

# 澜沧舞花姜繁殖生物学特性及其进化意义探讨

刘志秋 陈 进\* 白智林

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666300)

**摘 要** 舞花姜属(*Globba*)植物具有多样的繁殖策略。分布于西双版纳的澜沧舞花姜(*Globba lancangensis*)自然条件下既能结实,同时又能在花序下部产生珠芽。通过对澜沧舞花姜的花部性状、花粉活力、传粉昆虫的访花行为、结实状况、珠芽产量等多方面的观测,初步了解了澜沧舞花姜的繁殖生物学特性。结果表明,澜沧舞花姜具有雄花及两性花同株的性表达特征。雄花及两性花的花粉在中午 12:00 以前活力很高,之后雄花的花粉活力急剧下降,而两性花的花粉到 16:00 仍有萌发能力。澜沧舞花姜在花序上产生雄花及两性花,每个花序每天仅开少量的花,其中 50% 的时间仅开雄花或两性花,在整个种群中形成了一定程度的暂时性的雄花两性花异株现象,从而增加了异交的可能性。澜沧舞花姜雄花的存在为 P/O 低的两性花提供了花粉补贴,这使得它可以通过调节雄花与两性花比例来调节种群的 P/O,从而保证一定的结实能力。人工自交与异交下结果率没有差异,但自交结实率显著低于异交结实率,表明澜沧舞花姜有明显的自交不亲和现象。排蜂(*Megapis dorstata*)和黄绿彩带蜂(*Nomia strigata*)是澜沧舞花姜的主要访花昆虫,其中排蜂是它的有效传粉昆虫。澜沧舞花姜可能通过雄花两性花同株与自交不亲和相结合来促进异交。

**关键词** 雄花两性花同株 珠芽 澜沧舞花姜 繁殖生物学

## REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF *GLOBBA LANCANGENSIS* AND THEIR EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

LIU Zhi\_Qiu CHEN Jin\* and BAI Zhi\_Lin

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666300, China)

**Abstract** Andromonoecy, i. e. presence of both male and bisexual (hermaphroditic) flowers on the same individuals of a species, is quite common in both wind- and animal-pollinated seed plants, while its ecological and evolutionary implications are still not fairly understood. In this paper we demonstrate an andromonoecious mating system in a native perennial herb, *Globba lancangensis* (Zingiberaceae), found in Xishuangbanna, SW China. Firstly, we describe the floral biology of this species: pollen viabilities, fruit-set ratios, behaviors of visiting insects and so forth, and then compare the morphological differences between male and hermaphroditic flowers. Secondly, we present the results of experiments designed to determine its breeding system, and to test whether this system has a self-incompatibility mechanism. Thirdly, we show the variations of sexual expression in this species with emphasis on the change of male : hermaphrodite ratios. Finally, we discuss the ecological and evolutionary implications of the variations in reproductive characteristics.

Male and hermaphroditic flowers differed in several dimensions. Hermaphroditic flowers have significantly larger ovaries, longer corolla tubes, marginally wider staminodes and longer labellums. Hermaphroditic flowers have  $48.4 \pm 12.2$  ( $n = 32$ ) ovules in each ovary while male flowers have almost no viable ovules in their much smaller ovaries. Male flowers have  $1\,372 \pm 312$  ( $n = 32$ ) pollen grains per anther, which is marginally more than that in hermaphroditic flowers with  $1\,099 \pm 346$  ( $n = 32$ ). Male flowers also have a significantly longer anther appendage than hermaphroditic flowers. In natural populations, both male and hermaphroditic flowers open at 2:30– 3:00 and the anthers dehisce at 5:30– 6:00. There is no significant difference between male and hermaphroditic flowers in flower-opening and anther-dehiscing time. However, the male flowers shed at 13:30– 14:00 while hermaphroditic flowers may stay until 4:00 next morning. The pollen viabilities of hermaphrodite flowers were higher until 16:00 in contrast to male flowers whose pollen viabilities decreased abruptly after noon. A ramet may present either a single male or a single hermaphrodite flower for many days during flowering, making itself temporally androdioecious, and may thus promote outcrossing. The existence of

收稿日期: 2002-12-04 接受日期: 2003-06-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(30170160)

感谢中国科学院西双版纳热带植物园的高江云、刘勇先生和张玲、杨湘云博士的宝贵修改意见

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: biotrans@hn.yn.cninfo.net

male flowers may offer offsets of pollen for the perfect flowers, which have relatively low P/O ratios ( $23 \pm 7$ ,  $n = 32$ ). Thus, *G. lancangensis* may achieve its seed set by regulating the ratios of male to hermaphroditic flowers in community. There were no significant differences in fruit set ratios between hand selfing (17.2% or 17.7%) and hand crossing (16.4% or 15.3%) but significant differences in seed set ratios (seed/ovule ratios) were seen (5.71% or 6.89% vs. 42.76% or 42.99%), which suggested that this plant might maintain the mechanism of self incompatibility. In contrast to previous reports that butterflies were visitors for *Globba*, two species of bees, *Megapis dorstata* and *Nomia strigata*, are the main visitors for *G. lancangensis*, while the former is the effective pollinator. *G. lancangensis* may encourage out crossing by means of both andromonoecy and self incompatibility.

