

红姜花(姜科)同步大量开花的适应意义

高江云^{1*} 盛春玲^{1,2} 杨淑霞^{1,2}

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)

摘要: 两性花植物同步大量开花增加了个体花展示大小, 能吸引更多的传粉者, 使植株获得更多的交配机会, 但也不可避免地带来不同程度的同株异花授粉, 进而对被子植物的性资源分配、花部性状以及雌雄异株的进化等产生重要的影响。本文以姜科红姜花(*Hedychium coccineum*)为研究对象, 通过人工授粉和操控试验、传粉动物的观察、自然结果率和自然居群的大小和密度的调查, 探讨红姜花同步大量开花的适应意义。结果表明: (1)红姜花的穗状花序由 57.33 ± 1.68 ($n = 30$)个蝎尾状聚伞小花序组成, 每个小花序具 3.8 ± 0.15 ($n = 30$)朵花, 同一花序上所有的小花序同步开花, 不同小花序内的花按轮次同步开放, 使花序在整个开花期间保持有数十朵花同时开放, 花序水平上的花展示极为显著; (2)红姜花为自交亲和植物, 但不存在自动自花授粉, 自然居群存在严重的传粉者限制, 其结实也存在着资源限制; (3)多型蓝凤蝶(*Papilio memnon*)、小矩翅粉蝶(*Dercas lycorias*)和黑角尖翅粉蝶云南亚种(*Appias indra aristoxemus*)是红姜花的有效传粉者, 3种蝴蝶对红姜花不同大小花序的访问频率都显著不同, 随着花序花展示大小的增加其访问频率也显著增加; (4)红姜花同一个体小花序内不同轮次花之间的胚珠数随轮次显著减少, 而花粉数前3轮随轮次显著增加。胚珠数的递减及结实存在着资源限制, 说明红姜花一个花序开大量的花并不是为了增加结实, 而花粉数前3轮的递增, 有利于花粉的分散输出, 提高个体的雄性适合度。

关键词: 姜花属, 花展示, 花寿命, 开花格局, 同株异花授粉, 花序结构, 性资源分配

Adaptive significance of mass-flowering in *Hedychium coccineum* (Zingiberaceae)

Jiangyun Gao^{1*}, Chunling Sheng^{1,2}, ShuxiaYang^{1,2}

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

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Hermaphroditic plants that simultaneously display multiple flowers may attract more pollinators and create more chances for mating. However, this may also lead to geitonogamy, which may have major impacts on evolution of sex allocation, floral characteristics, and dioecy. To explore adaptive significance of mass-flowering in *Hedychium coccineum*, we conducted studies on pollination biology of *H. coccineum*, via hand-pollination and manipulated experiments, pollinator observation, and investigations on population density and natural fruit sets. Overall, inflorescences of *H. coccineum* were composed of terminal spikes containing 57.33 ± 1.68 ($n = 30$) cincinnus, and each cincinnus possessed 3.8 ± 0.15 ($n = 30$) flowers. Flowers in each cincinnus opened in turn, and the same round flowers among each cincinnus within inflorescences opened in successive synchronous cycles. This provided a spike that kept a mass of flowers blooming simultaneously throughout the flowering period. *H. coccineum* displayed a large floral display at the inflorescence level. Additionally, *H. coccineum* was self-compatible, and spontaneous self-pollination did not occur. Fruit production of *H. coccineum* in natural populations was severely pollinator-limited. Meanwhile, *H. coccineum* was also resource-limited in fruit production. Three butterflies, *Papilio memnon*, *Dercas lycorias*, and *Appias indra aristoxemus* were effective pollinators of *H. coccineum*. Visiting frequencies of these butterfly species to three inflorescences with different floral display size were obviously different and visitation frequencies

收稿日期: 2012-01-30; 接受日期: 2012-04-25

基金项目: 国家自然科学基金(30970440)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gjy@xtbg.org.cn

increased as the inflorescence increased in floral display size. Pollen grains and ovules of *H. coccineum* varied significantly among flowers of different rounds in the cincinnus. Ovule production decreased significantly from the first to the fourth round, but pollen grains increased significantly from the first round to the third round. The decrease in ovules and resource limitation in fruit production indicated that mass-flowering in *H. coccineum* was not for increasing fruit production. The increase in pollen grains from the first round to the third round benefits pollen export and increases male fitness.

Key words: *Hedychium*, floral display, floral longevity, flowering pattern, geitonogamy, inflorescence structure, sex allocation

植物的交配是一个综合的过程,它决定了个体所有花的繁殖结果。同步大量开花增加了植物对传粉者的吸引,从而提高了交配机会(Klinkhamer *et al.*, 1989);但如果传粉者同时访问同一个体的多朵花,将会减少对其他个体的花粉输出,即产生花粉折损(pollen discounting),同时也增加了自交后代的比例(Holsinger *et al.*, 1984)。对于自交亲和的物种而言,花序内同株异花授粉的增加会导致自交率升高,而使异交的成功率降低。例如,Harder和Barrett(1995)的人工操控试验结果表明,如果不同个体的植株在整个花期开同样数量的花,但每天开花的数量不同,则每天开花少的个体比开花多的个体产生更多的异交种子,因此,日开花少而开花期长能使雄性繁殖成功(male fertility)的异交组分最大化。他们认为,由于显著的花展示而导致异交机会的丧失,也可能会促进花部机制的进化,从而减弱或消除其在吸引传粉者上的优势和同株异花传粉而产生的花粉折损的劣势之间的矛盾。

