

少花柃叶传粉生物学的研究

^{1,2}段友爱 ¹李庆军*

¹(中国科学院西双版纳热带植物园 云南勐腊 666303)

²(中国科学院研究生院 北京 100049)

The pollination biology of *Phrynium oliganthum* (Marantaceae)

^{1,2} You-Ai DUAN ¹ Qing-Jun LI *

¹(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

²(Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract *Phrynium oliganthum* (Marantaceae) is an understory perennial herb with strong clonal habit; it represents an example of the sophisticated floral morphology and the unique pollination mechanism of Marantaceae. These traits involve protandry, secondary pollen presentation and explosive style movement. In the bud stage, the pollen grains have already deposited into the dorsal part of the stigma. The style is stretched under tension by the hooded staminode which has a trigger-like appendage. When the pollinator touches the trigger, the style springs forward, scrapes off the pollen from the pollinator's body and deposits its own pollen into the same site. This explosive movement of style is suggested as a precise pollination mechanism. Meanwhile, the style movement is irreversible, so each flower has only a single chance to be pollinated. In this study, the pollination biology of *P. oliganthum* was investigated encompassing floral biology, pollination manipulation and flower visitor observations in a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China. The sugar concentration in the pairwise flowers is significantly different, but which flower has higher sugar concentration is unpredictable. Pollination manipulation indicates that this species is self-compatible (SC) and pollinator dependent. Fruit sets of both hand pollination and natural pollination are low (<10%), this may be due to the resources limitation, and the serious damage of floral tissue rotting and florivorous insects parasiting. *Phrynium oliganthum* blooms about 11 flowers daily but opens one by one, lasting 4 h in the morning. This flowering pattern may fit for the traplining of solitary pollinators (*Amegilla* spp.), and promote crossing at a certain extent.

Key words floral biology, Marantaceae, protandry, secondary pollen presentation, style movement, traplining.

摘要 竹芋科Marantaceae植物所具有的雄蕊先熟(protandry)、次级花粉展示(secondary pollen presentation)以及不可逆转的爆发性花柱运动(explosive style movement)等特点, 造就了其独特的传粉机制。本文对竹芋科多年生草本植物少花柃叶*Phrynium oliganthum*的花生物学特性、传粉操控实验和传粉者行为观察三个方面做了较为系统的研究, 以掌握该植物基本的开花行为及繁殖特性。实验结果表明, 少花柃叶自交亲和, 但不存在自动自交机制, 其传粉过程依赖于传粉者。传粉者为每天沿固定路线访花、被称为有序觅食者(trapliner)的独居蜂类(无垫蜂*Amegilla* spp.)。在传粉实验中, 无论是人工授粉还是自然状态下坐果率都很低(<10%), 这可能是由于资源限制以及严重的花序腐烂及虫食。少花柃叶每天开花数约11朵, 但并不同步, 而是在4 h内逐次开放, 这种开花格局连同传粉者在一天之内会重复同一线路的拜访特点, 有利于少花柃叶在一定程度上减少同株异花授粉的发生, 增加异交的机会。

关键词 花生物学; 竹芋科; 雄蕊先熟; 次级花粉展示; 花柱运动; 有序觅食

竹芋科Marantaceae是分布于热带地区的多年生草本或藤本植物, 大约有31个属550种, 大都分布在新热带地区, 仅有11%的种类分布在热带亚洲 (Andersson, 1998; Kennedy, 2000)。竹芋科植物具有非常复杂的花部结构和精巧的传粉机制, 花粉通过

花柱的爆发式弯曲运动实现输入与输出 (Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 2000; Locatelli et al., 2004)。

竹芋科植物的花为两性花, 单花不对称, 但每一苞片内着生两朵镜像对称(mirror-image)的小花 (Kennedy, 2000)。和姜目Zingiberales其他大多数科的植物一样, 竹芋科植物的花瓣不显著, 吸引传粉者的唇瓣是鲜艳的退化雄蕊。帽状雄蕊包裹着柱头,

2008-01-24 收稿, 2008-04-12 收修改稿。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: qjli@xtbg.ac.cn)。

在花蕾末期,花粉囊即裂开,花粉转移到柱头背面的花粉盘内,形成次级花粉展示(secondary pollen presentation)(Kennedy, 1978a; Claßen-Bockhoff, 1991)。开花后,花柱在帽状退化雄蕊的束缚下生长成弯曲待发的状态,一旦退化雄蕊发育成的附属结构——“扳机”受到外力的触动(例如当传粉者通过狭窄的花入口进入花冠管汲取花蜜时)就会引发花柱张力的释放,使得花柱在瞬间发生不可逆转的弯曲运动(Kennedy, 2000)。在此过程中,柱头前端的凹槽将刮取传粉者身上携带的花粉,然后将花粉盘内的花粉输出到传粉者身上(Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 2000)。该精巧的传粉机制一方面使得花粉的输入与输出在时间-空间上形成分离,既利于柱头接受花粉(Kennedy, 1999),也可有效地避免自花授粉。但另一方面,这一机制也存在潜在的代价,因为花柱运动的不可逆性,每花仅有一次被授粉的机会(Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 1978b, 2000; Locatelli et al., 2004)。