**Key words** Andromonoecy, Bubils, *Globba lancangensis*, Reproductive characteristic

雄花两性花同株是指雄性花与两性花同时存在于同一株植物上。这种性表达方式普遍存在于风媒和虫媒的种子植物中(Bertin, 1982a; 1982b)。然而, 雄花两性花同株的生态及进化意义仍不甚清楚。有研究认为雄花两性花同株是一种将有限的资源以最佳的方式投资到雌性及雄性功能的机制(Bertin, 1982a; May & Spears, 1988), 也有人认为雄花两性花同株是一种异交系统(Primack & Lloyd, 1980), Podolsky (1992; 1993)则认为雄花两性花同株对繁殖有益是因为雄花可以起到吸引传粉昆虫的作用而不是作为花粉的捐献者; 还有众多的科学家对具有雄花两性花同株植物的繁育系统进行了研究, 这些植物包括具有稳定雄花两性花之比的伞形科植物的许多种类(Lovett Doust, 1980), 以及其它一些雄花与两性花之比随环境变化而变化的种类(Thomson & Barrett, 1981; Solomon, 1985; May & Spears, 1988)。

姜科是一个泛热带科, 有近 50 个属, 1 300 余种, 其多样性中心在南亚及东南亚地区(Larsen *et al.*, 1998; 吴德邻, 1999)。在姜科植物中存在多样的繁育系统, 如砂仁属植物中两种形态的两性花促进异交的机制(Cui *et al.*, 1996), 姜花属植物中发现有自交不亲和现象(Endress, 1994), 近期发现山姜属植物中存在柱头运动及雌雄异熟促进异交的机制(Li *et al.*, 2001)。

舞花姜属(*Globba*)是姜科舞花姜族的一个属, 有近 100 个种(Endress, 1994; Larsen *et al.*, 1998; 吴德邻, 1999), 中国产 5 种以上(Wu, 1996)。舞花姜属植物花型奇特, 雌蕊和雄蕊长长外伸, 远离花瓣, 其特殊结构暗示需要特殊的传粉者, 有人猜测可能为蝴蝶传粉(Endress, 1994)。有关该属传粉生物学研究仅 Sakai 等(1999)有过一个种的初步观察报道, 而对这个属其它植物更为详尽的繁殖生物学研究还未见报道。

澜沧舞花姜(*Globba lancangensis*)是姜科舞花姜

属多年生草本植物, 分布于云南西南部海拔 200~1 200 m 的森林中(钱咏义, 1994)。自然条件下澜沧舞花姜既能结实, 同时又产生珠芽。该文中, 作者通过对澜沧舞花姜花部结构特征观察及繁育系统的研究, 报道了澜沧舞花姜雄花两性花同株及自交亲和力低这一繁育系统, 并探讨了其生态及进化意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 野外样地概况

澜沧舞花姜的野外样地位于西双版纳勐海县勐遮(21°59' N, 100°16' E)。该地海拔为 1 180 m, 生境为麻栎(*Quercus acutissima*)与勐海石栎(*Lithocarpus fohaiensis*)为主构成的疏林及林缘沟边(以下称为野外样地)。

将实验材料引种栽培于中国科学院西双版纳热带植物园相对光强为 50% 的防虫大棚中(21°41' N, 101°25' E)。该地海拔为 570 m, 年平均气温为 21.4 °C, 年平均降雨量为 1 539 mm, 相对湿度 83%。以沙、土、农家肥(1:1:1)混合后进行栽培, 常规管理(以下称植物园栽培地)。

### 1.2 花部特征观察

记录一年中澜沧舞花姜的物候。于 2001 年 6 月 30 日从早晨 3 00 花未打开时开始观察澜沧舞花姜一天的开花行为。为了观察澜沧舞花姜花部构成(Floral design)与花的开放式样(Floral display), 从始花期到花期结束(2001 年 6~9 月), 按花序萌生的先后顺序对每个花序进行编号(花序萌生高度为 10~15 cm 时开始编号), 每天记录每个花序所开的花数, 从不同的植株上随机选取当天开的花各 30 朵用游标卡尺(精度为 0.05 mm)直接测量各花器官性状。该试验在植物园栽培地中进行。

### 1.3 花粉量与胚珠数比(P/O)测定

在植物园栽培地中取刚开放的两种花型各 32 朵, 用血球计法在显微镜下统计花粉量。在体视显

显微镜下用解剖针划开心皮, 计算单个心皮中的胚珠数, 用单花花粉数除以单花总胚珠数, 即为  $P/O$  (宋志平等, 2000)。

#### 1.4 花粉活力检测

采用硼酸( $HBO_3$ ) (0.3 g)、硝酸钙( $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ ) (0.3 g)、硫酸镁( $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ ) (0.2 g)、硝酸钾( $KNO_3$ ) (0.1 g) 配制成 1 000 ml 无机盐基液, 再用此基液配制不同浓度的蔗糖溶液。选取单花不同时期的花粉分别在 5% 的蔗糖溶液浓度下(在 5% 的蔗糖溶液浓度下花粉萌发最好)用悬滴法作花粉活力测定(胡适宜, 1993)。从花药打开前 1 h 开始进行, 每小时测定 1 次, 每次取 3 朵花, 每朵花做 2 个片, 每个片计数 3 个视野。花粉萌发率(%) = (已萌发的花粉数目/花粉粒总数)  $\times$  100, 每次计算观察结果的平均数。实验于 2001 年 7 月 9 日及 8 月 6 日 4:00~18:00 在植物园栽培地及野外样地中进行。

