

铃铛子和赛茛苳 (茄科) 的传粉机制比较研究

王^{1,2}, 罗建³, 许建初¹

(1 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3 西藏高原生态研究所, 西藏 林芝 860000)

摘要: 通过野外交配系统试验和传粉昆虫观察, 以铃铛子 (*Anisodus luridus*) 和赛茛苳 (*A. carniolicoides*) 为研究对象, 探讨了山茛苳属内自交亲和系统的进化与传粉昆虫的转变。结果表明, 铃铛子和赛茛苳均属于自交完全亲和的类群, 但两个种的自动自交能力均不强, 而且都存在传粉限制。北方黄胡蜂 (*Vespula rufarufa*) 和石长黄胡蜂 (*Dolichovespula saxonica*) 分别是铃铛子和赛茛苳的主要传粉昆虫, 自然状态下两种昆虫的传粉效率均比较高, 但两种昆虫访问两种植物时传递花粉的方式不同, 其中北方黄胡蜂主要促进了铃铛子的花间传粉, 而石长黄胡蜂访花引起赛茛苳同一朵花内的传粉。通过与该属的另一种植物山茛苳 (*A. tanguticus*) 的传粉机制比较, 发现在山茛苳属的物种分化过程中, 由自交不亲和转变为自交完全亲和, 传粉昆虫也发生了转变, 证明了自交亲和系统存在于起源较晚的类群中。高山环境中频繁且不可预测的降雨可能降低了传粉昆虫的活动能力, 进而导致铃铛子和赛茛苳均存在传粉限制。

关键词: 交配系统; 自交亲和性; 传粉效率; 青藏高原

中图分类号: 948.12

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2009) 03 - 211 - 08

A Comparative Study on the Pollination Mechanism of *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides* (Solanaceae)

WANG Yun^{1,2}, LUO Jian³, XU Jian-Chu^{1**}

(1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3 Research Institute of Xizang Plateau Ecology, Nyingchi 860000, China)

Abstract: Empirical studies comparing mating systems and pollination mechanisms in closely related species within one genus will help us to better understand the evolution of plant mating system. In the present study, we performed field experiments on *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides*, attempting to explore the evolution of self-compatibility and pollinator shift in the genus *Anisodus*. Our results showed that both *A. luridus* and *A. carniolicoides* were fully self-compatible, but the seed number and fruit set of the netted flowers without emasculation were significantly lower than the intact control flowers subjected to open pollination, indicating the two species only had a weak ability of autonomous selfing. Seed production with supplemental pollen was greatly enhanced compared with natural flowers, suggesting pollen limitation in both species. *Vespula rufarufa* and *Dolichovespula saxonica* were the most frequent pollinators of *A. luridus* and *A. carniolicoides*, respectively. While other floral visitors, including bumblebees, flies and ants, accounted for the minority of visitation in the two species. The number of pollen grains deposited on stigmas of intact flowers within one day was significantly higher than emasculated flowers in *A. carniolicoides*, but not in *A. luridus*. Therefore, visitations of *D. saxonica* to *A. carniolicoides*

基金项目: 国家自然科学基金 (30700096), 中国科学院院长奖学金获得者科研启动专项基金

通讯作者: Author for correspondence; E-mail: jxu@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2008-11-03, 2009-02-13 接受发表

作者简介: 王 (1984-) 女, 在读硕士研究生, 主要从事传粉生物学和民族植物学研究。E-mail: wangyun@mail.kib.ac.cn

was speculated to result in selfing within flower, i. e. facilitated selfing, whereas *V. nufarufa* could facilitate outcrossing among flowers in *A. luridus*. Compared with the pollination mechanism of *A. tanguticus*, the putatively primitive species in *Anisodus*, we found self-compatibility occurred in the derived species, indicating the evolutionary transition from self-incompatibility to self-compatibility and pollinator shift during the speciation in this genus. Moreover, the unpredictable and frequent rain in alpine environment might depress pollinator activity, which could be the principal reason for pollen limitation in *A. luridus* and *A. carniolicoides*.

Key words: Mating system; Self-compatibility; Pollination efficiency; The Qinghai-Tibet Plateau

从异交向自交转变是被子植物交配系统进化的主要趋势 (Stebbins, 1950; Barrett and Harder, 1996; Barrett, 2008)。关于自交的进化假说主要集中在两个方面, 繁殖保障 (reproductive assurance, Baker's law) (Baker, 1955) 和自动选择优势 (automatic selection advantage, Fisher's model) (Fisher, 1941), 并已得到了广泛的数据支持 (张大勇和姜新华, 2001; 何亚平和刘建全, 2003)。近交衰退 (inbreeding depression)、花粉折损 (pollen discounting) 和胚珠折损 (ovule discounting) 是自交存在的主要弊端 (Eckert and Herlihy, 2004; Goodwillie 等, 2005; Eckert 等, 2006), 因此自交通常被认为是进化的“死胡同” (dead end) (Takebayashia and Morrell, 2001), 但统计结果表明, 自交在短命植物 (一年生和两年生) 中非常普遍 (Goodwillie 等, 2005)。在高山生态系统中, 恶劣的自然环境条件限制了昆虫的种类和活动能力 (Bingham and Orthner, 1998), 而短命植物不具备无性繁殖的能力且仅有一次结实的机会, 因此在高山环境中, 常通过自交产生种子以回避异交存在的繁殖风险 (段元文等, 2007a)。此外, 由于短命植物的生活史较短, 连续的自交能迅速淘汰纯合的有害基因, 进而能减弱近交衰退的不利影响而保障繁殖 (Kalisz and Vogler, 2003; Kalisz 等, 2004)。