对于竹芋科植物这种独特的花部结构及传粉机制, Lindley (1819, 1826)最早进行了详细的描述,但此后几十年都没有人进行深入的研究,直到1991年, Claßen-Bockhoff又重新注意到竹芋科这种独特的传粉机制,并对 *Thalia geniculata* L.花器官的结构进行了细致的研究,通过人工模拟实验分解了花柱爆发性运动的精细过程。Claßen-Bockhoff和Pischtschan (2000)还对花柱爆发性运动的机械力学机制进行了深入的研究。此外, Kennedy (2000)也介绍了竹芋科植物复杂多样的传粉机制,为以后深入的研究提供了最基本的资料; 2004年Locatelli等对分布在巴西东北部高海拔森林地区的竹芋科植物 *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eichl.进行了花生物学、开花物候、传粉系统等方面的研究。

尽管竹芋科这种独特的花柱运动现象已经发现了近200年,对竹芋科植物的系统和分类也有很多研究,但大多数研究结果都是用德文发表的,英文的资料很少,加之竹芋科植物种属间在花的形态结构上差异显著,对于它们的传粉生态尤其是亚洲分布种的传粉生态知之甚少。例如这种次级花粉展示机制是否具有较高的传粉精确性? 传粉者的种类、行为及其传粉效率如何? 如果依靠传粉者触发的花柱运动未实现授粉,是否还有其他的滞后自交行为发生? 这些问题都需要进行大量的野外观察和实验

研究。

本研究以我国热带地区广布的竹芋科植物少花柊叶 *Phrynium oliganthum* Merr.为材料,通过野外观察,详细描述少花柊叶的传粉生物学特点,主要包括:开花物候、花生物学、传粉者及其传粉行为,并通过传粉操控实验,了解不同授粉处理下的坐果率,以探讨少花柊叶的繁育系统、次级花粉展示的传粉效率,以及花柱爆发式弯曲运动的适应意义等,对于深入了解柊叶属乃至竹芋科的繁殖生物学特性具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 研究地点和材料

本研究的野外工作主要于2007年5-8月在云南省西双版纳州勐腊县境内的国家级自然保护区内(21°57' N, 101°12' E, 海拔756 m)进行。该地区藤本及附生植物丰富,板根及茎花现象显著,是典型的热带季节雨林。年平均气温21.8 °C,年降水量为1492.9 mm,降水集中在雨季(5-10月),其降水量为1256.0 mm,占年降水量的84.1%。

少花柊叶为竹芋科多年生草本植物,株高1-3 m,生于潮湿的低山沟谷及密林内(图1: A)。头状花序直径7-10 cm,无柄,自叶鞘内生出(图1: B)。果具3棱,深红色,光亮。花期5-7月,果期6-8月。少花柊叶在孟加拉国、缅甸、中国、泰国、老挝、越南等国均有分布,在中国主要分布在福建、广东、海南、广西及云南等地,其分布地海拔在500-600 m (Wu & Kennedy, 2000)。

1.2 花各部分大小的测量和开花生物学特性的观察

随机选取17个花序,每花序取3朵花,测量花各部分的大小,包括:花萼、花瓣、2枚外轮退化雄蕊、胼胝质退化雄蕊、帽状退化雄蕊、可育雄蕊、雌蕊和“扳机”结构,同时记录花的颜色、气味(有或无)、花蜜(有或无)、花序上花的排列格局。

随机选取5个花序,从9:00到17:00每隔1 h观察并记录每花序上已开放的花的数目,所开花中已被拜访的花(花柱已发生弯曲)的数目和当日未开放的花的数目(包括当日花蕾),连续观察5 d。通过此项观察间接了解传粉者拜访行为与开花格局的关系。

