

# 草乌传粉过程中的广告效应与回报物质研究

廖万金\* 王峥媚 谢丽娜 肖雯 孙岳

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生态学研究所, 北京 100875)

**摘要:** 虫媒传粉植物与其传粉者之间的相互作用被认为是被子植物花多样性的一个重要选择压力。这种相互作用体现在植物对传粉者的吸引以及传粉者行为对花粉的转运两个方面。本研究通过去除不同的花部器官研究了草乌(*Aconitum kusnezoffii*)对其传粉者的吸引, 并结合传粉者的访问行为和草乌花的生物学特性探讨了传粉过程与交配系统的适应。红光熊蜂(*Bombus ignites*)是草乌的有效传粉者。去除花萼片显著降低了红光熊蜂的访问频率, 但去除特化成蜜腺叶的花瓣并没有显著改变红光熊蜂的访问频率, 这表明草乌吸引红光熊蜂的主要结构是由5枚萼片组成的花部外观形态, 而非花瓣。花蜜是草乌提供给红光熊蜂的回报物质, 糖浓度为39.23%, 组氨酸浓度为0.25  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 。草乌花较大、单花花期长、雌雄异熟、花粉寿命长, 是一个自交亲和但需传粉者传粉完成繁殖过程的异交物种。草乌花序是无限花序, 当上部的花处于雄性阶段时, 下部的花正好处于雌性阶段。而红光熊蜂在草乌花序上的访问顺序通常自下而上, 带来异交花粉为下部的花进行异花授精, 同时又带走上部花的花粉, 这就很好地促进了草乌的异交。草乌雄蕊自外向内逐渐成熟, 是一种有效的限制传粉者单次访问浪费大量花粉的花粉装配策略, 能提高植物通过花粉散布获得的雄性适合度。

**关键词:** 广告效应, 花蜜, 异交, 花粉装配, *Aconitum kusnezoffii*, *Bombus ignites*

## Floral advertisement and rewards in bumblebee-pollinated *Aconitum kusnezoffii* (Ranunculaceae)

Wanjin Liao\*, Zhengmei Wang, Lina Xie, Wen Xiao, Yue Sun

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875

**Abstract:** Interaction between animal-pollinated plants and their pollinators is thought to be an important selecting force shaping the evolution of flowers. Successful pollination of a plant relies on its attractiveness to pollinators and the ability of the pollinators to deposit enough compatible pollen on the flower's stigma. To assess the attractiveness, we manipulated the flower of *Aconitum kusnezoffii* by removing the sepals and petals, respectively. We then evaluated the mating system based on pollinator behavior and flower biology of *A. kusnezoffii*. The bumblebee, *Bombus ignites*, was the effective pollinator of *A. kusnezoffii*. Bumblebee behavior differed on the manipulated flowers. The visiting frequency was significantly reduced by sepal-removal treatment, but remained unchanged by nectar-removal treatment. Bumblebees were attracted by the flower exterior morphology formed by five sepals, not by the nectary formed by the two petals. The two lower sepals provided a landing platform, and the uppermost sepal functioned as a nectar guide, ensuring bumblebee find the nectar precisely and rapidly. The two lateral sepals restricted the direction in which a bumblebee can enter the flower, ensuring pollination efficiency in zygomorphic flowers. Nectar was the main reward for bumblebees, with a sugar concentration of 39.23% and histidine concentration of 0.25  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ . The flower of *A. kusnezoffii* was large, protandrous and herkogamous, suggesting an outcrossing mating system based on the outcrossing index. In *Aconitum* inflorescences the oldest flowers were functionally female at the bottom of acropetal racemes, while younger flowers were functionally male at the upper positions. *Bombus ignites* generally flew from a younger functionally male flower near the top of an *A. kusnezoffii* inflorescence

收稿日期: 2007-07-06; 接受日期: 2007-10-02

基金项目: 国家自然科学基金(30430160)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liaowj@bnu.edu.cn

to an older functionally female flower near the bottom of another inflorescence, and then moved progressively upward. This behavior promoted the outcrossing of *A. kusnezoffii*. *Aconitum kusnezoffii* flowers were strongly protandrous, with the male phase lasting 2–4 days, during which the anthers gradually dehisced. *Aconitum* packaged pollen within each flower as individual anthers dehisced over a protracted period. Such pollen packaging necessarily limited pollen removal during single visits and increased male fitness by promoting pollen dispersal.