多年生植物在连续多代自交后容易累积较多的遗传负荷, 近交衰退程度较高 (陈小勇, 2004), 因此多年生植物通常选择异交的交配系统, 并具有多种限制自交的机制。自交不亲和是限制自交的重要机制之一, 广泛地存在于被子植物的多个科中 (Igic 等, 2008)。然而在缺乏传粉昆虫的环境 (如极地、高山) 中, 即使存在严重的近交衰退, 一些多年生植物仍选择自花传粉的方式产生种子, 以克服异花传粉限制 (Zhang and

Li, 2008)。在一些特殊的环境条件下, 植物的自交不亲和系统会崩溃 (breakdown) 并伴随交配系统从异交向自交的转变以实现繁殖保障 (Igic 等, 2008)。茄科的多数种类均具有自交不亲和的特点, 主要通过异交结实, 但某些物种或某一物种内的部分种群或个体却高度自交亲和并转变为自交的交配系统 (Bowers, 1975; McMullen, 1987; Tsukamoto 等, 1999; Schueller, 2004)。山莨菪属 (*Anisodus*) 是茄科的一个小属, 共有 4 个种, 限中国 - 喜马拉雅分布, 中国、不丹、印度、锡金和尼泊尔均有。段元文等 (2007b) 对山莨菪 (*A. tanguticus* (Maxim.) Pascher) 传粉机制的研究表明, 该物种自交不亲和, 但有部分个体的自交不亲和系统已经崩溃, 能通过协助自交或自动自交产生种子。比较同一属内不同物种的传粉机制能揭示交配系统在该属内的进化, 因此我们选择山莨菪属的另外两个种, 铃铛子 (*A. luridus* Link) 和赛莨菪 (*A. carniolicoides* (C. Y. Wu & C. Chen) D Arcy & Z. Y. Zhang) 为研究对象, 通过野外观察和传粉实验研究两种植物的传粉机制, 重点解决如下问题: (1) 铃铛子和赛莨菪的自交亲和程度如何? (2) 两个种是否存在自动自交? (3) 哪类昆虫为铃铛子和赛莨菪传粉? 并依据铃铛子和赛莨菪的研究结果, 与山莨菪的交配系统做比较, 研究山莨菪属不同物种的交配系统和传粉昆虫的差异, 并探讨自交亲和系统在山莨菪属内的进化。

1 材料和方法

1.1 研究材料及地点

铃铛子的花俯垂, 花萼钟状, 脉显著隆起成折扇状, 花冠钟状, 浅黄绿色或有时裂片带淡紫色, 蒴果直立, 球状或近卵状, 果柄较短, 果萼长约蒴果的两倍, 且花萼、花梗、叶片 (尤其叶背面) 及植株都有毛, 花萼上的脉弯曲。赛莨菪在花形态上与铃铛子相似, 但植

株无毛，花萼上的脉劲直，蒴果下垂，果柄稍长，果萼约与蒴果等长。铃铛子和赛苳苳在开花特征与山苳苳相似，柱头首先展现，而花药散粉滞后 1~2 天，具有不完全雌性先熟的特点。两个种在我国主要分布于云南西北部、四川木里、青海东南部和西藏东南部，生长在海拔 3 000~4 200 m 的草坡、林缘灌丛、山地溪旁或疏林下草丛中。

本研究选取的铃铛子居群位于西藏东南部林芝县鲁朗镇以北 16 km，地理位置 29°46' N, 94°44' E，海拔 3 130 m。该居群分布于山间开阔的草地上，主要在牧民搭建的简易木屋和牛棚附近生长。赛苳苳居群位于云南西北部德钦县白马雪山国家级自然保护区境内，地理位置为 28°24' N, 98°59' E，海拔 3 955 m，生长在河边。两个居群的植株数均少于 50。以下野外试验和观察在两个居群内同时开展。

1.2 研究方法

1.2.1 花粉胚珠 (P/O) 比例 花粉胚珠比例能反映物种的交配系统 (Cruden, 1977)，因此我们首先确定铃铛子和赛苳苳的花粉胚珠比例。分别在两种植物的居群内取不同植株上的花蕾固定在 FAA 固定液中带回实验室。室内依据 Dafni (1992) 的方法，从每朵花中取两枚雄蕊，用玻璃棒将花药完全捣碎后加 50% 的酒精和洗涤剂混合液定容至 5 ml，充分摇匀后用微量移液器每次取 5 μ l 置于载玻片上，在光学显微镜下统计花粉数目，每枚雄蕊重复计数 10 次，然后计算每朵花的平均花粉数量。然后在载玻片上用解剖刀片将每朵花的子房切开，在解剖镜下统计其胚珠数，最后计算每朵花的花粉胚珠比例。

