷实开花过程中雌蕊和雄蕊的动态变化(A-F)以及花粉活力、花粉管的生长(G-K)及部分访花昆虫(L-O) A. 小花蕾时期,雌雄蕊几乎等长; B. 大花蕾时期,2枚雄蕊花丝迅速伸长,花药未开裂前,花丝与花药几乎垂直; C-E. 花冠展开,花药开裂的同时发生转动(C-D),花药开裂后与花丝几乎平行(E); F. 示花药开裂约6 h后花粉散尽; G. 花粉的 TTC 染色; H. 花粉的 FDA 荧光染色; I. 花粉离体培养约12 h,花粉管生长明显; J-K. 花粉管在柱头上生长的荧光观察,柱头上大量生长的花粉管(J),花柱中1条生长迅速的花粉管(K); L-N. 示蜜蜂; O. 示食蚜蝇; P. 示隧蜂。 标尺: A-F=2 mm; G=133 μm ; H=50 μm ; I=133 μm ; J=250 μm ; K=147 μm ; L=10 mm; M-N=9 mm; O=6 mm; P=5 mm。

Fig. 2 Dynamic changes of pistil and stamens during flowering (A-F), pollen viability and pollen tube growth (G-K), and some flower visitors of *K. amabilis* (L-P) A. During small bud stage, the stamens shown almost the same length as pistil; B. Two of stamen filaments grew rapidly in big bud stage, filaments and anthers shown nearly vertical before anther dehiscing; C-E. Corolla opened and the anthers rotated during dehiscing process (C-D), anthers and filaments were nearly parallel after dehiscing (E); F. Almost empty anther after anther dehiscing for about 6 hours; G. Pollen stained with TTC; H. Pollen stained with FDA; I. Pollen culture *in vitro* for 12 h, pollen tubes grew significantly; J-K. The fluorescence survey of the pollen tube growth, many pollen tubes developed within the style (J) and one pollen tube grew rapidly (K). L-N. Apidae insects; O. Hoverfly; P. Halictids. Bars: A-F, 2 mm; G, 133 μm ; H, 50 μm ; I, 133 μm ; J, 250 μm ; K, 147 μm ; L, 10 mm; M-N, 9 mm; O, 6 mm; P, 5 mm.

表 1 狷实的花粉活力、柱头可授性及其特征

Table 1 Pollen viability, stigma receptivity and its characteristic of *K. amabilis*

花冠展开时期 Times of flowering	花粉活力 Pollen viability (%)	柱头可授性 Stigma receptivity	柱头特征 Stigma characteristic
1 d	10:00	90.84	淡绿色, 不膨大 Light green, not expanded
	14:00	89.86	
	18:00	79.75	
2 d	10:00	58.15	淡绿色, 稍膨大 Light green, slightly expanded
	14:00	39.08	
	18:00	30.82	
3 d	10:00	9.54	白色,稍膨大 White, slightly expanded
	14:00	—	
	18:00	—	
4 d	—	+	白色,膨大 White, expanded
5 d	—	+	白色,膨大 White, expanded
6 d	—	+	白色,膨大 White, expanded
7 d	—	+	白色,膨大 White, expanded

注: +, 柱头具可授性; ++, 柱头可授性较强; +++, 柱头具强可授性; —, 花粉失活。

Note: +, receptivity; ++, higher receptivity; +++, the highest receptivity; —, no viability pollen.

产生蜜汁,有时需要传粉者。狷实的花粉胚珠数目检测结果如表 2,平均每朵花的花粉数为(6 320.0±868.9)粒,平均每朵花的胚珠数为(16.3±1.3)个,其花粉与胚珠比为(398.1±63.7)。根据 Cruden 的标准介于 244.7~2 588.0 之间,属于兼性异花授粉类型。人工辅助授粉实验结果显示,无论是自花授粉还是去雄后异花授粉的花朵,其子房虽明显膨大,但均未采集到成熟的种子。