**Key words:** advertisement, nectar, outcrossing, pollen packaging, *Aconitum kusnezoffii*, *Bombus ignites*

传粉是植物繁殖过程中的一个重要环节, 它控制着基因在种群内和种群间的流动(Barrett & Harder, 1996)。自 Joseph Gottlieb Kölreuter 和 Christian Konrad Sprengel 的经典著作发表以来, 历经200年的发展, 传粉生物学已成为植物种群生物学和进化生物学中的热门领域(黄双全和郭友好, 2000; 张大勇和姜新华, 2001; Chittka & Thomson, 2001; 张大勇和廖万金, 2004; Harder & Barrett, 2006; Waser & Ollerton, 2006)。

虫媒传粉植物与其传粉者之间的相互作用被认为是被子植物花多样性的一个重要选择压力。这种相互作用体现在两个方面。首先, 植物的花部特征如何吸引传粉者并影响传粉者的行为和花粉传递机制; 第二, 传粉者转运的花粉的数量和质量如何影响植物的雌性和雄性繁殖成功 (Real, 1983; Utelli & Roy, 2000; 黄双全和郭友好, 2000)。一般认为花萼和花瓣等外轮器官主要执行保护和吸引传粉者的功能(如 Fukuda *et al.*, 2001), 而雌雄蕊及其附属结构则是完成生殖过程以及给传粉者提供回报(reward)的器官(Jones & Little, 1983)。植物通过大而鲜艳的花冠、特定的香味、甚至短距离的触觉特征来执行广告效应(advertisement)吸引传粉者。花粉和花蜜是植物提供给传粉者的最主要回报物质, 富含的糖和氨基酸等营养物质能补偿传粉者访花的能量消耗(Heinrich & Raven, 1972)。但是也有研究认为, 花蜜本身除了作为回报物质以外, 同时也具有广告效应, 能吸引传粉者(Thorpe *et al.*, 1975; 见 Dafni, 1992)。

传粉者的访问行为是否能带来足够的外源花粉为胚珠授精, 以及是否能有效地将花粉散布出去, 是植物与其传粉者相互关系研究中另一个重要的问题。但遗憾的是, 大量的传粉生物学研究只关注了传粉过程, 而基本忽略了传粉者对花粉输出的研究, 没有深入探讨传粉过程与植物交配系统的关

系(张大勇和姜新华, 2001)。

乌头属(*Aconitum*)植物的花冠由5枚萼片组成, 大而鲜艳, 盔萼里包藏着2枚特化成蜜腺叶的花瓣, 结构比较特殊, 现有的研究都发现熊蜂(*Bombus* spp.)是该属植物的特化传粉者(Brink, 1980; Utelli & Roy 2000, Fukuda *et al.*, 2001; 张挺峰等, 2006)。乌头属植物花与熊蜂的身体构造表现出了惊人的适应。乌头花2枚侧萼片之间的距离与熊蜂的身体大小, 以及蜜腺叶的长度与熊蜂的喙长都匹配得相当好(Kronfeld, 1890; 见 Brink, 1980)。本文以草乌(*Aconitum kusnezoffii*)为材料, 对其吸引传粉昆虫的结构进行实验分析, 明确花萼和蜜腺叶在吸引熊蜂方面的作用; 同时对花蜜的糖和氨基酸含量进行初步的研究; 分析传粉者的访花频率与温度、湿度等环境因子的相关性; 并粗略地推测草乌的交配系统, 探讨传粉者的访花行为对其交配系统的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究材料