1.2.2 交配系统

自交亲和性——随机选择将要开放的花蕾分为两组并去雄后套网。待花开放后，一组用同一植株上花药刚刚散发的花粉人工授粉（自交），另一组用 10 m 外植株上花药刚刚散发的花粉人工授粉（异交）。本操作和以下操作中使用的纱网网眼约 1 mm，能隔离个体较小的昆虫。将自交座果率和平均成熟种子数与异交座果率和平均成熟种子数相比，得到铃铛子和赛苳苳的自交亲和系数 (index of self-compatibility, ISC) (Becerra and Lloyd, 1992)。

传粉限制——随机选择将要开放的花蕾标记为两组且均不做任何处理。待花开放 2~3 d 后，一组用 10 m 外植株上花药刚刚散发的花粉人工补充授粉，另一组保持自然状态下授粉作为对照。用 1- (自然状态授粉花的座果率或平均成熟种子数 / 补充授粉花的座果率或平均成熟种子数) 计算传粉限制 (Duan 等, 2007)。

单性繁殖与自动自交——随机选择将要开放的花蕾分为两组，其中一组去雄后套网，另一组不去雄套网。

昆虫依赖性——随机选择将要开放的花蕾去雄后保持自然状态下授粉。

一个月后，在果实成熟但尚未裂开前收取以上所有处理的果实，室内统计成熟果实的数目和每个果实中成熟种子的数目。

1.2.3 访花昆虫 对访花昆虫的观察均在天气晴朗、温度较高 (20℃ 以上) 时进行。在每个居群内选择处于盛花期的植株，选定一定数量位于不同分枝上的花为观察对象，在 10:00~17:00 之间连续观察并记录所有访花昆虫的访花次数与访花行为，并根据昆虫的访花行为判断访花昆虫是否为传粉昆虫。在视觉范围和不干扰昆虫访花行为的适当距离内进行观察，对每个种的观察时间在 20 h 左右，访花频率用单花每小时的访问次数表示。

1.2.4 传粉效率 随机选择铃铛子和赛苳苳即将开放的花蕾套网，待花开放且雄蕊散粉后，在上午 10:00 取下纱网，下午 17:00 取下柱头，分别装入盛有 FAA 的离心管内固定；为了消除自花花粉的影响，选择即将开放的花蕾去雄后套网，花开放后的处理相同。室内统计各柱头上花粉的数量。先用蒸馏水多次冲洗柱头，再将柱头放入 8 mol/L 的 NaOH 溶液中软化 5 h，软化结束后在蒸馏水中复水浸泡 3 h，然后在 KCOOH 缓冲液配制的 0.1% 的水溶性苯胺兰溶液中染色 4 h，染色后的花粉呈蓝色。最后将柱头置于载玻片之上，用盖玻片将柱头压碎后在荧光显微镜下统计柱头上的花粉数量，以估计每天的总传粉效率。

1.2.5 统计分析 用 SPSS 13.0 统计软件包计算数据的平均值，结果用平均值 \pm 标准误表示，N 表示样本量。用 Nonparametric Test 中 1-Sample K-S 检验数据是否符合正态分布，对符合正态分布的数据用 Independent T Test 比较两组数据间的差异，而用 One-way ANOVA 和 Post hoc-LSD 比较 3 组或 3 组以上数据间的差异；对不服从正态分布的数据则用 Nonparametric Test 中的 2 Independent Samples 比较两组数据间的差异，而用 K Independent Samples 比较 3 组或 3 组以上数据间的差异。

2 结果

2.1 花粉胚珠比例

铃铛子的花粉数量为 50250 ~ 228000 (143485.6 \pm 7039.1, N = 11)，胚珠数量为 276 ~ 431 (364.1 \pm 15.2, N = 11)，花粉胚珠比例为 158.5 ~ 638.7 (403.7 \pm 52.4, N = 11)。赛苳苳的花粉数量为 72570 ~ 128500 (95479.2 \pm 4862.5, N = 12)，胚珠数量为 256 ~ 468 (359.3 \pm 20.6, N = 12)，花粉胚珠比例 204.9 ~ 345.7 (272.2 \pm 16.4, N = 12)。

2.2 交配系统 (表 1)

自交亲和性——自交和异交座果率的差异在两个种内均较小。赛茛苳自交的成熟种子数显著高于异交,但在铃铛子中两者的差异并不显著。基于座果率和成熟种子数,铃铛子的自交亲和系数分别为 0.83 和 0.82,赛茛苳则为 1.14 和 1.33。