那么为什么植物很少采用一次只开一朵花的策略呢?在很多情形下,尤其是当生长季比较短的时候,植物采取“每天开少量花、开花时间延长”的策略是行不通的,因为后期开放的花可能没有足够的时间使种子成熟。所以,具有较大花展示的植物,如木本和密集型克隆草本植物,只能采取雌雄功能时空分离、自交不亲和、雌雄异株等策略来尽量减少同步大量开花的繁殖代价(Zhang, 2004)。使交配频率和交配质量最大化的花展示大小,通常在有利于吸引传粉者和自交代价之间存在一个平衡,而这种平衡可能由于花序结构和传粉者类型的不同而改变(Harder *et al.*, 2004)。同时,很多植物花序内不同位置的花的性分配也存在着差异,表现在对花粉和胚珠投入的不同,从而反映了不同位置花的雌雄繁殖成功的差异。理论上来说,先开的花能接受更

多的异交花粉,应该对胚珠的投入更多,偏向于雌性功能;而后开的花能输出更多的异交花粉,对花粉的投入更多,具有较高的雄性繁殖成功率(Robertson, 1992; Brunet & Charlesworth, 1995; Harder & Barrett, 1996)。

姜花属(*Hedychium*)是姜科的一个大属,有50余种,分布中心在喜马拉雅地区,中国有28种,其中18个为特有种(Wu & Larsen, 2000)。姜花属植物花型奇特,雌、雄蕊外伸位于远离花瓣的一侧,是姜科中少数具有不对称花的属之一,其特殊结构暗示需要特殊的传粉者。姜花属的植物在每一个花粉囊的侧面都有一层具有分泌功能的毛,能分泌一种粘液来覆盖花粉,使花粉能粘到传粉的鳞翅目昆虫的翅膀上(Vogel, 1984)。很早就有该属传粉生物学方面的零星观察和报道, Müller(1890)和 Kunckel d'Herculais(1910)观察到天蛾给白姜花(*H. coronarium*)及其他一些种传粉时的有趣现象,天蛾把长而僵直的喙插入到狭窄而弯曲的花冠管中吸取花蜜,由于吸完花蜜的花冠管中形成了真空,把天蛾“吸”住了,天蛾挣脱的过程中翅膀碰触到翘在一侧的柱头和花药,从而完成了传粉。

红姜花(*H. coccineum*)是姜花属多年生草本植物,广泛分布于东南亚热带地区,在我国主要生长于广西、西藏东南部和云南南部的海拔700–2,900 m的森林林缘和路边(Wu & Larsen, 2000)。红姜花的穗状花序由许多短的蝎尾状聚伞小花序组成,小花序内有3–4朵花。我们的初步观察表明,其花序内部的开花顺序和其他很多植物从基部至顶部逐次开花的格局不同,整个花序上所有的小花序都同步开花,使整个花序始终保持有大量的花同时开放,具有极其显著的花展示(图1a)。我们对红姜花的花部特征、开花格局、花序内性资源分配、繁育系统和传粉生物学开展研究,通过人工授粉实验,结合自



图1 红姜花的花序和访花昆虫。(a)红姜花的花序由许多蝎尾状聚伞小花序组成,小花序内的花依次开放,整个花序同时有大量花开放;(b)一只多型蓝凤蝶正访问红姜花的花序;(c)一只小矩翅粉蝶正访问红姜花;(d)一只访花的小矩翅粉蝶翅膀上粘有大量红姜花的花粉。箭头指示花粉。

Fig. 1 Inflorescence and visitors of *Hedychium coccineum*. (a) An inflorescence of *Hedychium coccineum* contains many cincinnus, and flowers in a cincinnus blooms on turn, and many flowers bloom on an inflorescence at the same time. (b) A *Papilio memnon* is visiting the inflorescence of *H. coccineum*. (c) A *Dercas lycorias* is visiting the inflorescence of *H. coccineum*. (d) A number of pollen grains of *H. coccineum* are stuck on the wing of a visiting *Dercas lycorias*. The arrow indicates the pollen grains.

然居群的大小、密度、传粉动物的行为、自然结果率等来探讨红姜花的花序水平上极其显著的花展示的适应意义。拟探讨以下几方面的问题: (1)红姜花的繁育系统是怎样的? (2)红姜花极其显著的花展示有什么适应意义? (3)红姜花的传粉动物有哪些? 它们的访花频率和花展示大小有何关系?

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究主要在2004–2007年红姜花的花期和果期进行。主要观察地点位于西双版纳热带植物园内的稀有濒危植物迁地保护区(21°45' N, 101°02' E; 海拔580 m)。本区为园内保存的原始沟谷热带雨林, 优势乔木为绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)和干果

榄仁(*Terminalia myriocarpa*), 平均冠层高度为30 m(Zhang & Cao, 1995)。林下野生姜园里约收集栽培姜科植物150种, 生境和附近红姜花的自然生境极为相似。此外, 对红姜花的居群大小、密度和自然结果率调查在云南省普洱景阳河国家级森林公园(22°30' N, 101°22' E; 海拔1,200 m)进行, 这里的植被是以西南桦(*Betula alnoides*)和尼泊尔栎木(*Alnus nepalensis*)为优势乔木的常绿阔叶林, 红姜花生长在林缘或路边。