#### 1.5 传粉媒介

在野外样地中, 采用重力玻片法根据风向在距样株 10、20、40、70、100、130、160、200 cm 处分别布设涂有凡士林的载玻片各 5 片, 重复 5 个样株, 每样株相距大于 1 m, 检测风因子作用下的花粉流情况(宋志平等, 2000)。测定时间为 2001 年 8 月 7 日 5:00~16:00。

从 4:00 左右至 19:00 左右, 观察记录野外样地中昆虫访花频率及停留时间。观察日期为 2001 年 7 月 23 日(观察时间仅为 4:00~9:00, 因大雨而停止观察)、7 月 24 日(4:00~19:00)、7 月 25 日(观察时间仅为 6:00~14:00, 因大雨而停止观察)及 2001 年 8 月 8~9 日。捕捉访花昆虫装入干净的小玻璃瓶中带回实验室, 共捕获拜访澜沧舞花姜的排蜂(*Megapis dorstata*) 2 只, 黄绿彩带蜂(*Nomia strigata*) 3 只, 用体视显微镜观察是否携带有澜沧舞花姜花粉, 测定访花昆虫的个体大小, 包括喙的长度。

#### 1.6 有性繁殖系统检测

2001 年 7~9 月在植物园栽培地对雄花两性花同株的澜沧舞花姜于每天 7:00~9:00 进行如下处理: 1) 防虫不作任何处理(CK); 2) 两性花自花授粉( $H_{selfing}$ ); 3) 同株异花授粉(采用雄花、两性花的混合花粉)( $H+M_{selfing}$ ); 4) 两性花异株间授粉( $H-H_{crossing}$ ); 5) 异株间雄花对两性花授粉( $H-M_{crossing}$ )。每处理近 10 个单株, 25 个花序。每天观察结实情况, 在果实成熟时采收并统计不同处理下澜沧舞花姜的结果率和结实率。结实率: 成熟果实数/处理的总花数; 结实率: 成熟果实中的平均种子数;

种子胚珠比: 成熟果实中的种子数与胚珠总数(成熟种子数+未成熟种子数)之比。

#### 1.7 无性繁殖特性观察

在植物园栽培地中进行。按始花时间的先后顺序对每个花序进行编号, 按花序编号记录每个花序所产珠芽数。

#### 1.8 数据处理

采用单因素方差分析(ANOVA)对雄花及两性花花部性状的差异显著性进行分析, 用生物统计程序(Biomstat)检验雄花比例与花序开花数及花期相关分析的显著性。

## 2 结 果

#### 2.1 澜沧舞花姜的开花行为及花部结构比较

澜沧舞花姜的花果期几乎同步, 约为 6~10 月, 单个花序的花期可长达 2~3 个月。圆锥花序顶生, 具小花序, 小花序上的花自下而上开放, 每天开放 1 至 4 朵不等。澜沧舞花姜的花具有两种表现型, 一种为两性花, 另一种为雄花。两性花的花柱伸出花药 0.8~3 mm, 子房较大, 胚珠可育, 花期 24~27 h。雄花的花柱短并陷入花药, 子房小且胚珠完全败育, 花期约为 10 h (4:00~14:00)。两种花的花瓣每天 2:30~3:00 打开, 5:30~6:00 花药开裂。雄花于 13:00~14:00 间脱落, 而两性花持续到翌日凌晨 4:00 左右才脱落。

两种类型的花在唇瓣长、花药附属体长、花粉粒数、花冠管长、子房长、子房径、胚珠数、花萼管长等多个性状上存在显著差异(表 1)。两性花的唇瓣长、花冠管长、子房长、子房径、花萼管长等性状比雄花长, 而雄花的花药附属体更长且花粉粒数更多(表 1)。两性花胚珠数的变异很大, 从 30 至 87 粒不等, 大部分花的胚珠数在 40~50 粒之间, 平均为  $48.4 \pm 12.2$  ( $n=32$ )。两性花的  $P/O$  比值为  $23 \pm 7$ 。

#### 2.2 花粉活力及传粉昆虫

花粉离体萌发实验结果发现, 澜沧舞花姜的雄花及两性花的花粉上午 9:00 以前均保持较高的萌发率( $>90\%$ ), 到中午 12:00 花粉活力下降到了 50%, 12:00 以后雄花的花粉活力急剧下降, 而两性花的花粉到 16:00 仍有萌发能力(图 1)。

排蜂和黄绿彩带蜂是澜沧舞花姜的主要访花昆虫。排蜂体长 16~18 mm, 喙长 6 mm。在解剖镜下观察发现排蜂背部携带有澜沧舞花姜花粉, 可见排蜂为澜沧舞花姜的有效传粉昆虫。排蜂拜访时其背部碰触花药, 在访问下一朵花时用同样的动作完成