传粉限制——补充授粉后,铃铛子和赛茛苳的座果率和成熟种子数均显著提高,说明自然状态下两个种均存在传粉限制。无论基于座果率还是成熟种子数,赛茛苳的传粉限制均大于铃铛子。

单性繁殖与自动自交——两个种去雄套网处理的花均没有结实,说明铃铛子和赛茛苳不存在无融合生殖现象。而不去雄套网处理后,两种植物均有部分花产生了种子,说明两种植物均能通过自动自交产生种子;但成熟种子数目和座果率均低于自然状态,因此铃铛子和赛茛苳通过自动自交产生种子的能力均较弱。

昆虫依赖性——去雄后,赛茛苳和铃铛子的座果率分别下降了 27% 和 13.3%。赛茛苳去雄不套网花的成熟种子数显著低于对照 ($Z=2.31$, $P=0.02$),而铃铛子去雄不套网花的成熟种子数虽然低于对照,但差异并不显著 ($Z=1.74$, $P=0.08$)。

2.3 访花昆虫

观察结果表明,昆虫访问铃铛子和赛茛苳时

以取食花蜜为主,极少取食花粉。昆虫访花时直接飞入下垂的花冠内,腹面朝向花冠筒内壁而背部朝向花药和柱头一侧,个体较大的昆虫能接触柱头或者散粉的花药,完成花粉输入和输出。

对铃铛子观察了 21 h,共 305 次访花。访花昆虫包括北方黄胡蜂 (*Vespula rufarufa* L.)、日本食蚜蝇 (*Syrphus japonicus* Loew)、黑带蜂蚜蝇 (*Volucella zonaria* Poda) 和泰氏木工蚁 (*Camponotus taylori* Forel),偶尔有厕蝇 (*Fannia* sp.) 和熊蜂 (*Bombus* sp.) 访花,但由于数量很少而没有抓捕鉴定。其中北方黄胡蜂的访花次数占 95.7%,熊蜂仅占 0.3%,而其它昆虫总共占 3.9%。北方黄胡蜂的访花频率显著高于熊蜂 ($Z=3.26$, $P=0.001$),也高于其它昆虫的访花频率,但差异并不显著 ($Z=1.89$, $P=0.06$),而熊蜂的访花频率则显著高于其它昆虫 ($Z=2.12$, $P=0.03$) (图 1)。

对赛茛苳观察了 16.5 h,共 248 次访花。访花昆虫包括石长黄胡蜂 (*Dolichovespula saxonica* Fabr.)、瑞熊蜂 (*Bumbus richards* Reing)、叶蜂 (*Tenthredopsis* sp.) 和泰氏木工蚁。其中石长黄胡蜂的访花次数占 89.5%,熊蜂占 9.3%,其它昆虫共占 1.2%。石长黄胡蜂的访花频率显著高于熊蜂 ($Z=4.73$, $P<0.001$) 和其它昆虫 ($Z=5.32$, $P<0.001$),而熊蜂与其它昆虫的访花频率差异则并不显著 ($Z=1.38$, $P=0.17$) (图 1)。

表 1 铃铛子和赛茛苳不同处理的成熟种子数 (平均值 \pm 标准误) 及座果率

Table 1 Number of mature seeds (Mean \pm SE) and fruit set from different treatments in *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides*

处理 Treatment	铃铛子 <i>A. luridus</i>			赛茛苳 <i>A. carniolicoides</i>		
	种子数 Seed number	座果率 Fruit set	样本量 Sample size	种子数 Seed number	座果率 Fruit set	样本量 Sample size
人工自交 Manual selfing	100.4 \pm 39.1 ^{ab}	50.0%	10	261.1 \pm 32.9 ^c	90.9%	11
人工异交 Manual outcrossing	121.7 \pm 33.4 ^{ab}	60.0%	10	176.4 \pm 34.0 ^{bd}	80.0%	10
自然授粉 Natural pollination	75.9 \pm 17.4 ^a	43.3%	30	34.6 \pm 15.5 ^a	32.0%	25
补充授粉 Supplemental pollination	166.0 \pm 36.4 ^b	80.0%	10	100.3 \pm 26.7 ^b	88.9%	9
不去雄套网 Netting without emasculation	27.2 \pm 10.5 ^a	33.3%	30	20.0 \pm 11.8 ^a	20%	20
去雄不套网 Emasculation without netting	25.6 \pm 15.8 ^a	20.0%	20	1.7 \pm 1.7 ^e	5.0%	20
传粉限制 Pollination limitation	0.543	0.459	-	0.655	0.640	-
自交亲和系数 Index of self-compatibility	0.82	0.83	-	1.33	1.14	-

注: 同种植物不同处理间标有相同字母的值表示在 0.05 水平没有显著差异。

Note: values sharing the same letter among different treatment in one species indicate that the difference is not significant at $P=0.05$ level.