草乌是毛茛科乌头属的一种多年生草本植物。植株高大, 7–9月开花, 总状花序。萼片蓝紫色, 5枚离生, 上萼片呈盔状, 稍盖住两侧萼, 前端内外两侧各有一黄色斑块。侧萼近肾形, 直立于上萼片两侧内, 而小萼片呈“八”字形下垂。花瓣2枚, 特化成蜜腺叶, 其唇上卷, 距在末端成拳卷状, 内有蜜腺。雄蕊多数, 心皮离生。进行传粉观察的种群(115°25'15.8"E, 39°57'18.4"N, 海拔1,356 m)位于北京市西郊小龙门国家森林公园核桃楸(*Juglans mandshurica*)林下, 灌木稀疏。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 访花者观察

选取草乌同一克隆的处于盛花期且具有近似花展示(floral display)的3个分株(ramet), 分别记为1、2、3号分株。去除1号分株所有花的萼片, 去除2

号分株所有花的蜜腺叶, 3号分株为对照。从9:40–15:40对这3个分株进行连续观察, 记录各种传粉昆虫的访花次数以及昆虫的具体访花行为。每隔20min记录观察样地的温度和湿度, 利用SPSS 13.0分析昆虫访问频次与环境温度和湿度的关系。采用Mann-Whitney U Test检验不同处理之间访问频次的差异。

### 1.2.2 花部性状的测量

在种群内随机选取15个开花植株, 每个植株选取1朵正在开放的花, 测量花大小。分别以前端开口宽度和高度, 以及上萼片末端至前端开口长度来衡量。

### 1.2.3 花粉活力和柱头可受期检测

花粉和柱头成熟时, 其表面经常会形成水解酶系统, 以进行花粉和柱头间的识别、花粉萌发等活动。MTT(Thiazolyl blue, 噻唑蓝)可使含有某些水解酶的花粉和柱头着色。对草乌而言, 经MTT染色后, 有活性的花粉被染成红褐色; 无活性花粉呈黄色。若柱头处于可受期, 则被染成深蓝色; 未成熟柱头不着色。

以草乌花刚开放而花药未开裂为第一阶段, 少数几个花药开裂为第二阶段, 约半数花药开裂为第三阶段, 全部开裂为第四阶段, 花药散粉基本完毕, 花柱伸长为第五阶段。随机选择10朵花, 套袋隔离传粉者。分别取其各阶段的花粉进行MTT染色, 观察花粉活性; 分别取2朵各阶段的花, 进行MTT染色, 判断柱头活性。以此判断雌性功能和雄性功能的持续时间。

采集5朵正在开放的花的花粉于硫酸纸袋中, 置于样地一遮荫处, 每隔0.5 h取适量花粉进行MTT染色, 统计有活性花粉比例。利用SPSS 13.0进行相关和线性回归分析, 估计草乌花粉的最大花粉寿命。

### 1.2.4 花蜜糖浓度、体积、氨基酸含量测定

随机选取20朵即将开放的花, 套袋隔离。待其盛开时, 用20  $\mu$ L的毛细吸管吸干其中10朵花的花蜜, 测量毛细吸管中花蜜液柱的长度 $l$ , 根据 $V = 20l/10.2$ 计算花蜜的体积(其中, 10.2 cm为20  $\mu$ L毛细吸管长度)。将每次取得的花蜜置于糖量计(Atago hand refractometer)上测量糖浓度, 重复10次。对于另外10朵开放的花, 待传粉昆虫 (*Bombus ignites*) 访问一次后, 马上用20  $\mu$ L的毛细吸管吸干剩下的

花蜜, 计算剩余花蜜的体积。二者的差值即为传粉昆虫一次访问吸食的花蜜量。

由于花蜜中含有的氨基酸主要为组氨酸(Baker & Baker, 1973), 所以本实验以组氨酸为参照测定花蜜中的氨基酸含量。配制初始浓度为4 mg/mL的组氨酸-蔗糖溶液, 等体积稀释, 设置10个梯度。将1  $\mu$ L花蜜和10个梯度的组氨酸-蔗糖溶液分别点样于1号定性滤纸上, 在每个样点上滴加0.2%的茚三酮-丙酮溶液, 85 $^{\circ}$ C显色10 min后, 比较待测花蜜样本与组氨酸梯度的颜色, 估计花蜜中氨基酸含量(Baker & Baker, 1973)。