随机选取30株植物,对已开放的花序进行标记,

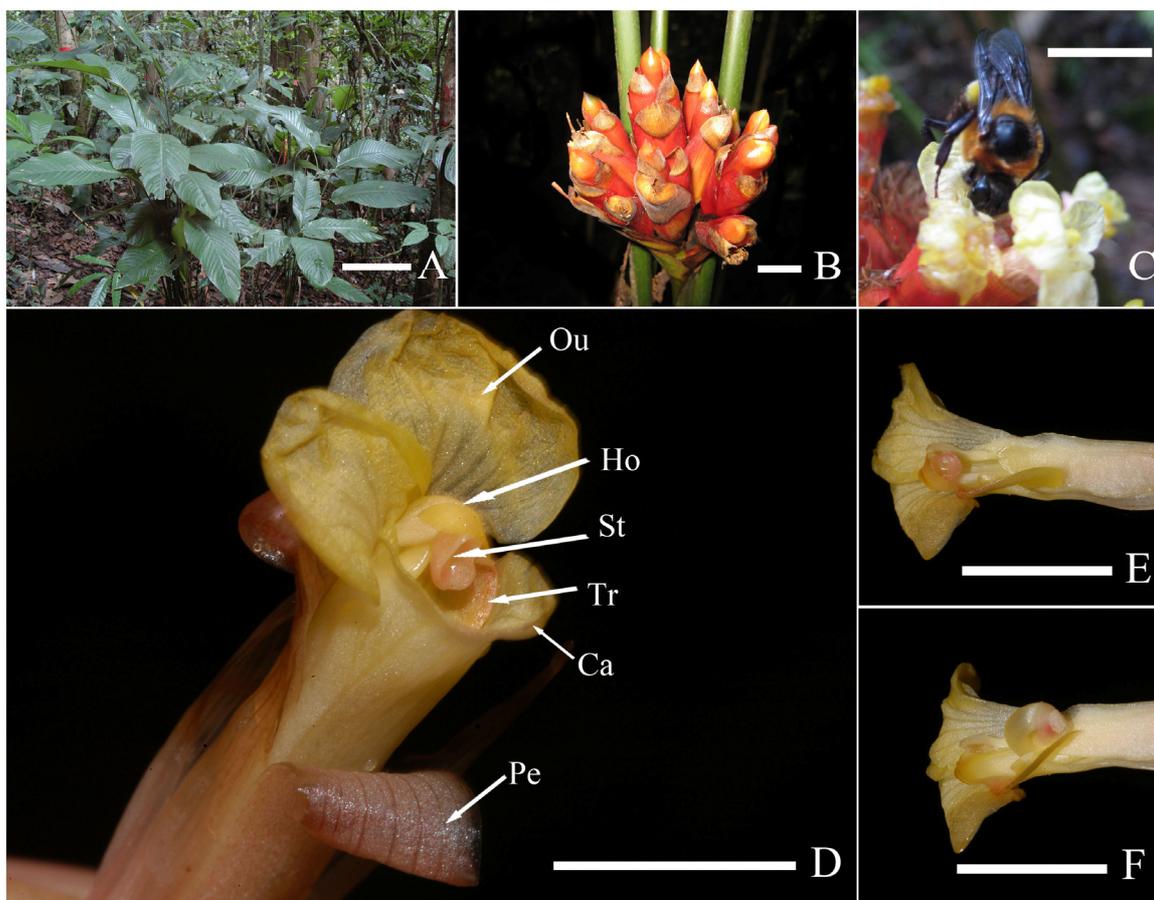


图1 少花柃叶的传粉生物学 A. 生境。B. 花蕾。C. 主要传粉者熊无垫蜂。D. 少花柃叶的花部结构。E. 少花柃叶花柱张力释放前的状态。F. 少花柃叶花柱张力释放后的状态。

Ca, 胼质退化雄蕊; Ho, 帽状退化雄蕊; Ou, 外轮退化雄蕊; Pe, 花瓣; St, 柱头; Tr, 扳机结构。

Fig. 1. Pollination biology of *Phrynium oliganthum*. A, Habitat. B, Flower buds. C, An *Amegilla* (*Glossamegilla*) *pseudobomboides* (Meado-Walde) visiting the flowers of *Phrynium oliganthum*. D, Flower structure of *Phrynium oliganthum*. E, Before release of style. F, After release of style.

Ca, callose staminode; Ho, hooded staminode; Ou, outer staminodes; Pe, petal; St, stigma; Tr, trigger.

Scale bars: A=50 cm; B-F=1 cm.

观察其单花和单株的开花特性。随机选取其中5个花序, 每花序选取2-3朵花, 连续5 d, 每天从8:30至花萎蔫, 每隔2 h观察记录花各部分的行为变化。

1.3 单花花粉量、胚珠数和花粉/胚珠比率(P/O)的测定

随机选取45朵(每花序2-3朵)次日即将开放的花完整地固定于装有FAA的离心管中, 每朵花放入一只离心管, 带回实验室备用。花粉通过多次的清洗离心全部转移到一个有刻度的离心管, 用悬浮液定容至0.1 mL。在振荡器下振荡混匀, 用移液枪吸取5 μ L的花粉液于载玻片上, 在解剖镜下观察并统计花粉数。每个花药重复10次。每一朵花的P/O比

率为其花药中的花粉数除以其胚珠数数值。

1.4 花粉活力检测

盛花期内随机选择5 d, 每天从野外取回当天同时开放的花($n=25$), 这些花尽量取自同一花序或同一植株, 当不足时将就近取其他植株花序上的花(少花柃叶每一植株大多仅有一个花序, 个别存在2-3个花序同时开放的情况), 用TTC法即氯化三苯基四氮唑(2,3,5-triphenyl-tetrazolium chloride)染色法测其花粉活力: 每隔3 h取3朵花, 分别将每一朵花的花粉取下, 各自放在一块具凹穴的载玻片凹穴内, 加入少许1%的氯化三苯基四氮唑溶液, 将载玻片置于铺有湿滤纸的培养皿内, 用更大号的培养皿盖

上,放入37–40 °C 的温箱中,约20 min后取出,在显微镜下分别计数一个视野中花粉的总数和有生活力的(深红色)花粉数,每朵花检测3个视野,按下式计算有生活力花粉的比例用以代表花粉活力:花粉活力=(变深红色的花粉数目/花粉总数)×100% (胡适宜, 1993)。

1.5 花蜜分泌节律, 花蜜糖浓度的测定

选取来自不同植株的19个花序,在开花前进行套袋,从早上8:00开始,使用5 μL的毛细管(Sigma Chemical Co, St. Louis, USA)和糖度计(Eclipse, Bellingham & Stanley Ltd, UK)分别对57朵花的花蜜分泌量(μL)和花蜜糖浓度(%)进行测量;用同样的方法对来自26个花序的31组同一小苞片内两小花几乎同时开放的镜像对称的对花进行相同指标的测量,并利用配对样本 t 检验(Paired-Samples t Test)对每组对花的花蜜含量和糖浓度进行差异性比较(对花花蜜量和糖浓度的测量是在连续的3天内完成)。此外选取15个单花,套袋,从早上8:00开始,每隔2 h左右活体测量一次花蜜分泌量,每次测量在同一花上进行,测量完后仍进行套袋以隔离传粉者,观察花蜜分泌节律。