此外, 石长黄胡蜂访问赛苜蓿的频率显著高于北方黄胡蜂访问铃铛子的频率 ($Z = 4.17$, $P < 0.001$), 但熊蜂 ($Z = 1.67$, $P = 0.10$) 和其它昆虫 ($Z = 1.11$, $P = 0.27$) 的访花频率在两个种之间均不存在显著差异 (图 1)。

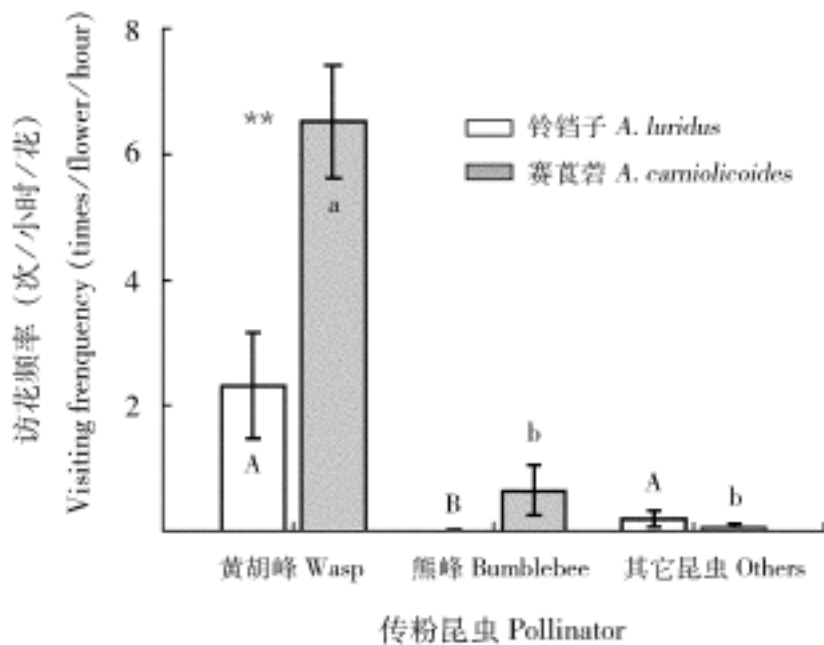


图 1 不同类型的昆虫对铃铛子和赛苜蓿的访花频率

** 表示两种植物的访花频率在 0.05 水平存在显著差异, 而相同字母表示在同种植物内访花频率在 0.05 水平不存在显著差异

Fig. 1 Visiting frequency of different kinds of insects on *A. luridus* and *A. carnioleoides*

Paired bars with ** indicate the difference is significant at $P = 0.05$ level, and bars with the same letter within one species indicate no significant difference at $P = 0.05$ level

2.4 传粉效率

自然状态下, 铃铛子柱头上的花粉数量为 197 ~ 356 (277.1 ± 17.8 , $N = 10$), 而赛苜蓿柱头上的花粉数量为 117 ~ 1564 (799.1 ± 143.8 , $N = 13$), 两个种之间的差异并不显著 ($Z = 1.80$, $P = 0.07$)。而去雄后, 铃铛子柱头上的花粉数量为 7 ~ 495 (322.9 ± 58.5 , $N = 10$), 赛苜蓿柱头上的花粉数量仅为 0 ~ 16 (4.8 ± 1.7 , $N = 10$), 两个种之间存在显著差异 ($Z = 3.53$, $P < 0.001$)。此外, 铃铛子去雄后柱头上的花粉数量与自然状态下没有显著差异 ($T = 7.75$, $P = 0.47$), 而赛苜蓿去雄后柱头上的花粉数量则显著低于自然对照 ($T = 5.52$, $P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 交配系统

对两个种自交亲和性的检验结果表明, 铃铛

子和赛苜蓿的自交亲和系数均大于 0.75, 属于自交完全亲和的类群 (Becerra and Lloyd, 1992), 而同属的山苜蓿自交不亲和 (段元文等, 2007b)。系统学证据表明山苜蓿是山苜蓿属中最先分化的种, 铃铛子和赛苜蓿为后期分化构成姐妹群 (涂铁要, 2008)。我们的结果表明在山苜蓿属的物种分化过程中, 自交不亲和转变为自交亲和, 进一步证明了自交亲和的物种是由自交不亲和的祖先种进化而来 (Igic 等, 2008)。自交不亲和系统的崩溃通常与自交进化相关 (Igic 等, 2008), 不去雄套网后铃铛子和赛苜蓿分别有 33.3% 和 20.0% 的花产生了种子, 表明两种植物具有一定的自动自交能力。但不去雄套网的座果率和种子数均低于自然状态下授粉的花 (尽管不去雄套网花的种子数与自然状态下没有显著差异), 表明自然状态下两种植物具有混合交配系统, 均可通过异交和自交产生种子, 而并非完全依赖自动自交。按 Cruden (1977) 依据花粉胚珠比例对交配系统类型的划分标准, 铃铛子和赛苜蓿均属于兼性异交 (facultative xenogamy), 与交配系统试验的结果相符。