1.2 研究方法

1.2.1 开花物候和花部特征

在2004–2007年间, 对西双版纳热带植物园栽培的红姜花和周围的自然居群进行不定期的物候监测。花期进行花部特征和开花特性的详细观察,

描述花的结构,记录每个花序每天的开花总数,开花时间和凋谢时间、花药散粉时间。对随机选取的6个植株18个花序上的30朵花用游标卡尺测量花各部分的大小,采用血球计数板按Dafni(1992)的方法计数花粉数,胚珠则直接进行计数,以花粉数和胚珠数的平均值来计算花粉/胚珠比(P/O ratio)。

为了验证花序内部不同轮次花的性资源分配是否存在差异,对小花序内不同轮次花的花粉数和胚珠数进行了计数。为了避免可能的个体差异或花序结构的差异,选取同一个体上的6个花序,随机采集花序中部的各5个小花序,对总共30个小花序内第一、二、三、四轮的花各30朵进行计数,利用单因素方差分析(one-way ANOVA, SPSS ver. 13.0)对不同轮次的花粉数和胚珠数进行差异性检验。

在红姜花2天的花寿命内,分别检测开放第一天和第二天花的花粉活性和柱头可授性。分别在上午9点和下午3点采集已随机标记好的第一天和第二天的花的花粉,均匀置于载玻片上,加入一滴MTT溶液,充分混匀,风干后重复加入一滴MTT溶液,在显微镜下观察并统计着色花粉粒和未着色花粉粒数目,花粉粒变为蓝黑色为有活性,未变色或黄褐色为无活性,每次检测6朵花,各3次重复(Rodriguez-Riano & Dafni, 2000)。柱头可授性根据人工异交授粉2 h后柱头上花粉萌发情况来判断:分别在上午9点和下午3点对12朵此前已随机套袋的花进行异交授粉,2 h后把采下的花柱立即用FAA溶液(甲醛、冰醋酸、70%的乙醇按5:5:90的体积比配制)固定,此后在荧光显微镜下观察柱头上花粉的萌发情况,花粉萌发说明柱头可授性好,无花粉萌发说明可授性差,以萌发的花数来估测柱头的可授性。

2005年花期,在莱阳河居群随机选取18个植株的30个花序,测量开花茎秆的高度、统计每花序的小花序数和每小花序的花数。2005年和2006年的果期,随机调查红姜花的自然结果率,统计和记录每个个体的花序数、每花序的小花序数和每花序的结果数,并随机选取30个果实计数种子数。2007年花期,在森林公园核心区约1 km²的范围内调查红姜花的数量和开花个体总的的花序数,测量相邻个体间的距离。

1.2.2 人工授粉处理和花粉管生长实验

为了检验红姜花自交和异交授粉对结果率的

影响以及自交亲和情况,进行了不同的人工授粉处理和花粉管生长实验。

(1)人工授粉处理。于2005年6月10–16日在野生姜园进行,设3个处理。I,套袋:套袋直到开花全部结束;II,自交授粉:开花时每天用同一朵花的花粉进行人工授粉;III,异交授粉:开花时每天用相距5 m以上的另外个体的花粉进行人工授粉。每个处理均为随机选择的12个植株的12个花序,在开花前进行套袋,授粉后重新进行套袋,每天统计和记录开花的数目和授粉的花数。为了避免可能存在的资源限制对结果率的影响,每个小花序仅授第一轮的花,其余的花在开花前摘除花药和柱头。授粉约8周后(8月10日)统计结果率,采收每个处理的所有果实,随机选取30个统计种子数。

为了检验红姜花的结实是否存在资源限制,于2006年8月6–30日在野生姜园总共16个个体上进行以下4种授粉处理:I,第一轮花自交:对12个花序的每个小花序内的第一轮花用同一朵花的花粉进行人工授粉;II,第一轮花异交:对14个花序的每个小花序内的第一轮花用相距5 m以上的另外个体的花粉进行人工授粉;III,第一、二轮花异交:对16个花序的每个小花序内的第一、二轮花用相距5 m以上的另外个体的花粉进行人工授粉;IV,第一、二、三轮花异交:对17个花序的每个小花序内的第一、二、三轮花用相距5 m以上的另外个体的花粉进行人工授粉。所有授粉的花序在开花前进行套袋,授粉后重新套袋,每天统计和记录开花的数目和授粉的花数,不授粉的花在开花前摘除花药和柱头。于2006年9月18日采收每个处理的所有果实并统计结果率,随机选取30个统计种子数。

以平均胚珠数来计算不同授粉处理的结籽率(seed/ovule ratio; %)。对人工授粉处理的结果率和结籽率,自然结果率和结籽率,以及小花序内不同轮次人工授粉的结果率和结籽率进行单因素方差分析(one-way ANOVA, SPSS 13.0),数据分析前进行反正弦转换。

(2)花粉管生长实验。在花开的前一天对花序进行套袋,花开当天分别进行自交和异交授粉处理,随后再套袋。在授粉后的2、4、8、16、24、36和48 h,每个处理分别采摘12朵花,把花柱立即用FAA溶液固定于指管中,24 h后转移到70%的酒精中,随后放入冰箱保存。花粉管的观察参照Dafni