## 2 结果

### 2.1 花部设计(floral design)

草乌花较大, 上萼片末端至花开口长为 $4.01 \pm 0.21$  cm, 开口左右宽为 $1.71 \pm 0.11$  cm, 上下高为 $2.66 \pm 0.08$  cm。通常8月开花, 每朵花大约持续4–6 d(图1)。雄蕊未成熟时花丝向远轴面弯曲, 成熟时花丝挺直, 花药开裂, 传粉后花丝再下弯。通常, 雄蕊群外侧的雄蕊先开裂散粉, 散粉完毕花丝下弯后, 内侧的雄蕊才顺次开裂。整个雄蕊群散粉大约持续2–4 d。在开花早期柱头位置低于花药, 此后柱头位置逐渐升高, 柱头不具有可受性。直到开花末期, 此时绝大多数雄蕊都已经开裂散粉, 柱头位置高于花药, 柱头才具有可受性。雌性功能(即柱头可受期)持续1–3 d(图1)。

MTT染色结果表明离体花粉活力(有活性花粉所占百分比)随时间逐渐降低(图2)。回归分析表明草乌离体花粉的最大存活时间为4.41 h。

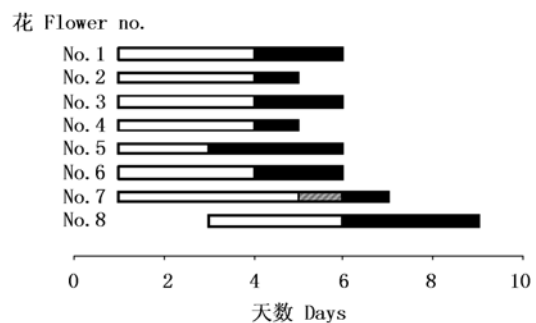


图1 草乌单花花期。白柱表示雄性阶段, 黑柱表示雌性阶段, 灰柱表示雌雄性功能重叠阶段。  
Fig. 1 Male and female durations of flower in *Aconitum kusnezoffii*. White bar, Male phase; Black bar, Female phase; Gray bar, Overlap of the male and female phase.

### 2.2 传粉昆虫及其访问频率

在持续一天的观察中, 我们累计发现有5种昆虫访问草乌花朵, 分别是红光熊蜂(*Bombus ignites*)、食蚜蝇(*Episyrphus balteatus*)、蜜蜂(*Apis mellifera*)、胡蜂(*Vespidae* sp.)和姬蜂(*Ichneumonidae* sp.)。其中, 红光熊蜂和食蚜蝇是最常见的访问者, 其他3种昆虫只是偶尔访问。

昆虫访问草乌花的频率相对较高(图3), 平均每20 min访问 $6.32 \pm 0.91$ 次。即使只考虑最主要的传粉者红光熊蜂, 其访问频率也达到每20 min  $2.21 \pm 0.41$ 次。去除花萼后, 不管是红光熊蜂的访问频率(Mann-Whitney  $U = 95.00, P < 0.05$ )还是所有访问者的访问频率都显著降低(Mann-Whitney  $U = 52.50, P < 0.01$ )。去除萼片植株昆虫访问频率为每20 min  $1.42 \pm 0.49$ 次, 红光熊蜂对去除萼片植株的访问频率也仅有每20 min  $0.84 \pm 0.31$ 次。但是, 去除特化成蜜腺叶的花瓣, 并没有显著改变昆虫的访问频率(图3)。