表 1 澜沧舞花姜两种花型花部结构特征比较  
Table 1 Comparisons of floral traits between hemaphrodite and male flowers in *Globba lancangensis*

性状 Characteristics	两性花 Hemaphrodite flowers			雄花 Male flowers			差异显著性 Significance of differences
	<i>n</i>	平均值±标准差	Mean±SD	<i>n</i>	平均值±标准差	Mean±SD	
唇瓣 Labellum							
长 Length (mm)	20	10.83±0.85		23	10.23±0.77		*
宽 Width (mm)	20	5.90±1.19		23	6.06±0.84		ns
退化雄蕊 Staminode							
长 Length (mm)	22	12.35±1.07		23	11.65±0.90		*
宽 Width (mm)	22	7.60±0.89		23	7.21±0.69		ns
花丝 Filament							
长 Length (mm)	21	16.75±0.86		22	17.22±1.01		ns
径 Diameter (mm)	21	0.99±0.07		22	0.99±0.07		ns
花药 Anther							
长 Length (mm)	21	2.55±0.36		23	2.46±0.25		ns
宽 Width (mm)	21	1.48±0.21		21	1.48±0.21		ns
花药附属体长 Length of anther appendages (mm)	21	5.35±0.90		23	7.01±0.69		***
花粉数 Pollen per anther	32	1 099±346		32	1 372±312		*
花冠管 Corolla tube							
长 Length (mm)	20	11.93±1.19		23	9.88±1.15		***
径 Diameter (mm)	20	0.96±0.08		23	0.94±0.08		ns
裂片长 Calcar length (mm)	21	9.44±1.11		23	9.65±0.70		ns
子房 Ovary							
长 Length (mm)	22	3.89±0.50		24	1.98±0.32		***
径 Diameter (mm)	22	1.85±0.22		24	1.17±0.14		***
胚珠数 Number of ovule	32	48.4±12.2		32	0		***
花柱 Style length (mm)	21	40.87±2.38		21	40.22±1.95		ns
花萼管长 Calyx tube length (mm)	21	4.45±0.56		24	3.77±0.46		***

\* :  $p < 0.05$  \*\*\* :  $p < 0.001$  ns:  $p \geq 0.05$

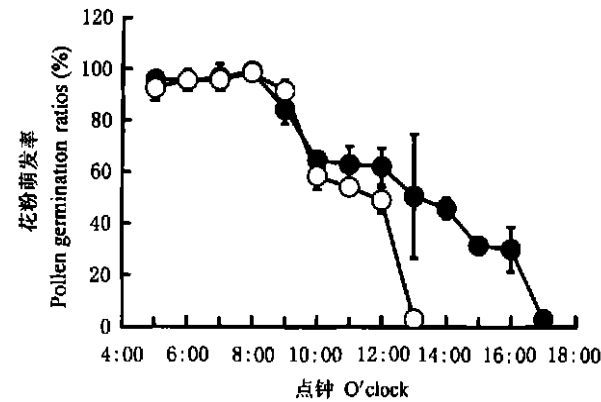


图 1 澜沧舞花姜花粉活力日变化

Fig. 1 The diurnal fluctuations of pollen germination ratios of *Globba lancangensis*

●: 两性花 Hemaphrodite flowers ○: 雄花 Male flowers 数据为平均值±标准差 Data were means±SD ( $n = 12$ )

授粉。此外，排蜂也吸取花蜜，在吸取花蜜时其背部也能碰触到花药及柱头，从而同时完成携带花粉及授粉的工作。从早上 7:30~9:30 期间排蜂的访花频率明显比下午高，留滞时间明显比下午长(图 2)。黄绿彩带蜂访花时直接吸取花蜜，因其个体小(体长 11~13 mm，喙长 4 mm)，访花时背部不能碰触到花

药及柱头。从野外捕获的黄绿彩带蜂背部没有携带澜沧舞花姜的花粉。排蜂及彩带蜂通常逐一拜访花序上的每一朵花后再拜访下一个花序。

2.3 有性繁育系统

在野外种群中布设的所有载玻片上均未观察到澜沧舞花姜的花粉粒，说明澜沧舞花姜不是风媒花。在防虫的荫棚中未处理的两性花(CK)没有结实( $n = 123$ )。人工自花授粉(包括  $H\_selfing$  和  $H+M\_selfing$ )与人工异株授粉(包括  $H-M\_crossing$  和  $H-H\_crossing$ )之间的结果率没有显著的差异(表 2)。人工自交的结实率显著比人工异交的结实率低，而两种自交间[结实率分别为每个果实平均产种子  $3.1 \pm 1.9(H+M\_selfing)$  和  $2.8 \pm 2.9(H\_selfing)$ ]与两种异交间[结实率分别为每个果实平均产种子  $20.7 \pm 5.7(H-H\_crossing)$  和  $20.8 \pm 6.1(H-M\_crossing)$ ]的结实率均没有显著的差异(表 2)。上述人工自交、异交情况下结实率的差异说明澜沧舞花姜存在一定程度的自交不亲和。

2.4 性表达

每个澜沧舞花姜花序每天仅开少量的花，致使

表 2 澜沧舞花姜有性繁殖系统的检测  
Table 2 The seed set ratios of *Globba lancangensis* in different treatments