(1992)的方法。保存的花柱先在8 mol/L的氢氧化钠溶液中软化12 h, 再用流水冲洗1 h, 用0.1%苯胺蓝的0.1 mol/L乙酸钾溶液染色4h, 用载玻片将花柱压碎, 在荧光显微镜下观察花粉萌发和花粉管的生长情况, 测量和记录花柱和最长花粉管的长度, 以最长花粉管的长度(L_{pt}) 和花柱总长度(L_s)的百分比来度量花粉管的生长速率(v), 即 $v = L_{pt}/L_s$ 。

1.2.3 访花动物观察和控制传粉试验

访花动物的观察于2007年7月26–29日在野生姜园的一侧进行, 同时对3个个体的3个开花花序进行观察。为了观察访花动物对不同花展示大小的访问差异, 通过人工摘除多余的花, 在观察期间使花序1保持有60朵花, 花序2有40朵花, 花序3有5朵花, 花序1和2相距3.5 m, 1和3相距2.5 m, 2和3相距6 m, 周围50 m范围内没有其他开花的红姜花个体。每天的7:30–18:30连续进行观察, 记录所有访花动物的访问时间、行为、频率和在花上停留的时间, 并对各种访花动物进行拍照, 观察结束后捕捉每种访花动物进行种类鉴定和制作凭证标本。

2 结果

2.1 红姜花开花物候和花部特征

红姜花花期为6月中旬到8月中旬, 果期为7月至9月下旬。红姜花的花序为穗状花序, 从茎秆顶部抽生, 开花茎秆的平均高度为 1.72 ± 0.05 m (平均值 $\pm$ 标准差, 下同; $n = 30$), 每茎秆一个花序, 在果实成熟后逐渐枯死。每个穗状花序具有 57.33 ± 1.68

($n = 30$)个蝎尾状聚伞小花序, 每个小花序包含 3.8 ± 0.15 ($n = 30$)朵花(表1), 通常为4朵花, 花序顶部1/4的小花序只有3朵花。红姜花同一花序上所有的小花序同步开花, 不同小花序内的花按轮次同步开放, 即每个花序始终保持所有小花序都有花开放, 整个花序可持续开花8–11 d(图1a)。

在开花的前一天, 花蕾从小花序中抽出, 并不断伸长, 凌晨2:00–4:00花瓣完全打开, 随后花丝和花柱伸长, 远远伸出花冠之外, 上午7:00–8:00花药裂开并散粉。红姜花的花药由2个花粉囊组成, 每个花粉囊的一侧有一排具有分泌功能的毛, 当花药裂开散粉时, 能分泌一种胶状物质覆盖花粉。单朵花持续开放2 d后, 在开花的第二天晚上至第三天凌晨凋谢, 花寿命为2 d。花为鲜艳的红色, 具花蜜, 但没有任何明显的气味。红姜花的花丝从花冠管顶部长出, 花冠管、花丝和花药的长度之和相当于花柱长度(表1), 柱头从2个花粉囊中间伸出, 和花药紧紧靠在一起, 没有明显的雌雄异位现象(图1a)。

红姜花每朵花的平均花粉数和胚珠数分别为 $6,969.82 \pm 168.20$ ($n = 90$)和 75.47 ± 1.59 ($n = 90$), 以二者平均值来计算的花粉/胚珠比为92.2。同一个体小花序内不同轮次花之间的花粉和胚珠数存在显著差异, 胚珠数随轮次增加显著减少(图2; $F_{3,116} = 74.77$, $P < 0.001$, $n = 30$), 而花粉数前三轮随轮次显著增加, 但第四轮却显著少于第二、三轮, 和第一轮无显著差异(图2; $F_{3,116} = 34.84$, $P < 0.001$, $n = 30$)。

表1 红姜花的植株和花部特征
Table 1 Plant and floral characteristics of *Hedychium coccineum*

项目 Items	平均值 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SE	范围 Range	样本量 Simple size
株高 Plant height (m)	1.72 ± 0.05	1.2–2.3	30
小花序数 No. of cincinnus per inflorescence	57.33 ± 1.68	38–75	30
花数 No. of flowers per cincinnus	3.8 ± 0.15	2–6	30
花丝长度 Filament length (mm)	55.7 ± 0.66	49.82–62.11	30
花药长度 Anther length (mm)	10.08 ± 0.2	8–12.12	30
花柱长度 Style length (mm)	99.86 ± 0.90	88.72–105.27	30
花冠管长度 Corolla tube length (mm)	34.05 ± 0.48	29.61–39.82	30
唇瓣长度 Labellum length (mm)	27.55 ± 0.23	24.64–29.68	30
唇瓣宽度 Labellum width (mm)	17.55 ± 0.29	13.32–20.84	30
花粉数 No. of pollen grains	$6,960.8 \pm 168.2$	3,600–11,775	90
胚珠数 No. of ovules	75.47 ± 1.59	45–118	90

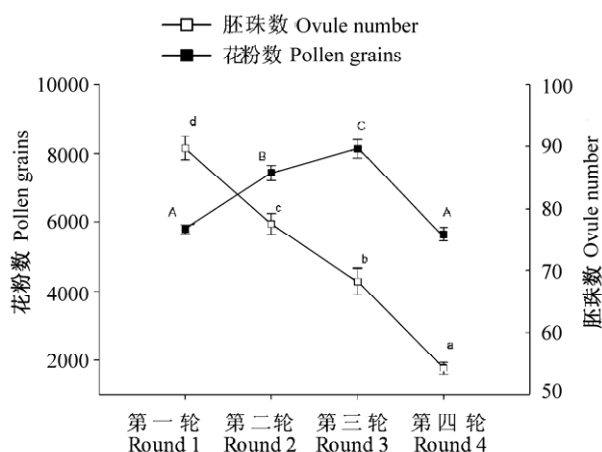


图2 红姜花小花序内不同轮次花的花粉数和胚珠数。不同字母表示不同轮次花的花粉数(A、B或C)和胚珠数(a、b、c或d)差异显著($P < 0.001$)。

Fig. 2 The pollen grains and ovule number of different round flowers in cinnus of *Hedychium coccineum*. Statistically homogeneous grouping based on ANOVA analysis are indicated by the same letter (A, B or C for pollen grains and a, b, c or d for ovule number($P < 0.001$)).