红光熊蜂通常在有阳光照耀的花上取食, 其喙较长, 取食时仅采花蜜, 不取花粉。它们通常先用喙试探蜜腺叶, 有时试探1-2 s后旋即离开, 有时则

进一步伸入, 将喙伸入蜜腺叶中吸食花蜜。吸食花蜜时其腹部紧贴雄蕊或柱头, 吸食完两个蜜腺叶中的花蜜后才离开, 取食时间平均20 s。红光熊蜂通常

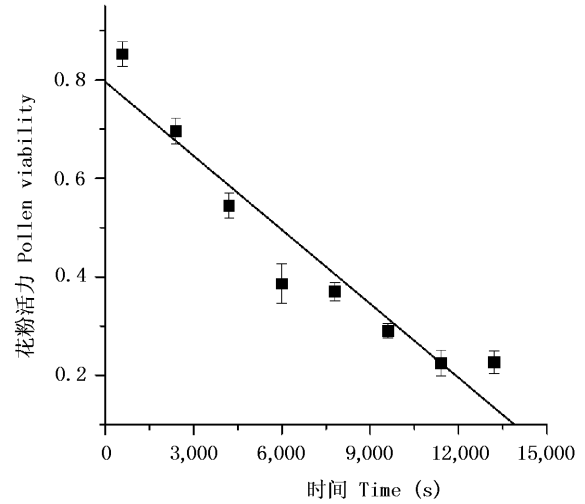


图2 草乌花粉寿命  
Fig. 2 Pollen longevity of *Aconitum kusnezoffii* flowers ( $R^2 = 0.85, P < 0.01$ )

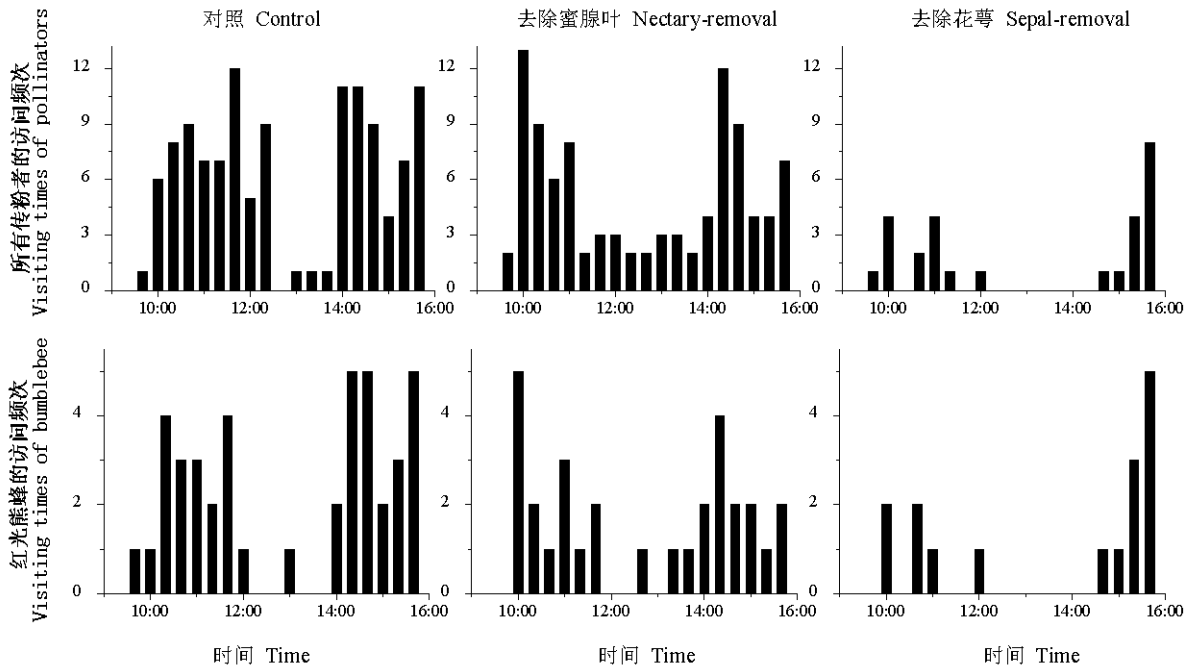


图3 所有访问者的访问频率和红光熊蜂的访问频率  
Fig. 3 The visiting times of total visitors and the effective pollinator, *Bombus ignites*.