处理 Treatments	结果率 Fruit set ratios		结实率 Seed set ratios		种子/胚珠比值 Seed/ovule ratios(%) (平均值±标准差 Mean±SD)
	$n_1$	%	$n_2$	平均值 Mean±SD	
对照 CK	123	0	0	0	0
H+ M_selfing	256	17.2 <sup>a</sup>	44	3.1±1.9 <sup>b</sup>	6.89±3.51 <sup>b</sup>
H_selfing	192	17.7 <sup>a</sup>	34	2.8±2.9 <sup>b</sup>	5.71±6.08 <sup>b</sup>
H- H_crossing	140	16.4 <sup>a</sup>	23	20.7±5.7 <sup>a</sup>	42.76±11.81 <sup>a</sup>
H- M_crossing	275	15.3 <sup>a</sup>	42	20.8±6.1 <sup>a</sup>	42.99±12.66 <sup>a</sup>

不同的字母表示处理间平均值有显著差异 The means within panels noted by different letters are significantly different ( $p < 0.05$ )  $n_1$ : 处理的花数 The numbers of flowers treated  $n_2$ : 所观察的果实数 The numbers of fruits observed CK: 防虫不作任何处理 Unvisited, control H\_selfing: 两性花自花授粉 Self-pollinated and the pollens are from the same flower of hermaphrodites H+ M\_selfing: 同株异花授粉(采用雄花、两性花的混合花粉) Self-pollinated and the pollens are from the mixture of hermaphrodites and males flowers of same inflorescence H- H\_crossing: 两性花异株间授粉 Cross-pollinated and the pollens are from hermaphrodites flowers of another ramet H- M\_crossing: 异株间雄花对两性花授粉 Cross-pollinated and the pollens are from males of other ramet 结果率: 成熟果实数/处理的总花数 Fruit set ratios: mature fruits/ total flowers examined 结实率: 成熟果实中的平均种子数 Seed set ratios: average seed numbers in mature fruits 种子胚珠比: 成熟的果实中的种子数与胚珠总数之比 Seed/ovule ratios: seeds in mature fruits/ (seeds+ undeveloped ovules)

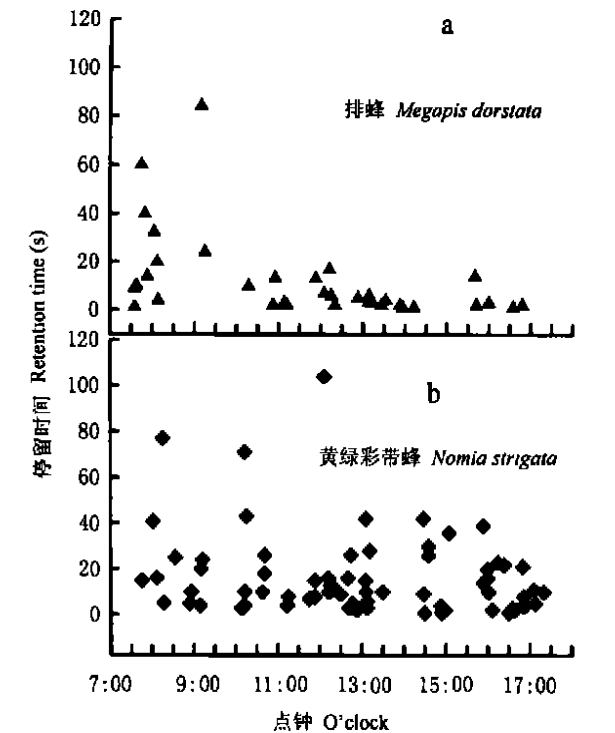


图 2 访花昆虫拜访澜沧舞花姜的频率及停留时间  
Fig. 2 The visiting frequencies and retention time of two bees to the sampled several flowering ramets during a day  
数据为 3 d 的观察值 The data were combined by three full days observations

在花期中特定的某一天, 每丛随机产生雄花、两性花或同时产生雄花和两性花, 这种状况在单株间差异很大(共观察 59 个花序, 结果未列出)。但在花期中的很多天, 约 50% (仅开雄花的天数所占的比例+仅开两性花的天数所占的比例) 单株仅开一种类型的花, 从而形成了暂时性的雄花与两性花异株。  
不同单株间雄花与两性花的比变异很大, 从 0.23 到 1.33。然而, 在整个花期中每一天雄花在种群中所占的比例变化不大, 在实验种群中此比值接近 0.4 ( $CV = 12\%$ ,  $n = 68$ ) (图 3a)。在野外种群中几天

的观察结果发现花期中不同日期雄花与两性花的比值也保持在一个相对稳定的值, 约为 0.7 ( $n = 5$ ) (图 3b)。野外样地的雄花与两性花的比值显著高于植物园栽培地(图 3)。在植物园栽培地中, 同一花序上的雄花所占的比例与开花总数和花期长呈显著负相关 ( $p < 0.001$ ), 即花序上开花数越多或单个花序花期越长雄花所占的比例越低(图 4)。