在2天的花寿命内, 开花当天检测的花粉活性较高, 上午和下午分别为98.37%和88.34%, 而开花的第二天则显著降低, 上午和下午分别为29.20%和35.30%。柱头可授性则是开花当天上午较低, 仅30.77%的授粉柱头花粉萌发, 下午则上升到了85.71%, 开花的第二天又有所降低, 上午和下午分别为60.00%和66.67%。

在2007年花期对云南省普洱市莱阳河国家级森林公园核心区约1 km²的范围进行调查共发现红姜花个体38株, 其中开花个体19株。在19株开花个体中, 3株有3个花序, 5株有2个花序, 11株只有1个花序。相距最近的2株开花个体之间的距离为21.8 m, 2株个体之间茂密地生长着各种乔灌木、藤本植物和林下草本植物。

2.2 自交亲和性

2.2.1 不同人工授粉处理的结果率和结籽率

2005年, 套袋处理的花序仅有少量的结果, 平均结果率为 $4.39 \pm 1.30\%$ ($n = 12$)。自交和异交授粉两种处理的结果率没有显著差异, 分别为 $58.43 \pm 5.87\%$ ($n = 12$)和 $50.57 \pm 3.58\%$ ($n = 12$), 但都极显著高于自然结果率 $6.71 \pm 1.26\%$ ($n = 12$) ($F_{2,33} = 24.49$, $P < 0.001$; 图3)。2006年, 异交授粉处理的结果率

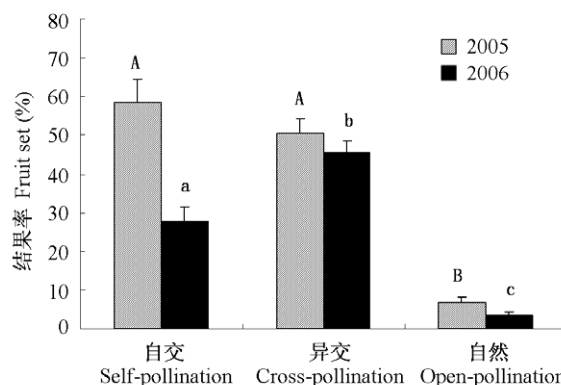


图3 2005年和2006年红姜花不同授粉处理的结果率。不同字母表示不同授粉处理的结果率(2005年, A或B; 2006年, a、b或c)差异显著($P < 0.001$)。

Fig. 3 The effects of pollination treatments on fruit set of *Hedychium coccineum* in 2005 and 2006. Statistically homogeneous grouping based on a one-way analysis of variance are indicated by the same letter (A or B for 2005 and a, b or c for 2006) above the bars($P < 0.001$).

为 $45.31 \pm 3.16\%$ ($n = 14$), 显著高于自交授粉处理的结果率($27.70 \pm 3.71\%$, $n = 12$), 且二者都极显著地高于自然结果率 $3.24 \pm 0.89\%$ ($n = 20$) ($F_{2,43} = 76.85$, $P < 0.001$; 图3)。

对小花序内不同轮数花的授粉试验的结果表明, 不同处理的结果率有显著差异($F_{2,44} = 4.78$, $P = 0.013 < 0.05$), 其中仅第一轮花异交授粉的结果率为 $45.31 \pm 3.16\%$ ($n = 14$), 显著高于第一、二轮花都异交授粉处理的结果率($33.38 \pm 2.48\%$, $n = 16$)和第一、二、三轮花都异交授粉的结果率($30.72 \pm 4.20\%$, $n = 17$)。

不同授粉处理的结籽率分别为: 2005年, 自交授粉处理为 $13.85 \pm 1.19\%$, 异交授粉为 $12.15 \pm 0.98\%$, 自然状态为 $8.54 \pm 0.76\%$; 2006年, 自交授粉为 $13.15 \pm 1.19\%$, 第一轮花异交授粉为 $13.55 \pm 1.05\%$, 第一、二轮花异交为 $15.77 \pm 0.80\%$, 第一、二、三轮花异交为 $17.18 \pm 0.85\%$, 自然状态为 $7.97 \pm 0.69\%$ ($n = 30$)。统计结果表明: 自交和异交授粉处理的结籽率都极显著高于自然结籽率, 而仅第一轮花自交和异交处理的结籽率没有显著差异, 但2006年第一、二轮花异交和第一、二、三轮花异交的结籽率显著高于2005年异交和2006年自交授粉的结

籽率($F_{7,232} = 11.13, P < 0.001$)。

2.2.2 自交和异交授粉处理的花粉管生长

从图4可以看出, 红姜花异交和自交授粉处理的花粉萌发和花粉管生长没有明显差异, 都能在授粉48 h后生长到子房(图4), 说明红姜花的花粉在柱头上萌发和花粉管在花柱中生长的过程中不存在自交不亲和性。