先访问花序下部的花,再向上访问上部的花。在去除萼片的花上,尽管蜜腺叶中还有大量的花蜜,但它通常只是在雄蕊群上盘旋一圈后便离开,并不吸食花蜜。有时会落在雄蕊群上,稍事爬行后飞离。对于去除蜜腺叶的花,红光熊蜂仍然访问,但是单次访问时间明显缩短。

食蚜蝇(*Episyrphus balteatus*)具舔吸式口器,以花粉为食。取食时先靠近花序,探寻雄蕊,而后整个落于雄蕊群上。主要用口器取食,稀用足帮忙,但足上粘有花粉。去除花萼、去除蜜腺叶对食蚜蝇的访问行为和频率没有显著影响。

昆虫访问草乌的频率呈现出两个高峰。一个是上午10:00–12:00,另一个是下午14:00–16:00,但这两个访问高峰与植物生长的局域环境气温的两个高峰并不十分吻合,而且与局域环境的湿度也没有显著的相关性(图4)。

### 2.3 花蜜体积及营养成分分析

草乌平均每朵花产生的花蜜体积为 $4.19 \pm 0.47$   $\mu\text{L}$ ,糖浓度为 $39.23 \pm 1.87\%$ ,组氨酸含量为 $0.25$   $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 。花蜜体积与糖浓度没有显著的相关性。红光熊蜂每访问一次,大约吸食 $2.68$   $\mu\text{L}$ 花蜜,通过花蜜中的蔗糖能获得 $20.82$  J的能量,同时得到 $0.67$   $\mu\text{g}$ 的组氨酸。

## 3 讨论

### 3.1 草乌的有效传粉者

被子植物多样性的花部性状是对不同传粉者的系列适应以及对同一传粉者不同方面的适应(Stebbins, 1970)。乌头属植物的花大而且颜色鲜艳,由5枚蓝紫色萼片组成花的外观形态,盔状上萼片包藏着2枚特化成蜜腺叶的花瓣。人们通常认为这一结构是适应熊蜂传粉的(Brink, 1980; Utelli & Roy, 2000; Fukuda *et al.*, 2001; 张挺峰等, 2006)。乌头属植物花两个侧萼片之间的距离与雌性熊蜂的个体大小拟合得非常好(Kronfeld, 1890, 见Brink, 1980),两个侧萼片形成的空间结构能够保证熊蜂准确地传粉。去除*Aconitum japonicum* var. *montanum*的两个侧萼片后,传粉效率显著降低(Fukuda *et al.*, 2001)。而且,Brink(1980)也发现*Aconitum columbianum*蜜腺叶的长度与其传粉熊蜂的喙长显著相关。