2.5 珠芽繁殖

开花初期花序上没有珠芽, 花果后期在花序下部的苞片及叶腋处长出珠芽, 植物园栽培地中 87% 的花序有珠芽 ( $n = 184$ ), 平均每个花序所产珠芽数为  $2.2 \pm 1.4$ 。

3 讨论

3.1 澜沧舞花姜雄花两性花同株性表达存在的生态学及进化意义

雄花两性花同株是一种复杂的交配系统 (Symon, 1979)。尽管雄花两性花同株的性表达形式在被子植物中广泛存在, 约占 1.7% (黄双全等, 2000), 但在舞花姜属中尚未见报道。雄花两性花同株曾被认为是两性花向雌雄同株、雄花两性花异株或雌雄异株进化过渡的中间形式 (Symon, 1979; Primack & Lloyd, 1980)。Bertin (1982b) 则认为用资源的最佳配置或性选择假说能更好地解释雄花两性花同株的进化意义。他提出植物结实能力的适合度将因产生雄花而得到全面提高, 主要表现在: 1) 增加花的数量可以吸引更多的传粉昆虫, 从而有利于花的结实 (Willson & Price, 1977; Symon, 1979); 2) 雄性的适合度会因雄花增加花粉的投入而增强 (Janzen, 1977); 3) 雄花在能量及营养需求上比两性花更为经

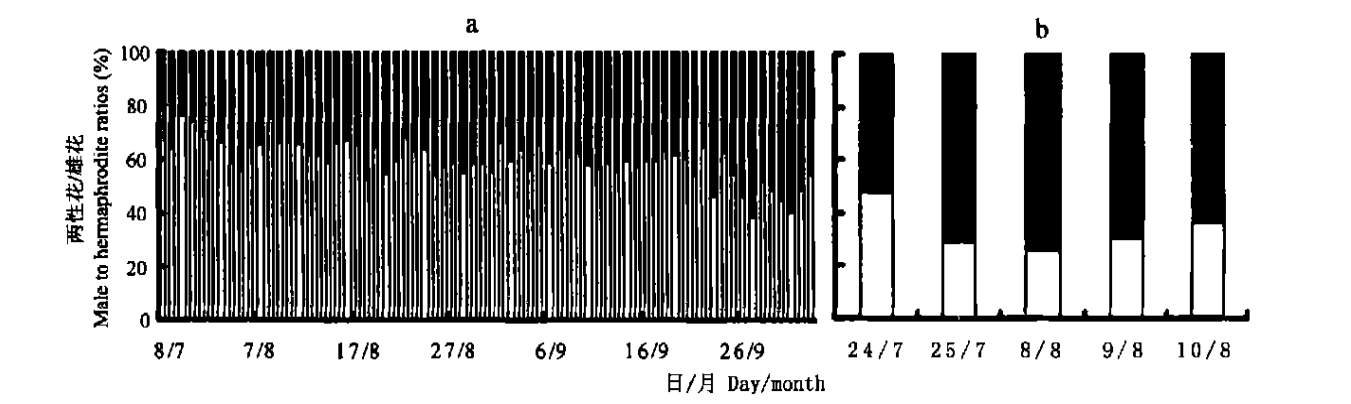


图 3 野外样地和植物园栽培地中两性花与雄花的比例  
Fig. 3 The male to hermaphrodite flower ratios of the population in different flowering days  
a: 植物园栽培地 Population introduced from wild field and cultivated in greenhouse b: 野外样地 Wild population ■: 雄花 Male flowers □: 两性花 Hemaphroditic flowers