3.4 访花者的种类、行为和访花频率

在狷实花序上记录到的访花者共 10 余种,包括膜翅目(Hymenoptera)蜜蜂科(Apidae)蜜蜂属(*Apis*) (图 2: L-N)和隧蜂科(Halictidae)(图 2: P)昆虫,另外还有少量双翅目(Diptera)食蚜蝇科(Syrphidae)(图 2: O)昆虫,偶见熊蜂科(Bombidae)昆虫和鳞翅目(Lepidoptera)的柑橘凤蝶(*Papilio xuthus*)和长喙天蛾(*Macroglossum corythulata*)等。访花时间 8:00~17:00,同一天的不同时间,访花者种类存在差异,蜜蜂科昆虫访花高峰期为上午 9:30~11:00,隧蜂科昆虫的访花高峰期为上午 9:30~11:00 和下午 14:30~16:30。访花者倾向于访问当天开放的花朵。上午 9 点左右,大量蜜蜂出现在狷实花序上,其首先降落在花冠上,接着整个身体钻入花冠筒内汲取花蜜和花粉,头部和背部恰好可以接触到花药和柱头,出来时头部和背部的

表 2 狷实的异交指数和花粉胚珠比的观测结果

Table 2 Outcrossing index (OCI) and pollen-ovule ratio of *K. amabilis*

观测项目 Item	表现 Expressions	繁育系统类型 Types of breeding systems
花冠直径 Corolla diameters	3	自交亲和,有时需要传粉者
雌雄时间分离 Temporal separation of ♀ and ♂	0	Self-compatible, sometimes demanding for pollinators
雌雄空间分离 Spatial separation of ♀ and ♂	0	
异交指数 Outcrossing index	3	
单花的花粉数目 Pollen number per flower	6 320.0±868.9	兼性异花授粉类型
单花的胚珠数目 Ovule number per flower	16.3±1.3	Facultative xenogamy
花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio	398.1±63.7	

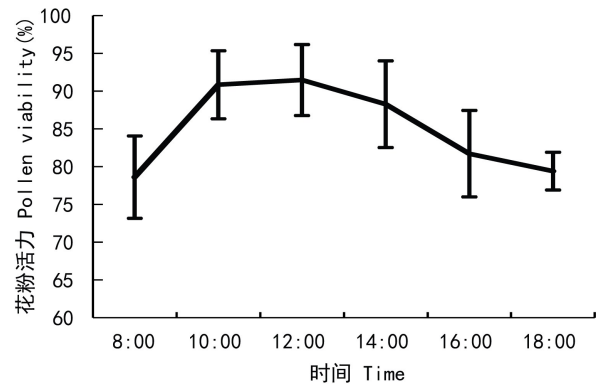


图 3 狷实的花粉活力日变化

Fig. 3 The daily variation of pollen viability of *K. amabilis*

刚毛上沾满了大量花粉,可将花粉沾到花朵柱头上,能有效地为狷实传粉。蜜蜂科昆虫访花频率约为 14.8 朵/min,访问单花的时间为(4.1±2.3)s。

隧蜂科昆虫的访花频率约为 4.8 朵/min,访问单花时间差异较大,停留时间最长 1 min,最短 5 s。隧蜂科昆虫在访花时,先是降落在花冠三裂片内面具黄色饰纹处,在此处不断地徘徊爬动数十秒,然后在进入到花冠筒内觅食,全身沾满花粉,但是由于隧蜂科昆虫体型较小,不能有效的接触柱头,所以传粉效率较蜜蜂科昆虫低。双翅目的食蚜蝇科昆虫较少访问狷实,且停落在花冠上,不进入到花冠筒中。食蚜蝇虽在觅食中也能携带花粉,但对传粉的贡献不大。另外鳞翅目昆虫在取食花蜜过程中,口器几乎不与柱头和花药接触,基本不具传粉作用。