1.6 访花昆虫及其行为的观察

在同一居群的两块样地内,分别随机标记5株已开放的花序进行连续5 d的观察,每天从8:00开始到17:00结束。统计每1 h时程内所标记的花序上各种访花昆虫的数量、访花行为,并记录每花序上访花昆虫的种类、访问频率和停留时间。最后捕捉访花昆虫,制成标本保存并鉴定种类。

1.7 人工授粉实验

为检测少花柎叶的传粉效率及繁育系统,我们设立了如下几种人工授粉实验:(1) 套袋不授粉:对16丛植株的19个花序在第一朵花开放以前套袋,隔绝传粉者并且不进行任何授粉处理;(2) 引发花柱张力释放,但不做其他任何处理:对来自10丛植株的10个花序将当天开放未被昆虫访问的花朵人工触发花柱运动但不进行授粉也不套袋;(3) 同株异花授粉:开花前对19丛植株的20个花序套袋,在盛花期对当天开放的花朵进行人工授粉,花粉采自同时开放的同花序的其他花,每花序平均处理约50朵花(根据花序大小有变动,一般每花序约授总花数的1/4即止,去除未开放的其他花);(4) 异株授粉:开花前对19丛植株的20个花序套袋,在盛花期对当天

开放的花进行人工异株授粉,花粉采自相距至少5 m的另一植株的花,每花序处理约50朵花(同上);(5) 自然对照:对26丛植株的27个花序不做任何处理。以上5种处理的植株丛互不重叠。等到果实成熟时,收集上述5种处理花序的果实,进行坐果率和结籽率的统计。采用Kruskal-Wallis H对不同处理进行差异显著性比较。当 $p < 0.05$ 时,继续选用Mann-Whitney进行两两比较,其 p 值用Bonferroni校正法进行校正($p' = 2p/k(k-1)$)。所有统计使用SPSS ver.12.0进行。

2 结果和分析

2.1 少花柎叶花的形态学特征及开花特性

和大多数有花植物一样,少花柎叶的花也是由4部分组成(图1: D):花萼、花瓣、雄蕊和心皮,但各个部分都有不同程度的退化和特化。花萼3,膜质线形,部分被红色的苞片所覆盖;花瓣3,为不明显的淡红色,带形;雄蕊群由退化雄蕊和可育雄蕊两部分组成,两轮排列。外轮2枚花瓣状退化雄蕊构成唇瓣,亮黄色,是吸引传粉者的主要部分,而另外1枚雄蕊在发育过程中则完全消失。内轮1枚雄蕊退化为带有“扳机”结构的帽状退化雄蕊,其帽状结构在开花期将雌蕊的柱头部分包裹。内轮的另外1枚雄蕊发育成厚且肉质化的胼胝质退化雄蕊,可能对传粉者起到蜜导(nectar guide)的作用。内轮最后1枚是可育雄蕊,但仅有一侧的花粉囊发育,另一侧发育成花瓣状,附贴在帽状退化雄蕊的帽子结构的背面;一组镜像对花内侧相邻的两个花粉囊发育,而外侧的两个花粉囊成花瓣状,成镜像对称的结构。少花柎叶的花不产生任何可察觉到的气味。

花蕾后期花粉囊在开花前先开裂,花粉在黏液的作用下形成花粉团,转移到柱头背面的花粉盘内,等待花柱运动时将花粉依附到传粉者的身体上,这一过程被称之为次级花粉展示(Kennedy, 2000)。心皮由3部分组成:柱头、花柱和子房,子房3室,每室1胚珠。花柱运动前,退化雄蕊的帽状结构部分包裹柱头,使花柱形成一定的张力,花粉盘内的花粉被遮掩。柱头具有一个浅凹结构即柱头凹,用来接受传粉者带来的花粉,同时也是花粉萌发和花粉管开始生长的地方。

少花柎叶为日开花植物, 在花蕾阶段, 小花序被红色的苞片所包裹, 每天从8:00开始花序上陆续有花开放。首先, 苞片张开露出花蕾, 每花蕾的3个萼片快速向下弯曲, 此过程约需0.5 s; 大约2 h后, 花瓣状的退化雄蕊开始显现, 可以看到帽状退化雄蕊和胼胝质退化雄蕊; 4 h后, 花瓣状的退化雄蕊开始展开, 花完全开放, 柱头凹清晰可见。大多数镜像对花不同时开放, 一般相隔一天, 也有少数对花同时开放。在盛花期每花序平均日开花数为 10.71 ± 0.53 (Mean \pm SE, range 3–23, $n=55$), 同一天开的花没有同步性, 一般在上午4 h内逐次开放。每花序产生总花数为 274.90 ± 13.50 (range 67–705, $n=98$), 整个花期可长达60 d, 但单花花期约9 h。

2.2 单花花粉量、胚珠数、P/O及花粉活性

少花柎叶单花胚珠数是3, 单花花粉数较少, 为 295.0 ± 18.76 (Mean \pm SE), 故P/O为 98.43 ± 6.47 (表1)。用TTC法测得少花柎叶的花粉活力在开花后4 h内保持60%以上, 此后逐渐下降, 大约22 h下降为0。