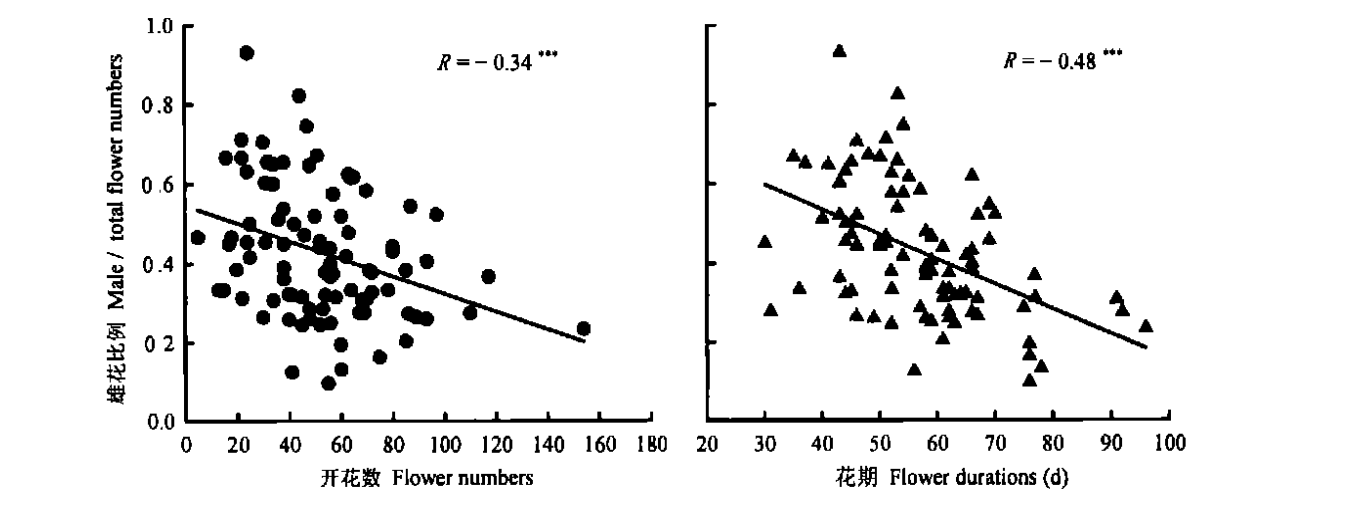


图 4 雄花比例与开花数和花期的相关性  
Fig. 4 The correlations between male flower ratios and total numbers of flowers or the flower durations in the inflorescences  
\*\*\* :  $p < 0.001$

济(Primack & Lloyd, 1980; Bertin, 1982a)。后来的相关研究为以上假说分别提供了例证(Willson & Burley, 1983; Sutherland & Delph, 1984; Solomon, 1986; Podolsky, 1992; 1993)。Anderson 和 Symon(1989)从属水平上对茄属植物的雄花两性花的进化及生态意义进行研究后又重新提出雄花两性花同株可以减少自交,同时可能是两性花植物向雌雄异株进化的一个过渡类型的观点。雄花两性花同株性表达状态存在的生态及进化意义仍需进一步的研究和探讨。

在澜沧舞花姜中,两性花的 P/O 仅为 23。在同一种群水平中,包括雄花在内,植物园栽培地中的 P/O 为 41.9,而在野外样地中为 80.7,雄花的存在明显地增加了种群的 P/O。种植于植物园栽培地中的植株与野外样地中的植株来自同一种群,然而雄

花/两性花因环境的不同而存在差异(图 3),表明雄花/两性花受环境的影响,具有一定的可塑性。这和伞形科植物中雄花与两性花的比例不随环境因子的改变而发生改变情况不一致(Crudén, 1976; Lovett Doust, 1980; Lovett Doust & Lovett Doust, 1983)。雄花的比例还与花序的花期呈负相关(图 4),当花期短时,要求高的 P/O 来保证结实。植物通过增加雄花比例来增加 P/O,从而增加授粉机率,并通过这种方式来提高每个花序的结实率,反之亦然。雄花两性花的存在可能是澜沧舞花姜一种通过调节 P/O 保证结实率的机制。

澜沧舞花姜雄花产生的花粉比两性花多,花药附属体较两性花更长(表 1),暗示雄花具有比两性花更高的雄性适合度。雄花持续时间较两性花短,下

午 14:00 就调谢了, 而两性花持续到第二天早上 4:00 才调谢。两性花花期较长可能是因为花粉管伸长需要一定的持续时间。正午以前两性花的花粉活力并不比雄花低, 表明其更大程度上是完全花, 而不是仅有雌性功能的花(图 1)。然而两性花具有较大的子房、更大的侧生退化雄蕊及唇瓣以及较少的花粉数(表 1), 这说明两性花更倾向于雌性功能的加强。澜沧舞花姜雄花与两性花结构上的差异使得雄花与两性花分别有向雄性与雌性功能加强的趋势发展。

### 3.2 澜沧舞花姜的异交机制

为了避免自交衰退, 植物通过自交不亲和、形态上的远交机制来达到远交, 如雌雄异株(Dioecy)、花柱异型(Heterostyle)、雌雄蕊异熟(Dichogamy)、异型花(Herkogamy)、运动柱头(Flexistly)(Li *et al.*, 2001)及配子体的自交不亲和(Richards, 1997)。相比较而言, 雌雄异株是最完全的避免自交的机制, 但同时又是一种不经济的方式, 因为只有一半的个体植株能结实(Richards, 1997)。澜沧舞花姜在花序上产生雄花及两性花, 每个花序每天仅开少量花(其中 50% 时间中仅开雄花或两性花), 从而在整个种群中形成了一定程度的暂时性的雄花两性花异株的现象(结果未列出)。尽管这种暂时性的雄花两性花异株占整个开花时间不超过 50%, 但可能对促进澜沧舞花姜的异交有利, 这方面仍有待更深入的研究。

人工两性花自花授粉、同株两性花及雄花混合花粉授粉, 澜沧舞花姜结实率均很低, 种子/胚珠比仅为 5.71% 和 6.89% (表 2), 而不同植株两性花间异交, 不同植株雄花与两性花间异交种子胚珠比为 42.76% 和 42.99% (表 2), 明显高于两种自交处理。以上结果表明, 澜沧舞花姜自交亲和能力低。澜沧舞花姜中的雄花与两性花同株与两性花自交不亲和相结合, 形成了独特的促进异交的机制。虽然雄花的存在提高了种群的 P/O, 但依然很低, 仅 41.9 (人工栽培条件下) 和 80.7 (自然条件下), 按 Cruden (1976) 提出的 P/O 与交配系统的关系假说, 应属于自花授粉类型, 而本研究显示, 澜沧舞花姜具有一定的自交不亲和机制, 这方面有待于进一步研究。通过等位酶技术测定野外种群的异交率可为澄清上述问题提供新的证据。