2.3 访花动物及其访花行为

在连续4 d的观察中(除去下雨的时间, 有效观察时间约33 h), 共观察到4种访花动物。其中, 多型蓝凤蝶(*Papilio memnon*)、小矩翅粉蝶(*Dercas lycorias*)和黑角尖翅粉蝶云南亚种(*Appias indra aristoxemus*)是红姜花有规律的访花者, 也是红姜花有效的传粉者; 另外, 我们还观察到一种太阳鸟对花序2有一次偶然的访问, 它停留在花序下面的茎秆上, 试图吸取花蜜, 但很快就飞走了。多型蓝凤蝶并不停留在花上, 而是在空中盘旋, 用长长的喙伸入红姜花的花冠管吸取花蜜(图1b); 小矩翅粉蝶和黑角尖翅粉蝶云南亚种则停留在红姜花的唇瓣上, 慢慢将喙插入花冠管吸取花蜜(图1c), 它们对同一个花序访问的停留时间较长, 对花序上的花进行逐朵访问。在观察期间, 多型蓝凤蝶对3个花序共有116次访问, 在花序1上的单次访问的停留时间平均为1分12秒, 每次平均访问3.1朵花; 而2种粉蝶对3个花序共有83次访问, 其中, 黄色的小矩翅粉蝶有56次访问, 白色的黑角尖翅粉蝶云南亚种有27次访问, 小矩翅粉蝶在花序1上单次访问的停留时间平均为6分36秒, 每次平均访问13.8朵花。在3种蝶类访花的过程中, 由于红姜花长长的伸出于花冠管的柱头和花药很容易接触到它们的翅膀, 因而大量花粉被带走(图1d)。

3种蝶类对红姜花的访问时间主要在11:00–14:00之间, 对所观察的3个花序的平均访问次数明显不同, 对花序1(60朵花)和花序2(40朵花)的访问次数明显多于对花序3(5朵花)的访问次数(图5)。

3 讨论

在对红姜花连续2年的人工授粉试验中, 2005年自交和异交授粉处理的结果率没有显著差异, 而2006年自交处理的结果率显著低于异交(图3), 需要说明的是, 在2006年的试验过程中, 幼果期虫害严重, 可能对试验结果产生了影响。花粉萌发和花粉

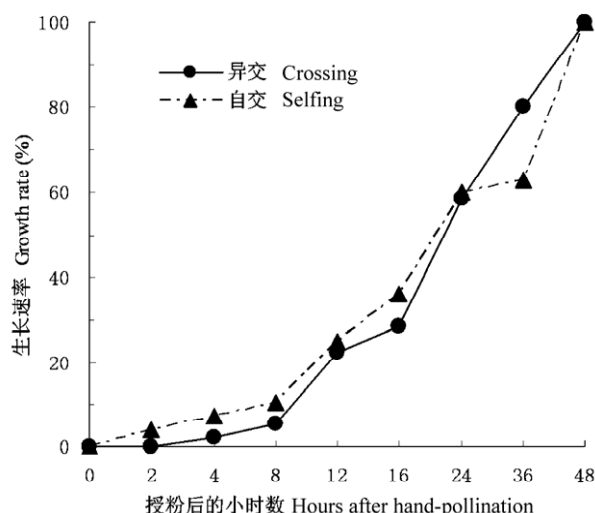


图4 红姜花不同授粉处理后花粉管的生长格局

Fig. 4 The growth pattern of pollen tube in the style of *Hedychium coccineum* under two pollination treatments

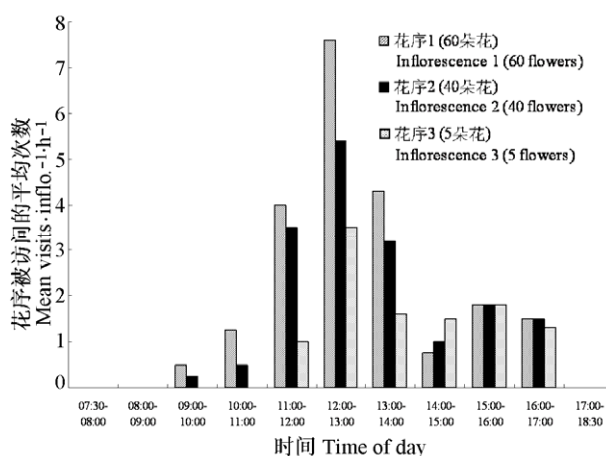


图5 多型蓝凤蝶、小矩翅粉蝶和黑角尖翅粉蝶云南亚种三种蝶类对红姜花3个不同大小花序的访问格局(2007年7月26–29日)

Fig. 5 The visitation patterns on the 3 different inflorescences of *Hedychium coccineum* by *Papilio memnon*, *Dercas lycorias* and *Appias indra aristoxemus* (26–29 July 2007)

管生长实验中, 自交和异交花粉管都能在授粉48 h后生长到子房(图4), 说明红姜花是自交亲和的。在已研究过的姜科植物中, 所有种类都是自交亲和的(Ippolito & Armstrong, 1993; Li et al., 2001; Gao et al., 2004, 2006; Wang et al., 2004), 但对姜花属植物繁育系统的详细研究尚未有报道, Holttum(1950)认为姜花属的一些种类可能是自交不亲和的, 我们的