2.3 花蜜的分泌节律和糖浓度(%)

少花柎叶单花花蜜量(μ L)和糖浓度(%)分别为 2.04 ± 0.12 (Mean \pm SE, range 0.2–4.2, $n=57$), 21.25 ± 1.19 (range 0–35.5, $n=57$)。对花间花蜜量和糖浓度上的测量结果显示: 对花间花蜜量上不存在统计上的差异(Paired-Samples t Test, $P=0.886$, $n=31$), 在糖浓度上差异显著(Paired-Samples t Test, $P<0.001$, $n=31$), 且与两朵小花的位置和开放时间无关, 可能是左花糖浓度高于右花, 也可能是右花糖浓度高于左花。通过对其同一朵花进行连续测量发现少花柎叶的花蜜分泌在即将开花前的短时间内一次性完成, 不存在连续产生花蜜的现象。

2.4 访花昆虫及其行为

在连续45 h的观察中, 只有极少种类的访花昆虫, 访花者有无垫蜂属的熊无垫蜂*Amegilla pseudo-*

bomboides Meade-Waldo (图1: C)和*Amegilla* sp.一种、苍蝇、蚂蚁等, 它们访花的主要目的都是吸蜜。其中稳定的、访花频率相对较高的只有熊无垫蜂。*Amegilla* sp.在整个观察过程中仅出现一次。熊无垫蜂体型较大, 访花时以唇瓣作为着陆平台, 在胼胝质退化雄蕊的引导下, 将头部及吻探入花冠管摄取花蜜, 触及“扳机”, 引发花柱运动从而完成授粉, 是有效的传粉者。熊无垫蜂分布于云南、四川、浙江等地(吴燕如, 2000), 其飞行速度快, 访花时单花停留时间为4–10 s, 通常逐一拜访同一花序上所有正在开放且未被访问过(柱头未弯曲)的花, 避免已经拜访过(花柱弯曲)的花。图2显示一天当中已开花的数目与其中已被拜访的花的数目呈平行的上升趋势。苍蝇、蚂蚁等体型太小不能触动扳机, 是无效拜访者。

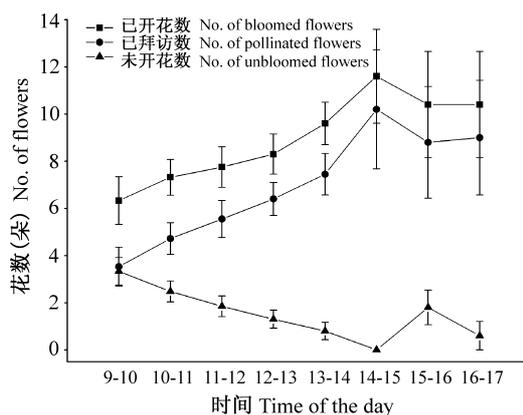


图2 少花柎叶一日内花序上花的状态(Mean \pm SE, $n=5$) ■ 代表花序上已开放的花的数目。● 代表开放的花中已被拜访的花的数目。▲ 代表当天要开的花中还没有开放的花的数目。

Fig. 2. Observation of daily floral status of *Phrynium oliganthum* inflorescences (Mean \pm SE, $n=5$). ■ Number of bloomed flowers on an inflorescence. ● Number of pollinated flowers in the bloomed flowers of an inflorescence. ▲ Number of today's unbloomed flowers on an inflorescence.

表1 少花柎叶的花生物学特点

Table 1 Floral characteristics of *Phrynium oliganthum*

	每花序的总开花数 No. of flowers/ inflorescence	每花序每天开花数 No. of flowers/inflorescence per day	花粉数 Pollen grains (No./flower)	胚珠数 Ovules (No./flower)	花粉胚珠比率 P/O ratio
平均值 \pm 标准误 Mean \pm SE	274.90 ± 13.50	10.71 ± 0.53	295.0 ± 18.76	3	98.43 ± 6.47
范围Range	67–705	3–23	115–655	3	38.33–218.33
处理数 n	98	55	45	45	45

少花柃叶访花昆虫的访花频率很低,所有访花昆虫的最高访花频率之和约2次/h,访花高峰期出现在9:00–12:00,其中9:00–11:00为传粉高峰期,与花粉最高活性期相吻合(图3)。

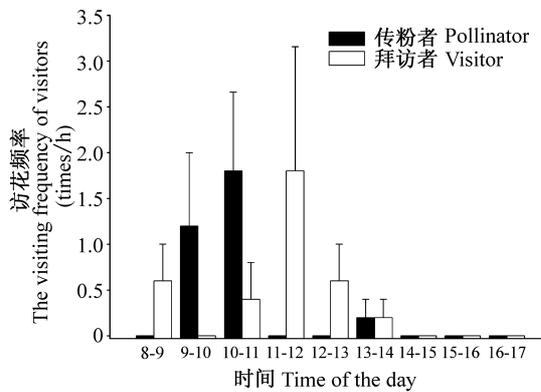


图3 少花柃叶访花昆虫的访花频率(Mean±SE, n=5)
Fig. 3. The visiting frequency of visitors to flowers of *Phrynium oliganthum* (Mean±SE, n=5).