理论研究预测植物的混合交配系统仅仅是一个过渡阶段或者是其它适应机制的副产物 (by-product), 而交配系统会向自交为主或者异交为主两个方向进化 (Lande and Schemske, 1985)。但最近的统计研究表明, 混合交配系统在被子植物中广泛存在 (Goodwillie 等, 2005), 自然界中有 33% 的植物介于自交和异交之间 (Vogler and Kalisz, 2001)。维持混合交配系统的重要原因之一就是自交的繁殖保障作用, 即在种群密度很低或缺乏传粉者导致异花花粉量不足时, 自交能够提高植物的结实率, 而比较自然授粉状态下的花和不去雄套网的花在种子生产上的差异是评价自交能否提供繁殖保障的理想方法 (Schoen and Lloyd, 1992)。但我们的观察结果表明昆虫访问铃铛子和赛苜蓿的频率均比较高, 并不存在传粉昆虫不足的现象, 而且试验结果同样表明自动自交并没有为两种植物提供繁殖保障。由于同种植物的传粉昆虫可能在不同的生长季节或者不同的居群之间存在很大差异 (Schoen and Brown, 1991; Petanidou and Ellis, 1993), 因此, 虽然铃铛子和赛苜蓿的自动自交能力不强, 但在缺乏传

粉昆虫的季节或居群，即使存在严重的近交衰退，自动自交仍然能为铃铛子和赛茛苳的有性繁殖起到一定的保障作用 (Lloyd and Schoen, 1992; Schoen 等, 1996)。此外，铃铛子和赛茛苳都是八倍体 (Tu 等, 2005)，多倍化可能在一定程度上减弱了近交衰退对两种植物的不利影响 (Husband and Schemske, 1997)。

3.2 传粉昆虫

熊蜂是高山植物的主要传粉昆虫 (Bingham and Orthner, 1998; Blionis and Vokou, 2001; Duan 等, 2007)，但熊蜂对铃铛子和赛茛苳的访问次数在所有昆虫的总访问次数中所占的比例都非常低，说明熊蜂并非铃铛子和赛茛苳的主要传粉昆虫。与山茛苳相似，铃铛子和赛茛苳都散发强烈的臭味，具有适应蝇类传粉的特征 (Erhardt, 1993; 段元文等, 2007b)，而蝇类同样在高山植物的传粉系统中占有重要的地位 (段元文等, 2007b)。但我们在观察过程中并未发现蝇类访问赛茛苳，而蝇类访问铃铛子的频率也很低。观察点的两个居群所处海拔均在 3 000 m 以上，尽管我们并未观察更高海拔的居群，但仍说明高山环境下的铃铛子和赛茛苳不需要完全依靠熊蜂或蝇类完成传粉。访花频率较高的北方黄胡蜂和石长黄胡蜂分别是铃铛子和赛茛苳的主要传粉昆虫。对两种昆虫传粉效率的检验结果表明，自然状态下铃铛子和赛茛苳柱头上每天落置的花粉数量均较高且两个种之间不存在显著差异；去雄后一天内铃铛子柱头上的花粉数量仍然很高，而赛茛苳柱头上的花粉数量则显著低于去雄前，说明北方黄胡蜂在铃铛子不同花之间传递花粉的能力远高于访问赛茛苳的石长黄胡蜂。因此自然状态下赛茛苳柱头上的花粉主要是自花花粉，由传粉昆虫在花内活动引起，属于协助自交 (facilitated selfing)，而铃铛子柱头上主要为异花花粉。去雄后两种植物的结实情况进一步证明了这一点，因为与自然状态下授粉的花相比，去雄后赛茛苳的种子数和座果率显著降低而铃铛子没有显著减少。铃铛子和赛茛苳柱头上的花粉来源不同，但花粉数量均与传粉昆虫的访花频率密切相关。

对传粉效率的检验结果表明，自然状态下铃铛子和赛茛苳柱头上的花粉数量都足以使所有胚珠受精，但人工补授异花花粉后，两种植物的种

子数量和座果率均显著高于自然状态，说明铃铛子和赛茛苳都存在传粉限制，这与两种植物较高的访花频率和传粉效率矛盾，原因可能与传粉昆虫活动的不稳定访花有关。我们对传粉昆虫的观察和传粉效率的检测均在晴朗的天气条件下进行，而在高山环境中，天气情况复杂多变而且降雨频繁，如在鲁朗，2008 年 6 月的 30 天内有 25 天出现降雨，总降雨量达 149.4 mm^{*}，而 6 月正是铃铛子的花期。降雨及由此引起的降温和空气湿度的增大均能降低昆虫的访花频率 (Corbet, 1990)，因此我们得到的昆虫访花频率与传粉效率应该是晴朗天气下的最大值，不能代表自然状态下的访花频率和传粉效率。自然状态下的种子数和座果率能较为准确的反映传粉昆虫访问情况，而多变的高山环境引起访花昆虫访花的不稳定性可能是铃铛子和赛茛苳存在传粉限制的主要原因。