综上所述, 澜沧舞花姜花存在雄花、两性花两种类型, 形成雄花两性花同株的繁殖系统。雄花的存在可能为 P/O 低的完全花提供了花粉补贴, 通过调节雄花/两性花来调节种群的 P/O, 从而保证一定的

结实能力。人工异交结实率明显高于自交, 自交亲和能力低。澜沧舞花姜可能通过雄花两性花同株与自交不亲和相结合的机制, 共同促进异交。

### 参 考 文 献

- Anderson, G. J. & D. E. Symon. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution*, **43**: 204~219.
- Bertin, R. I. 1982a. The ecology of sex expression in red buckeye. *Ecology*, **63**: 445~456.
- Bertin, R. I. 1982b. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*, **6**: 25~32.
- Cruden, R. W. 1976. Intraspecific variation in pollen:ovule ratios and nectar secretion—preliminary evidence of ecotypic variation. *Annals of Missouri Botanical Garden*, **63**: 277~289.
- Cui, X. L., R. C. Wei & R. F. Huang. 1996. A study on the breeding system of *Amonum tsao-ko*. In: Wu, T. L., Q. G. Wu & Z. Y. Chen eds. *Proceedings of the Second Symposium on the Family Zingiberaceae*. Guangzhou: Zhongshan University Press. 288~296.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press. 358~365.
- Hu, S. Y. (胡适宜). 1993. Experimental methods in plant embryology (I). Determination of pollen viability. *Chinese Bulletin of Botany (植物学通报)*, **10** (2): 60~62. (in Chinese)
- Huang, S. Q. (黄双全) & Y. H. Guo (郭友好). 2000. Advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **45**: 225~237. (in Chinese)
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist*, **111**: 365~371.
- Larsen, K. L., J. M. Lock, H. Maas & P. J. M. Maas. 1998. Zingiberaceae. In: Kubitzki, K. ed. *The families and genera of vascular plants*. Berlin: Springer-Verlag. 474~495.
- Li, Q. J., Z. F. Xu, W. J. Kress, Y. M. Xia, L. Zhang, X. B. Deng, J. Y. Gao & Z. L. Bai. 2001. Flexible style encourages outcrossing. *Nature*, **410**: 432.
- Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust. 1983. Parental strategy: gender and maternity in higher plants. *BioScience*, **33**: 180~186.
- Lovett Doust, J. 1980. Flora sex ratio in andromonoecious Umbelliferae. *New Phytologist*, **85**: 251~264.
- May, P. G. & E. E. Spears. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). *American Journal of Botany*, **75**: 1830~1841.
- Podolsky, R. D. 1992. Strange flora attractions: pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science*, **258**: 791~793.
- Podolsky, R. D. 1993. Evolution of a flower dimorphism: how effective is pollen dispersal by "male" flowers. *Ecology*, **74**: 2255~2260.
- Primack, R. B. & D. G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in New Zealand montane shrub manuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *American Journal of Botany*, **67**: 361~368.

- Qian, Y. Y. (钱咏义). 1994. A new species of *Globba*. Acta Botanica Austro Sinica(中国科学院华南植物研究所集刊), **9**: 51~ 52. (in Chinese)
- Richards, A. J. 1997. Plant breeding systems. 2nd ed. London: Chapman & Hall.
- Sakai, S., M. Kato & T. Inoue. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of *Boenean gingers* (Zingiberaceae and Costaceae). American Journal of Botany, **86**: 646~ 658.
- Solomon, B. P. 1985. Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. Ecology, **66**: 1321~ 1332.
- Solomon, B. P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). American Journal of Botany, **73**: 1215 ~ 1221.
- Song, Z. P. (宋志平), Y. H. Guo(郭友好)& S. Q. Huang(黄双全). 2000. Studies on the breeding system of *Limnocharis flava* (Butomaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica(植物分类学报), **38**: 53~ 59. (in Chinese with English abstract)
- Sutherland, S. & L. F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. Ecology, **65**: 1093~ 1104.
- Symon, D. E. 1979. Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. In: Hawkes, J. G., R. N. Lester & A. D. Skelding eds. The biology and taxonomy of the Solanaceae. London: Academic Press. 385~ 397.
- Thomson, J. D. & S. C. H. Barrett. 1981. Temporal variation of gender in *Arallia hispida* (Araliaceae). Evolution, **35**: 1094~ 1107.
- Willson, M. F. & N. Burley. 1983. Mate choice in plants: tactics, mechanisms, consequences. Princeton: Princeton University Press.
- Willson, M. F. & P. W. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in *Aspleias* (Asteraceae). Evolution, **31**: 495~ 511.
- Wu, D. L. 1996. The Zingiberaceae in "Flora of China". In: Wu, D. L., Q. G. Wu & Z. Y. Chen eds. Proceedings of the second Symposium on the Family Zingiberaceae. Guangzhou: Zhongshan University Press. 23~ 27.
- Wu, D. L. (吴德邻). 1999. The phylogeography of Zingiberaceae. In: Lu, A. M. (路安民) ed. Geography of families and genera in seed plants. Beijing: Science Press. 604~ 614. (in Chinese)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 张丽赫