2.5 传粉操控实验

在本研究的5种处理中,完全套袋以及只引发花柱运动不做其他任何处理的情况下没有结实,说明少花柃叶不存在自动自交机制,并且仅有一次授粉机会,一旦花柱运动后,传粉者将不能再为其传粉。人工自交、人工异交和自然状态的坐果率(%)分别为 3.23 ± 0.81 (Mean±SE, $n=20$)、 2.39 ± 0.74 ($n=20$)、 9.86 ± 0.95 ($n=27$), 结籽率(%)分别为 33.78 ± 5.75 ($n=20$), 31.74 ± 7.06 ($n=20$), 72.07 ± 3.65 ($n=27$)。根据Kruskal-Wallis H和Mann-Whitney U Test方法分别对3种处理在坐果率和结籽率上的差异性分析结果如图4: 在坐果率上3种处理间 $\chi^2=25.504$, $df=2$, $P<0.001$ (Kruskal-Wallis H); 对处理间进行两两比较结果为: 人工自交与人工异交间没有显著差异(Mann-Whitney U Test, $P=0.423$), 但人工自交与人工异交的坐果率都显著低于自然状态($P<0.001$)。在结籽率上3种处理间 $\chi^2=27.819$, $df=2$, $P<0.001$ (Kruskal-Wallis H)。利用Mann-Whitney U方法分析得到: 人工自交与人工异交两种处理在结籽率上没有显著差异($P=0.696$), 但均显著低于自然状态($P<0.001$)。

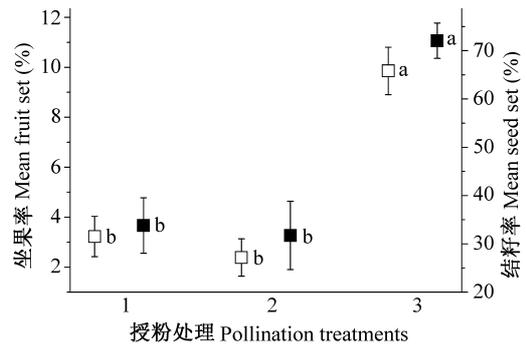


图4 少花柃叶三种处理的坐果率、结籽率比较(Mean±SE) □ 坐果率; ■ 结籽率。1, 人工自交($n=20$); 2, 人工异交($n=20$); 3, 自然对照($n=27$)。用相同字母标注的处理间差异不显著, 不同字母标注的处理间差异显著。

Fig. 4. The effect of pollination treatments on the fruit set and seed set of *Phrynium oliganthum* (Mean±SE). □ mean fruit set (%); ■ mean seed set (%). 1, selfing ($n=20$); 2, crossing ($n=20$); 3, open pollination ($n=27$). Treatments with the same letter are not significantly different from each other.

3 讨论

少花柃叶的花结构与其开花行为相结合,形成了与竹芋科其他植物相似的传粉机制,即爆发性花柱卷曲运动。少花柃叶的花瓣退化为带状,仅在花蕾期起到保护作用,而各种传粉功能主要由特化后的退化雄蕊承担。由于帽状退化雄蕊对花柱的束缚,使得花柱张力的释放成为花粉成功输出的前提:花柱运动前,花柱与帽状退化雄蕊成束缚与被束缚的关系,花蕾末期已转移到花粉盘内的花粉被帽状结构完全掩蔽(图1: E);当扳机结构受到足够大的力量触动后,花柱即脱离帽状雄蕊的束缚,向前快速弯曲(图1: F),弯曲过程中,自身的柱头首先触及传粉者身上携带的外源花粉,并将其刮到具有萌发液的柱头窝里面,实现异花授粉;之后花柱继续弯曲,柱头背面花粉盘再触及传粉者,其中的花粉散布到传粉者携带花粉的位置,完成自身花粉的输出。这样,花粉的输入和输出在时间-空间上分离,这种次级花粉展示机制被认为有利于避免雌雄功能的干扰和自花授粉(Lloyd, 1986; Webb, 1986; Barrett, 2003)。

开花过程中花柱或柱头运动的现象在有花植物里面比较普遍,如姜科Zingiberaceae山姜属 *Alpinia* Roxb.植物的花柱卷曲性运动(李庆军等,

2001a; Li et al., 2001b), 鸢尾属 *Iris* L. 植物的梳状柱头运动 (Fægri & van der Pijl, 1979), *Mimulus aurantiacus* 避免花内雌雄功能干扰的二裂片状柱头运动 (Fetscher & Kohn, 1999) 以及 *Campsis radicans* (L.) Bureau (紫葳科 Bignoniaceae) 的柱头运动 (Yang et al., 2004) 等等。少花柎叶的花柱运动与这些运动不同, 花柱卷曲性运动是一种主动的不可回复运动, 两种表型的花柱到特定的发育阶段就会主动向上或向下卷曲, 不需要外力触发 (李庆军等, 2001a; Li et al., 2001b)。 *Campsis radicans* 的柱头运动和花柱草 *Stylidium uliginosum* Sw. 的合蕊柱运动是一种被动的可回复运动, 如花柱草的合蕊柱, 通常情况下从花中心伸出, 并向下弯曲成一个倒U形状, 当昆虫采集花蜜时, 合蕊柱受到机械刺激, 便以一定角度快速弹出, 被称为“trigger plant”, 但之后又会慢慢回复 (Good, 1925)。而少花柎叶的花柱运动却是被动的不可回复运动, 需要外力触发, 而且运动在瞬间完成。这种花柱运动在竹芋科中非常普遍, 被称之为爆发性花柱运动 (Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 2000; Locatelli et al., 2004), 但少花柎叶花柱运动后的状态与曾报道过的 *Thalia geniculata* 的花柱运动后状态明显不同, 后者的花柱弯曲后呈现复杂的“S”状 (Claßen-Bockhoff, 1991), 而少花柎叶的花柱运动后则呈“C”字形, 与 *Saranthe klotzschiana* 花柱运动后状态极为相似 (Locatelli et al., 2004)。