4 结论

山茛苳属的交配系统在物种分化过程中由自交不亲和转变为自交亲和；铃铛子和赛茛苳的自动自交能力不强，但在缺乏传粉昆虫的季节或居群，自动自交能为两种植物提供一定的繁殖保障。两个种的主要传粉昆虫分别是北方黄胡蜂和石长黄胡蜂，北方黄胡蜂促进了铃铛子不同花之间的花粉交流，而石长黄胡蜂访花则引起赛茛苳同一朵花内的花粉传递；两种传粉昆虫的访花频率较高，但高山环境中频繁的降雨降低了昆虫活动频率，导致铃铛子和赛茛苳都存在传粉限制。

致谢 中国科学院昆明植物研究所杨永平研究员对试验给予了大力支持和帮助；中国科学院青藏高原研究所昆明部段元文博士对试验悉心的指导；昆明动物研究所董大志老师在鉴定昆虫以及青藏高原研究所藏东南高山环境综合观测研究站对野外工作给予的大力支持！

〔参 考 文 献〕

陈小勇, 2004. 交配系统 [A]. 见: 张大勇主编, 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社

* 数据来源: “中日气象灾害合作研究中心—JICA 计划项目”
林芝 PBL 塔

- 涂铁要, 2008. 茄科 Nolaneae、天仙子族和茄参族的分子系统学与生物地理学 (博士论文) [D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所
- Baker HG, 1955. Self-compatibility and establishment after " long-distance " dispersal [J]. *Evolution*, 9 (4): 347—348
- Barrett SCH, 2008. Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: An overview [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 69 (1): 1—5
- Barrett SCH, Harder LD, 1996. Ecology and evolution of plant mating [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 11 (2): 73—79
- Becerra JX, Lloyd DG, 1992. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): A second action of self-incompatibility at the whole flower level? [J]. *Evolution*, 46 (2): 458—469
- Bingham RA, Orthner AR, 1998. Efficient pollination of alpine plants [J]. *Nature*, 391 (6664): 238—239
- Blionis GJ, Vokou D, 2001. Pollination ecology of *Campanula* species on Mt. Olympos, Greece [J]. *Ecography*, 24 (3): 287—297
- Bowers KAW, 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 62 (6): 633—638
- Corbet SA, 1990. Pollination and the weather [J]. *Israel Journal of Botany*, 39 (1-2): 13—30
- Cruden RW, 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. *Evolution*, 31 (1): 32—46
- Dafni A, 1992. Pollination ecology: A practical approach [M]. New York: Oxford University Press
- Duan YW (段元文), He YP (何亚平), Zhang TF (张挺峰) *et al.*, 2007a. Delayed selfing in an alpine species *Gentianopsis barbata* [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 31 (1): 110—117
- Duan YW (段元文), Zhang TF (张挺峰), Liu JQ (刘建全), 2007b. Pollination biology of *Anisodus tanguticus* (Solanaceae) [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15 (6): 584—591
- Duan YW, Zhang TF, Liu JQ, 2007. Interannual fluctuations in floral longevity, pollinator visitation and pollination limitation of an alpine plant (*Gentiana straminea* maxim., Gentianaceae) at two altitudes in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 267 (1-2): 255—265
- Eckert CG, Herlihy CR, 2004. Using a cost-benefit approach to understand the evolution of self-fertilization in plants: The perplexing case of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae) [J]. *Plant Species Biology*, 19 (3): 159—173
- Eckert CG, Samis KE, Dart S, 2006. The ecology and evolution of flowers [A]. In: Harder L, Barrett SCH eds. *Ecology and Evolution of Flowers* [M]. Oxford: Oxford University Press
- Erhardt A, 1993. Pollination of the edelweiss, *Lontopodium alpinum* [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 111 (2): 229—240
- Fisher RA, 1941. Average excess and average effect of a gene substitution [J]. *Annals of Eugenics*, 11 (1): 53—63
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG, 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 47—79
- He YP (何亚平), Liu JQ (刘建全), 2003. A review on recent advances in the studies on plant breeding system [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27 (2): 151—163
- Husband BC, Schemske DW, 1997. The effect of inbreeding depression in diploid and tetraploid population *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression [J]. *Evolution*, 51 (3): 737—746
- Igic B, Lande R, Kohn J, 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 169 (1): 93—104
- Kalisz S, Vogler DW, 2003. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments [J]. *Ecology*, 84 (11): 2928—2942
- Kalisz S, Vogler DW, Hanley KM, 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating [J]. *Nature*, 430 (7002): 884—887
- Lande R, Schemske DW, 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models [J]. *Evolution*, 39 (1): 24—40
- Lloyd DG, Schoen DJ, 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 153 (3): 358—369
- McMullen CK, 1987. Breeding systems of selected Galápagos islands angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, 74 (11): 1694—1705
- Petanidou T, Ellis EW, 1993. Pollination fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity [J]. *Biodiversity Letters*, 1 (1): 9—22
- Schoen DJ, Brown AHD, 1991. Whole- and part-flower self-pollination in *Glycine clandestina* and *G. argrea* and the evolution of autogamy [J]. *Evolution*, 45 (7): 1665—1674
- Schoen DJ, Lloyd DG, 1992. Self- and cross-fertilization in plants. III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 153 (3): 381—393
- Schueller SK, 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 91 (5): 672—681
- Schoen DJ, Morgan MT, Bataillon T, 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351 (1345): 1281—1290
- Stebbins GL, 1950. *Variation and Evolution in Plants* [M]. New York: Columbia University Press
- Takebayashi N, Morrell PL, 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach [J]. *American Journal of Botany*, 88 (7): 1143—1150
- Tsukamoto T, Ando T, Kokubun H *et al.*, 1999. Breakdown of self-in-