阴天及降雨对访花者的访花频率有显著影响,风雨来临前的阴天,一般访花者稀少,风雨过后天气

放晴,随着气温的回升,访花者逐渐增多,其活动规律和在晴天时相近。

4 讨论

4.1 花部特征与传粉关系

植物的花部特征分为两个层次,即花部构成和花的开放式样(Barrett *et al.*, 1996)。花部构成是指包括花的结构、颜色、气味和蜜汁产量等单个花的所有特征;花的开放式样是某一时间花的大小、开花的数量和在花序上的空间排列,可看作花在群体水平上表现出的特征(黄双全等, 2000)。花部特征与传粉者的行为、传粉机制和植物的适合度有着紧密的关系(张大勇, 2004)。狷实具有适应虫媒传粉的花部构成,其花冠颜色鲜艳,花朵下唇瓣具有明显的黄色饰纹,可以反射蜂类可见的紫外光(Heuschen *et al.*, 2005),吸引访花昆虫降落到花序上。另外,在花朵开放时,散发淡淡的香味并在花冠筒基部产生少量蜜汁吸引昆虫前来访问。狷实的花部结构对蜜蜂科蜜蜂属昆虫传粉表现出高度的适应性,其花冠筒的大小与蜜蜂的个体大小拟合的非常好。另外,花药在开裂的过程中发生转动,使花粉能够十分有效地接触到蜜蜂头、胸部背面的刚毛,可有效提高传粉效率。此外,狷实还具有同步大量开花的特性。这些特点对有效吸引传粉昆虫亦是很有利,有助于其获得更多的传粉机会,但增加了其花粉在个体内及邻近个体间的传递,不利于花粉在种群间的扩散,而导致了一定程度的自交和近交衰退,这可能是狷实结籽率低下的一个原因。

4.2 狷实的繁育系统

狷实的花粉胚珠比率为 398.1 ± 63.7 ,其交配系统为兼性异花授粉类型;狷实的异交指数为 3,其交配系统为兼性异交,自交亲和,有时需传粉者。但人工控制授粉实验结果显示,迁地保护的狷实无论是人工辅助自花授粉,还是去雄后异花授粉的花朵,果实虽膨大,但均未采集到成熟种子,而且自然状态下授粉的花朵也未形成成熟种子。狷实的结籽率很低且种子饱满度不高(石晓东等, 2005)。在狷实的自然分布区,未见实生苗,其繁殖方式主要是无性繁殖,以根蘖产生克隆植株(李智选等, 2004)。狷实花粉活力、柱头可授性以及花粉在柱头上的萌发实验表明,花粉在开花当天活力高达 90%,柱头在整个单花期均具有可授性,花粉管在柱头上可正常萌发

并进入子房,可见在传粉、花粉与柱头识别机花粉管的生长方面不存在明显限制因素,推测狷实种子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。狷实结籽率低下的原因还有待在不同种群中进一步研究。繁育系统与植物种群的遗传组成、遗传结构、分布式样、基因流和环境适应能力等关系密切,在决定植物的进化路线和表征变异上起重要作用(赵宏波等, 2011)。在克隆植物中,有性繁殖和无性繁殖的平衡关系在很大程度上受生物因素和非生物因素影响,有些植物在部分生境和部分地理分布区内会放弃有性生殖只进行无性生殖(Philbrick *et al.*, 1996)。路国辉等(2012)对海南三七的繁育系统研究表明,在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,其更倾向于可以分摊风险的克隆繁殖方式。在自然状态下,狷实呈零星或斑块状分布,种群间相距较远,异株传粉在很大程度上受到限制。另外,狷实通常生长在山崖边裸岩上,生境中土壤极端贫瘠,含水量很低,干燥的环境也不利于向幼苗转化。狷实以根蘖产生克隆植株繁殖占优势,反映出狷实对特殊生境的适应对策,并作为其有性生殖受阻的一个补偿,保证其种群在自然界繁衍生息。