由于少花柎叶的爆发性花柱运动具有必须外力触发以及运动后不可回复的特点, 使得它的传粉过程必须要借助于传粉动物。我们的套袋隔离传粉者处理没有结实, 也证明了少花柎叶是自交亲和植物, 但其自身不能发生主动自花授粉。而要实现成功传粉就需要具备一些特殊的条件, 包括自身的开花行为, 传粉者的体型、觅食行为等等, 而且这些条件还要相互吻合。少花柎叶从每天早上8:00左右陆续有花开放, 开放时间可持续约4 h, 形成了一种同日花非同步而是逐次开放的开花格局。其花呈艳丽的黄色, 为传粉者提供的报酬为花蜜, 胼胝质退化雄蕊的胼胝质部分起到蜜导作用, 外轮退化雄蕊给传粉者提供一个着陆平台, 使其可以落下并深入到花中, 花粉粒有黏性, 它们可以很容易地附着在传粉者的口部、腿部或身体的其他部位等, 显示了诸多蜂类传粉的典型特点 (张大勇, 2004)。此外, 当

镜像对花同时开放时, 其精巧的对称结构也形成了有效吸引蜂类传粉者的花部形态 (Claßen-Bockhoff, 1991)。研究也表明无垫蜂是少花柎叶的主要传粉者, 它们体型相对较大, 足以引发花柱张力的释放而使花柱发生运动; 而且它们具有每天沿着固定的拜访路线和时间访问沿途的蜜源植物的觅食行为, 被称为有序觅食者 (trapliner) (Kato, 1996; Momose et al., 1998; Kennedy, 2000), 这种拜访行为受植物开花格局和传粉者觅食行为的共同影响 (Janzen, 1968, 1971, 1983; Endress, 1994)。少花柎叶作为居群密度相对较大的林下植物, 其开花期具有高的花展示, 加上熊无垫蜂连续拜访同一花序上几乎所有已开放的花这一觅食特点, 将会增加少花柎叶同株异花授粉的发生。然而由于少花柎叶同日花逐次开放的开花格局, 能够为传粉者在一天之内多次重复同一拜访线路提供固定的蜜源, 从而具有稳定传粉者行为的作用, 在一定程度上减少了少花柎叶同株异花授粉 (geitonogamy) 发生的可能性, 增加了异交的机会。

少花柎叶的花粉活力和花蜜的分泌格局也与其开花行为和传粉者的访问行为相吻合。少花柎叶的花粉活力在开花后4 h内保持较高的活力, 然后就逐渐下降, 而开花后的4 h正好是传粉者进行授粉的高峰时期, 而且一旦被授粉, 花柱弯曲就不能回复, 剩下的花粉也不可能再被利用。少花柎叶花蜜分泌量是恒定的, 而且在开花前就完成分泌, 没有持续分泌的现象, 这也与每一朵花只能接受一次拜访有关, 这种分泌格局降低了资源的浪费。少花柎叶花蜜分泌格局的另外一个特征是每小苞片内的两朵小花共有—个花轴, 同时开放的对花在形态上镜像对称, 在结构上 (包括大小、颜色、气味等) 并不存在差异, 但在对花的两朵小花间, 糖浓度高低上存在统计学上的显著差异, 并且与对花中单花的位置无关, 也未观察到传粉者在每组对花的单花间具有拜访选择性。因此, 这种对花中两朵小花之间在花蜜糖浓度上的差异, 可能是对传粉者的一种欺骗性策略或者是为了弥补增加花展示而造成的资源限制, 这一现象在过去的竹芋科植物花生物学和传粉生物学研究中均未见报道, 其适应意义有待于更深入的研究。

1991年 Claßen-Bockhoff对 *Thalia geniculata* 传粉器官结构与传粉机制的研究和2004年 Locatelli等

对*Sarante klotzschiana*传粉生物学的研究均把竹芋科这种精巧的爆发性花柱运动传粉作为一种精确传粉机制,这种精确传粉机制的结果是较高的传粉效率和坐果率(Claßen-Bockhoff, 1991; Howell et al., 1993; Locatelli et al., 2004),例如*Sarante klotzschiana*的自然坐果率可高达83% (Locatelli et al., 2004)。但少花柎叶的自然坐果率却很低(<10%),结果量很少(与其开放的花朵数相比),该地区分布的同属其他几个种的野外观察也得到相似的结果,这就不得不让人对该物种传粉的精确性产生怀疑。然而,少花柎叶具有很高的花展示水平(每花序平均开275朵花),而且传粉者每次拜访都要逐一访问正在开放的每一朵花,到下午4 h左右,当天开放的花几乎所有都被有效地拜访过(花柱运动都被触发);授粉实验结果也表明,虽然人工授粉只有不到10%的坐果率,但整个果序在成熟的时候已经很大了,如果坐果再多,对于这样一个林下阴生草本植物而言,果实和种子的发育可能面临养分的限制;同时,野外观察还发现少花柎叶在其开花及果实发育的整个阶段,由于气候炎热潮湿,花组织的腐烂和虫食现象严重,授粉后的花绝大多数都不能发育成果实,这可能是坐果率很低的另外一个原因。因此,目前这种较低的坐果率和种子产量可能并不标志着授粉的失败。少花柎叶较低的P/O比也从另外一个角度证明它可能具有精确传粉的特点(Howell et al., 1993; Cruden, 2000)。