研究显示了红姜花为自交亲和植物。

红姜花开花前套袋处理有少量结实(4.39%), 我们认为可能是因为姜花属植物的柱头和花药位置很接近, 且花粉被一层胶状物质覆盖, 很容易粘在袋子上, 套袋后由于柱头花药和袋子摩擦而导致自花授粉。红姜花的柱头和花药的位置虽然非常接近, 没有明显的雌雄异位现象(表1; 图1a), 但并不存在自动自花授粉。2005年和2006年的数据都表明自然结果率和结籽率都极显著低于人工自交和异交授粉处理, 表明红姜花需要依靠动物进行传粉。同时, 自然居群存在着严重的传粉者限制。2005和2006年对红姜花第一轮花的自交和异交授粉处理的结果率都不到60%(图3), 而且2006年对第一轮花授粉的结果率显著高于对前2轮花和前3轮花授粉的结果率, 即一个花序中, 随着授粉花朵数量的增加而结果率在下降, 说明红姜花的结果也存在着资源限制。

在有花植物中, 不同植物个体开花物候存在着极大的差异。根据每天开花的丰富程度, Janzen(1971)把热带植物分为两种极端的开花格局, 一种是个体每天只产生很少的花, 但整个花期持续很长的时间, 通常超过2个月, Gentry(1974)将其命名为“steady state”; 另一种是个体每天开大量的花, 但花期只持续很短时间, 通常不超过一周, 称为“big bang”(Gentry, 1974)或“mass-flowering”(Heinrich & Raven, 1972)。两种不同的开花格局吸引不同类型的传粉者, 访问“steady state”植物的传粉者被认为是个体数量较少但种类却较为丰富, 它们往往对一个个体的访问时间较短, 在同种个体之间有较长的移动距离; 而“mass-flowering”植物的传粉者正相反(Heinrich & Raven, 1972), 这种差异必然导致了“steady state”植物比“mass-flowering”植物具有较高的异交传粉比例(Augspurger, 1980)。和同域分布的其他姜科植物相比, 红姜花居群密度较低, 在调查的1 km²的范围仅有19株开花个体, 并且每个个体只有1-3个花序, 但红姜花每个花序却具有 57.33 ± 1.68 ($n = 30$)个蝎尾状聚伞小花序, 每个小花序大多有4朵花, 同一花序上所有的小花序同步开花, 不同小花序内的花按轮次同步开放, 整个花序可持续开花8-11 d, 也就是说, 红姜花的每个花序在整个开花期间都保持有数十朵花同时开放, 花序水平上的花展示极为显著, 属于同时大量开花而花期较

短的植物。

红姜花具有许多蝴蝶传粉的典型花部综合征, 如细长的花冠管、丰富的花蜜、无气味、红色的花、花丝和花柱远远伸出花冠之外等。对红姜花访花动物的观察表明其主要传粉者就是蝶类, 观察到的3种蝶类对红姜花不同大小花序的访问频率随着花序花展示大小的增加而增加(图5)。传粉者对所访问花之间的飞行距离影响着后代的适合度(Price & Waser, 1979; Levin, 1981), 蝶类比其他昆虫有更远的飞行距离, 能有效覆盖一个较大范围的居群(Beattie & Culver, 1979; Schmitt, 1980)。红姜花居群密度较低, 不同个体之间相隔较远, 个体水平上的同步大量开花有利于吸引蝴蝶的访问, 而蝶类又有较大的活动范围, 能有效促进红姜花不同个体之间的花粉传递。

对于红姜花来说, 花序水平上极为显著的花展示在起到吸引传粉者访花的同时也会使同株异花授粉不可避免地发生。尽管同株异花授粉在被子植物中相当普遍, 并对性资源分配、花部性状以及雌雄异株的进化等都具有重要的影响, 但在很长一段时间里, 同株异花授粉一直是繁育系统研究中被忽视的一个方面(de Jong *et al.*, 1993, 1999; de Jong, 2000), 其生态学意义我们仍然知之甚少(Snow *et al.*, 1996)。红姜花小花序内不同轮次花的胚珠数随轮次显著减少, 而花粉数前3轮随轮次显著增加(图2)。胚珠数的递减, 同时红姜花的结实存在着资源限制, 说明红姜花一个花序开大量的花并不是为了增加繁殖保障, 而花粉数前3轮的递增, 说明雄性功能在增强, 第4轮花的花粉数下降, 明显是受到资源限制。因此我们认为, 红姜花的花序水平上极为显著的花展示一方面起到吸引传粉者的作用, 另一方面, 由于其花粉由一层胶状物质覆盖, 蝶类翅膀一次接触就可能带走所有花粉(图1d), 造成大量花粉的浪费, 而红姜花的大量开花能增加花粉的供应, 产生花粉分散包装的效应, 提高红姜花个体的雄性适合度。

红姜花的花寿命为2 d, 但每个蝎尾状聚伞小花序具3-4朵花, 小花序内的花依次开放, 因而一个小花序的寿命为6-8 d。但红姜花小花序内花朵数的增加并没有起到增加繁殖保障的作用, 假设1个小花序只开1朵花, 同时花寿命增加为6-8 d, 那么花展示大小不变的同时又能够节省用于开更多花