4.3 昆虫的访花行为与传粉作用

经过长期的协同进化,传粉动物与显花植物之间形成了一种互利的关系,即动物在采食花粉和花蜜的同时,为植物起到传粉的重要作用。访花昆虫不同的访花与飞行行为导致其访花频率不同,进而对植物传粉产生不同的影响(杜巍等, 2012)。在狷实的访花昆虫中,蜜蜂科蜜蜂属昆虫访花频率最高(14.8 朵/min),访问单花的时间长短较一致,约 4 s,而且蜜蜂的体型大小也与狷实的花冠筒的大小拟合的很好,表现出两者在长期进化过程中形成的协同适应性。隧蜂科昆虫虽在传粉过程中能起到传粉作用,但访花频率较低(4.8 朵/min),访问单花的时间差异较大,且体型较小,不能有效的接触柱头,所以传粉效率较低。双翅目食蚜蝇科昆虫在觅食中也能够携带花粉,但在觅食中停落在花冠上,无法有效接触柱头,对传粉贡献不大。另外,鳞翅目昆虫在取食花蜜的过程中,口器几乎不与柱头和花药接触,基本认为不具传粉作用。

参考文献:

Barrett SCH, Harder LD. 1996. Ecology and evolution of plant

- mating[J]. *Trends Ecol Evol*, **11**(2):73-79
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, **31**:32-36
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology*[M]. New York: Oxford University Press:58-89
- Demauro MM. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*) [J]. *Conserv Biol*, **7**(3):542-550
- Di WZ(狄维忠), Yu ZY(于兆英). 1987. The First Set of the Chinese Rare and Endangered Plants in Shaanxi Province(陕西省第一批国家珍稀濒危保护植物)[M]. Xi'an(西安): Northwest University Press(西北大学出版社):221-224
- Du W(杜巍), Wang SH(王帅), Wang MQ(王满囤), et al. 2012. Who are the major pollinators of *Chimonanthus praecox* (Calycanthaceae): insect behaviors and potential pollination roles(谁是腊梅的主要传粉者:昆虫行为与传粉作用)[J]. *Biodivers Sci* (生物多样性), **20**(3):400-404
- He Z(何志), Tang YD(唐宇丹), Shi L(石雷), et al. 2008. Seed dormancy characteristics of *Kolkwitzia amabilis* Graebn(猬实种子休眠特性研究)[J]. *Acta Horti Sin*(园艺学报), **35**(10):1505-1510
- Heuschen B, Gumbert A, Lunau K. 2005. A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences[J]. *Plant Syst Evol*, **252**:121-137
- Hu SY(胡适宜). 1993. Experimental methods in plant embryology(1) determination of pollen viability(植物胚胎学实验方法(一)花粉生活力的测定)[J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **10**(2):60-62
- Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好). 2000. Advances in pollination biology(传粉生物学的研究进展)[J]. *Chin Sci Bull*(科学通报), **45**(3):225-237
- Li ZX(李智选), Shi JX(石建孝). 2009. Studies on reproductive biology characteristics of *Kolkwitzia amabilis*, an endemic to China(我国特有珍稀花卉植物猬实生殖生物学特性研究)[J]. *Acta Agric Bor Sin* (华北农学报), **24**(增刊):327-330
- Li ZX(李智选), Su JW(苏建文), Wang ML(王玛丽). 2004. Protected research on sparsity flower *Kolkwitzia amabilis* on the Huashan Mountain(稀有花卉植物猬实在华山地区的种群繁育和分布特征)[J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*(西北植物学报), **24**(11):2113-2117
- Li ZX(李智选), Zhu WQ(朱文清), Li L(李立). 1995. Studies on microsporogenesis and development of male gametophyte in *Kolkwitzia Amabilis*(猬实小孢子发生及雄配子体发育研究)[J]. *J Northwest Univ; Nat Sci Edit*(西北大学学报·自然科学版), **25**(4):328-330
- Li SF(李思锋), Dong CG(董长根), Li SJ(李淑娟), et al. 2007. An Enumeration of Plants in Xi'an Botanical Garden(西安植物园植物名录)[M]. Xi'an(西安): Shaanxi Science and Technology Press(陕西科学技术出版社)
- Lu GH(路国辉), Li XL(李新亮), Wu WH(武文华), et al. 2012. Food-deceptive pollination in *Kaempferia rotunda* (Zingiberaceae)(海南三七:姜科的食源性欺骗传粉)[J]. *Guihaia* (广西植物), **32**(1):33-39
- Lü W(吕文), Liu WZ(刘文哲). 2010. Pollination biology in androdioecious species *Tapiscia sinensis* (Staphyleaceae)(雄全异株植物瘦樱树:省沽油科的传粉生物学)[J]. *Chin Bull Bot* (植物学报), **45**(6):713-722
- Philbrick CT, Les DH. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems[J]. *Bioscience*, **46**(11):813-826
- Qiu YC(邱艳昌), Duan ZA(段祖安), Yi DL(羿德磊), et al. 2011. Tissue culture and rapid propagation techniques of *Kolkwitzia amabilis*(猬实组培快繁技术的研究)[J]. *Pract For Technol* (林业实用技术), (6):31-32
- Shi XD(石晓东), Gao RM(高润梅), Yang P(杨鹏). 2005. Seeds qualities comparison of *Kolkwitzia amabilis* from different place(猬实不同分布区种子质量差异比较)[J]. *Seed Sci* (种子科技), (6):341-342
- Yu Q(予茜), Zhang YW(张彦文), Guo YH(郭友好). 2008. Translation and elucidation of common terms in pollination biology(传粉生物学常用术语释译)[J]. *J Syst Evol* (植物分类学报), **46**(1):96-102
- Zhang HF(张洪芳), Li LQ(李利强), Liu ZHJ(刘仲健), et al. 2010. The butterfly *Pieris rapae* resulting in the reproductive success of two transplanted orchids in a botanical garden(菜粉蝶对两种迁地保护的兰科植物传粉和繁殖成功的作用)[J]. *Biodivers Sci* (生物多样性), **18**(1):11-18
- Zhang DY(张大勇). 2004. *Plant reproductive ecology*[M]// *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态). Beijing(北京): Science Press(科学出版社):148
- Zhang Y(张扬), Ye QG(叶其刚). 2011. Breeding system of the endangered species *Psilopogonum sinense* and its pollination process in a botanical garden(濒危植物裸芸香的繁育系统及在植物园迁地保护环境下的传粉研究)[J]. *Plant Sci J* (植物科学学报), **29**(5):599-600
- Zhao HP(赵宏波), Zhou LH(周莉花), Hao RM(郝日明), et al. 2011. Mating system of *Sinocalycanthus chinensis* (Cheng et S. Y. Chang) Cheng et S. Y. Chang, an endangered, indigenous species in China(中国特有濒危植物夏蜡梅的交配系统)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **31**(3):602-610