爆发式花柱运动及其花粉的次级展示现象在竹芋科植物中非常普遍,它们是如何在长期的进化过程中被选择的,或者说它们具有什么样的适应意义,如何能在竹芋科这么大的一个植物类群中演化并固定下来,在其他植物类群中是否也存在,以及这种特殊的传粉行为对植物的繁育系统有什么样的影响,这些问题都还需要进行系统和深入的比较研究。

致谢 在项目开展过程中,野外工作得到陈心胜博士和林向前先生的帮助,孙杉博士后在数据统计和初稿修改上提供了宝贵意见和建议,任盘宇先生在图版设计方面给以大力支持,同时修稿过程中编辑及审稿人提出了许多建设性意见和建议,特此致谢。国家自然科学基金(30225007)和中国科学院“百人计划”项目资助。

参考文献

- Andersson L. 1998. Marantaceae. In: Kubitzki K ed. The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (IV). Berlin: Springer-Verlag. 278–293.
- Barrett SCH. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B 358: 991–1004.
- Claßen-Bockhoff R. 1991. Investigations on the construction of the pollination apparatus of *Thalia geniculata* (Marantaceae). Botanica Acta 104: 183–193.
- Claßen-Bockhoff R, Pischtschan E. 2000. The explosive style in Marantaceae—preliminary results from anatomic studies. In: Spatz HC, Speck T eds. Plant Biomechanics. Stuttgart: Thieme. 515–521.
- Cruden RW. 2000. Pollen grains: Why so many? Plant Systematics and Evolution 222: 143–165.
- Endress PK. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge tropical biology series. Cambridge: Cambridge University Press. 208–213.
- Fægri K, van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press.
- Fetscher AE, Kohn JR. 1999. Stigma behavior in *Mimulus aurantiacus*. American Journal of Botany 86: 1130–1135.
- Good R. 1925. On the geographical distribution of the Stylidiaceae. New Phytologist 24: 225–240.
- Howell GJ, Slater AT, Know RB. 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. Australian Journal of Botany 41: 417–438.
- Hu S-Y (胡适宜). 1993. Experimental methods in plant embryology. Determination of pollen viability (I). Chinese Bulletin of Botany (植物学通报) 10 (2): 60–62.
- Janzen DH. 1968. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. Behavior 32: 33–48.
- Janzen DH. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203–205.
- Janzen DH. 1983. Insect. In: Janzen DH ed. Costa Rican natural history. Chicago: University of Chicago Press.
- Kato M. 1996. Plant-pollinator interactions in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. American Journal of Botany 83: 732–743.
- Kennedy H. 1978a. Marantaceae. Taxonomy-Classification. Marantaceae Newsletter 1: 3–9.
- Kennedy H. 1978b. Systematics and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). University of California Publication in Botany 71: 1–90.
- Kennedy H. 1999. Explosive secondary pollen presentation in family Marantaceae [online]. Botanical Electronic News. Last Call for Botany BC & Botwa 1999 Registrations [BEN #214]. Available from www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben216.html.
- Kennedy H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: Wilson KL, Morrison DA eds. Monocots: systematics and evolution. Melbourne: CSIRO Publishing. 335–343.
- Li Q-J (李庆军), Xu Z-F (许再富), Xia Y-M (夏永梅), Zhang L (张玲), Deng X-B (邓晓保), Gao J-Y (高江云). 2001a.

- Study on the flexistylly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae). *Acta Botanica Sinica* (植物学报) 43: 364–369.
- Li Q-J, Xu Z-F, Kress WJ, Xia Y-M, Zhang L, Deng X-B, Gao J-Y, Bai Z-L. 2001b. Flexible style that encourages out-crossing. *Nature* 410: 432.
- Lindley J. 1819. *Maranta zebrina*. *Botanical Register* 5: 385.
- Lindley J. 1826. *Calathea violacea*. *Botanical Register* 12: 961–962.
- Lloyd DG. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. Dichogamy (I). *New Zealand Journal of Botany* 24: 135–162.
- Locatelli E, Machado IC, Medeiros P. 2004. *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Revista Brasileira Botanica* 27: 757–765.
- Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Kato M, Nagamasu H, Sakai S, Harrison RD, Itioka T, Hamid AA, Inoue T. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest (I). *American Journal of Botany* 85: 1477–1501.
- Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II: Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163–178.
- Wu D-L, Kennedy H. 2000. Marantaceae. In: Wu ZY, Raven PH eds. *Flora of China*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. 24: 379–382.
- Wu Y-R (吴燕如). 2000. *Fauna Sinica* (中国动物志). Beijing: Science Press. 20: 293–294.
- Yang S-X, Yang C-F, Zhang T, Wang Q-F. 2004. A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae). *Acta Botanica Sinica* 46: 1071–1074.
- Zhang D-Y (张大勇). 2004. *Plant life-history evolution and reproductive ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Beijing: Science Press.