compatibility in a natural population of *Petunia axillaris* (Solanaceae) in Uruguay containing both self-incompatible and self-compatible plants [J]. *Sex Plant Reproduction*, 12 (1): 6—13

Tu TY, Sun H, Gu ZJ *et al.*, 2005. Cytological studies on the Sino-Himalayan endemic *Anisodus* and four related genera from the tribe Hyoscyameae (Solanaceae) and their systematic and evolutionary implications [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147 (4): 457—468

Vogler DW, Kalisz S, 2001. Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems [J]. *Evolution*, 55 (1): 202—204

Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华), 2001. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25 (2): 130—143

Zhang ZQ, Li QJ, 2008. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae) [J]. *Annals of Botany*, 102 (4): 531—538

* * * * *

(上接第 210 页)

Zhou LH (周丽华), Wu ZY (吴征镒), 2001. Taxonomic revision of *Cotoneaster microphyllus* (Rosaceae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 23 (2): 162—168

(2) 书籍: 在引用中文书籍文献时, 均用中文形式列出, 若引用的是翻译为中文的书籍, 也用中文形式列出, 并按姓氏汉语拼音字母顺序排于文献的最前面。

吴征镒, 路安民, 汤彦承等, 2003. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社, 496—499

Gibson N, Hope G, 1986. On the origin and evolution of Australasian alpine cushion plants [A]. In: Barrow BA (ed). *Flora and Fauna of Alpine Australasia* [M]. Australia: CSIRO, 63—81

Takhtajan A, 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants* [M]. New York: Columbia University Press

翻译书籍: 翻译者 (原著者, 年份), 年份. 书名 (原书名) [M]. 出版地: 出版社, 页码。如:

李正理译 (Esau K, 1977), 1979. 种子植物解剖学 (Anatomy of Seed Plants) [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 63

(3) 文献排列顺序: 中文文献在先, 英文文献在后。中文文献以姓氏汉语拼音字母顺序为序, 英文文献以姓氏字母为序 (包括用汉语拼音所列作者文献)。

3 各专栏对稿件的特别要求

3.1 对植物系统学与生物地理学稿件的要求

(1) 报道个别省级新分布或新记录种的稿件、描述单个新变种的稿件或报道个别新等级的稿件不接受发表, 报道二个及以上中国新记录种的稿件内容充实者可酌情考虑以用简报的形式发表, 但篇幅不超过一个页码。(2) 对单个或少数几个种做了核型分析, 但对系统学或分类学没有多少实际意义的稿件不再接受发表; 单种属的核型研究论文, 内容充实者和确有新意者可接受投稿。

3.2 对植物生态学与资源管理稿件的要求

(1) 植物生态学稿件: 要求在系统综述国内外前期研究工作的基础上, 明确提出科学假设 (说), 制定与此相对应的研究方案, 通过野外调查 (监测)、实验室控制实验等方法采集数据, 在统计学分析结果的支持下, 验证作者提出的科学假设, 以解决关键科学问题, 为植物生态学的理论发展做出新贡献。没有具体科学目标的、描述性的植物群落学调查资料原则上不再接受发表。

(2) 植物资源管理稿件: 研究对象主要控制在物种、生态系统和景观水平。稿件分为两类: 第一类是应用生态学的基本原理, 研究或构建具有良好经济效益和生态效益的植物资源管理体系, 并分析其生态系统的功能和维持机制; 第二类是新开发的植物资源报道或系统整理 (包括物种 亚种 变种 品种、群落等), 应该明确说明资源的现状 (分布或储量)、用途、开发利用前景等。第二类稿件一般作为研究简报发表, 篇幅不超过 4 个印刷页。

3.3 对于植物生理与分子生物学稿件的要求

要求稿件的内容对认识植物具有重要的或新的生物学事件、过程的意义、功能有贡献, 不再接受仅仅描述配方改进、实验过程调整或测量数据堆砌的论文。

3.4 对植物化学稿件的要求

(1) 原则上论文请用英文撰写; (2) 论文中要有新化合物; (3) 或已知化合物新的生物活性; (4) 若无新化合物, 但前人对其化学成分缺乏研究, 可以用简报的形式发表, 但篇幅不超过一个页码, 主要说明其中各种成分即可, 不必罗列大量分析数据和化学结构。

(下转第 226 页)