(上接第 628 页 Continue from page 628)

- Xu JY(徐劲原), Hu YC(胡业翠), Wang HY(王慧勇). 2012. Landscape patterns of rocky desertification land in karst region of Guangxi Zhuang Autonomous Region in recent 10 years(近 10a 广西喀斯特地区石漠化景观格局分析)[J]. *Bull Soil Water* (水土保持通报), **32**(01):181-184
- Zhao MS, Running S. 2010. Drought-Induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000-2009[J]. *Science*, **329**:940-943
- Zhang YS(张永领), Hao CY(郝成元). 2010. Temporal-spatial distribution characteristics of vegetation NPP in the Xijiang River catchment based on remote sensing and CASA model(基于遥感和 CASA 模型的西江流域 NPP 时空分布特征研究)[J]. *Res Soil Water Cons* (水土保持研究), **17**(5):101-104
- Zhu WQ(朱文泉), Pan YZ(潘耀忠), Long ZH(龙中华), et al. 2005. Estimating net primary productivity of terrestrial vegetation based on GIS and RS: a case study in Inner Mongolia, China(基于 GIS 和 RS 的区域陆地植被 NPP 估算——以中国内蒙古为例)[J]. *J Rem Sens* (遥感学报), **9**(3):300-307
- Zhu W(朱文泉), Pan YZ(潘耀忠), Zhang JS(张锦水). 2007. Estimation of net primary productivity of Chinese terrestrial vegetation based on remote sensing(中国陆地植被净初级生产力遥感估算)[J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **31**(3):413-424