的资源投入。红姜花为什么不采用这样的策略呢？植物的花寿命是由雌、雄适合度的增加和维持花开所需投入之间的平衡来决定的(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995), 同时许多研究证明, 植物的花部特征主要是为了适应传播花粉, 而对胚珠受精的影响较小(Willson & Rathcke, 1974; Queller, 1983; Bell, 1985), 昆虫的一次访问即可使胚珠受精, 而生产出来的花粉如果要完全扩散出去则需要昆虫的多次访问, 从这个意义上来说, 花是雄性器官(张大勇, 2000)。红姜花1个小花序内开多朵花, 同时前3轮花花粉数的递增, 有利于花粉的分散输出, 减少花粉的浪费, 红姜花采用这样的策略是由雄性适合度的增加和对花朵资源投入之间的平衡所决定的。

致谢: 感谢中国科学院西双版纳热带植物园杨大荣研究员对本研究所涉及访花昆虫的鉴定。

参考文献

- Ashman TL, Schoen DJ (1994) How long should flowers live? *Nature*, **371**, 788–791.
- Augspurger CK (1980) Mass flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution*, **34**, 475–488.
- Beattie AJ, Culver DC (1979) Neighborhood size in *Viola*. *Evolution*, **33**, 1226–1229.
- Bell G (1985) On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **224**, 223–265.
- Brunet J, Charlesworth D (1995) Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, **49**, 70–79.
- Dafni A (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, New York.
- de Jong TJ (2000) From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Plant Species Biology*, **15**, 31–41.
- de Jong TJ, Klinkhamer PGL, Rademaker MCJ (1999) How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 166–176.
- de Jong TJ, Waser NM, Klinkhamer PGL (1993) Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 321–325.
- Gao JY, Zhang L, Deng XB, Ren PY, Kong JJ, Li QJ (2004) The floral biology of *Curcumorpha longiflora* (Zingiberaceae): a ginger with two-day flowers. *American Journal of Botany*, **91**, 289–293.
- Gao JY, Yang ZH, Ren PY, Li QJ (2006) Reproductive ecology of *Rhynchanthus beesianus* W. W. Smith (Zingiberaceae) in south Yunnan, China: a ginger with bird pollination syndrome. *Journal of Integrative Plant Biology*, **48**, 1294–1299.
- Gentry AH (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**, 64–68.
- Harder LD, Barrett SCH (1995) Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, **373**, 512–515.
- Harder LD, Barrett SCH (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 140–190. Chapman & Hall, New York.
- Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004) Beyond floricism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, **19**, 137–148.
- Heinrich B, Raven PH (1972) Energetics and pollination ecology. *Science*, **176**, 597–602.
- Holsinger KE, Feldman MW, Christiansen FB (1984) The evolution of self-fertilization in plants: a population genetic model. *The American Naturalist*, **124**, 446–453.
- Holttum RE (1950) The Zingiberaceae of the Malay Peninsula. *Garden's Bulletin Singapore*, **13**, 1–250.
- Ippolito A, Armstrong JE (1993) Floral biology of *Hornstedtia scottiana* (Zingiberaceae) in a lowland rain forest of Australia. *Biotropica*, **25**, 281–289.
- Janzen DH (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**, 203–205.
- Klinkhamer PGL, de Jong TJ, de Bruyn GJ (1989) Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos*, **54**, 201–204.
- Kunckel d'Herculais J (1910) Rapport des insectes lepidopteres avec les fleurs des zingiberacees et en particulier avec celles des *Hedychium*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances del Academie des Sciences*, 1153–1155.
- Levin DA (1981) Dispersal versus gene flow in plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **68**, 233–253.
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY, Bai ZL (2001) Flexible style that encourages outcrossing. *Nature*, **410**, 432.
- Müller F (1890) Miscellen Kreuzung von *Hedychium*. *Abhandlungen Herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Vereine zu Bremen*, **11**, 444.
- Price MV, Waser NM (1979) Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature*, **277**, 294–297.
- Queller DC (1983) Sexual selection in an hermaphroditic plant. *Nature*, **305**, 706–707.
- Robertson AW (1992) The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) MacBride (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **46**, 333–349.
- Rodriguez-Riano T, Dafni A (2000) A new procedure to assess pollen viability. *Sexual Plant Reproduction*, **12**, 241–244.
- Schoen DJ, Ashman TL (1995) The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution*, **49**, 131–139.
- Schmitt J (1980) Pollinator foraging behavior and gene dis-

- rsal in *Senecio* (Compositae). *Evolution*, **34**, 934–943.
- Snow AA, Spira TP, Simpson R, Klips RA (1996) The ecology of geitonogamous pollination. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 191–216. Chapman & Hall, New York.
- Vogel S (1984) Blutensekrete als akzessorischer Pollenkitt. In: *Mitteilungsband Botaniker-Tagung Wien* (ed. Ehrendorfer F), p. 123. Institut für Botanik, Universität Wien, Vienna.
- Wang YQ, Zhang DX, Renner SS, Chen ZY (2004) A new self-pollination mechanism. *Nature*, **431**, 39–40.
- Willson MF, Rathcke BJ (1974) Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist*, **92**, 47–57.
- Wu TL, Larsen K (2000) Zingiberaceae. In: *Flora of China*. (Vol. 24): *Flagellariaceae Through Marantaceae* (eds Wu ZY, Raven PH), pp. 346–347. Science Press, Beijing.
- Zhang DY (张大勇) (2000) *Research on Theoretical Ecology* (理论生态学研究). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang DY (张大勇) (2004) *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang JH, Cao M (1995) Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, **73**, 229–238.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 周玉荣)