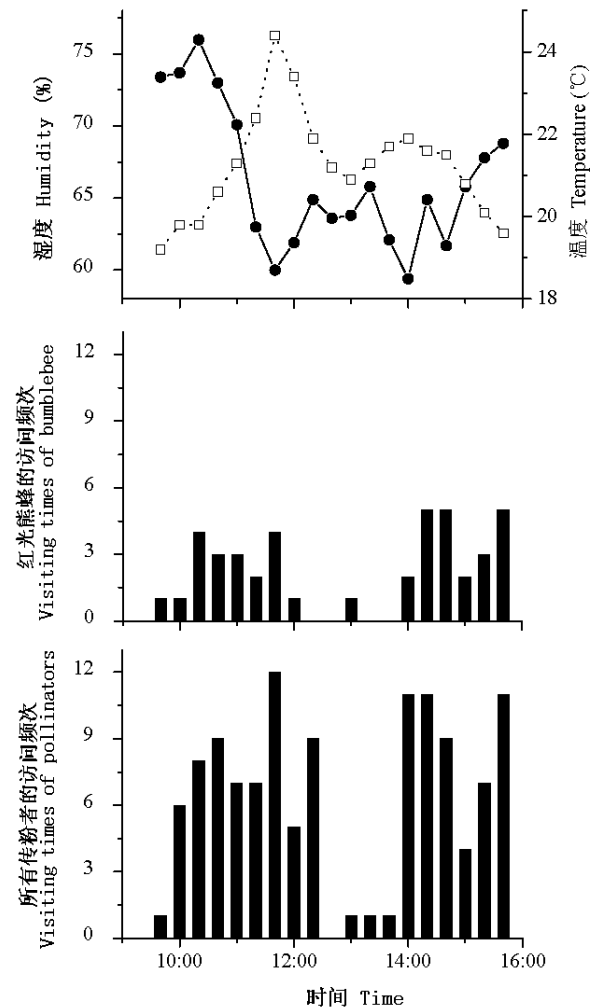


图4 环境温度(虚线)和湿度(实线)与所有访问者访问频率和红光熊蜂访问频率的关系

Fig. 4 Effects of temperature (dot line) and humidity (solid line) on the visiting times of total visitors and effective pollinator, respectively.

在我们的观察过程中,尽管累计发现了5种昆虫拜访草乌的花,但只有红光熊蜂和食蚜蝇*Episyrphus balteatus*能接触到草乌的雌雄蕊群。食蚜蝇*Episyrphus balteatus*主要取食花粉,不吸食也无法吸食花蜜,而且几乎不访问雌性阶段的花。由于在单花水平上,草乌是雄性先熟,雌雄功能基本不重叠(图1),所以食蚜蝇*Episyrphus balteatus*很难实现草乌的花粉传递。与我们的结果类似的是,访问*Aconitum columbianum*的食蚜蝇也不是其有效传粉者(Brink, 1980)。而红光熊蜂能很好地适应草乌的

表1 乌头属植物及其传粉者类型

Table 1 The *Aconitum* species and their corresponding *Bombus* pollinators

| 植物种类<br>Plant species                          | 主要传粉者种类<br>Pollinator species | 参考文献<br>Reference                |
|--|-------------------------------|----------------------------------|
| <i>Aconitum barbatum</i> var. <i>puberulum</i> | <i>Bombus koreanus</i>        | Liao <i>et al.</i> , unpublished |
| <i>A. columbianum</i>                          | <i>Bombus</i> spp.(11种熊蜂)     | Brink, 1980                      |
| <i>A. delphinifolium</i>                       | <i>Bombus flavifrons</i>      | Harder, 1990                     |
|  | <i>B. mixtus</i>              |                                  |
| <i>A. gymnantrum</i>                           | <i>B. kashmirensis</i>        | 张挺峰等, 2006                       |
|  | <i>B. potanini</i>            | Zhang <i>et al.</i> , 2006       |
|  | <i>B. consobrinus</i>         |                                  |
| <i>A. japonicum</i> var. <i>montanum</i>       | <i>B. consobrinus</i>         | Fukuda <i>et al.</i> , 2001      |
| <i>A. kusnezoffii</i>                          | <i>B. ignites</i>             | 本文 This study                    |
| <i>A. lycoctonum</i>                           | <i>B. gerstaeckeri</i>        | Utelli & Roy, 2000               |
|  | <i>B. hortorum</i>            |                                  |
| <i>A. septentrionale</i>                       | <i>B. consobrinus</i>         | Thostesen & Olesen, 1996         |

花部结构, 在取食花蜜的同时完成草乌的传粉过程, 是草乌的有效传粉者。我们统计了现有的几项乌头属植物传粉生物学的研究结果, 发现这几种乌头属植物无一例外都是由熊蜂属昆虫进行传粉的(表1)。正因为如此, 乌头属植物的花通常也被称为“熊蜂花(bumblebee flower)” (Heinrich, 1977)。

### 3.2 草乌对传粉者的吸引

一般认为花的每一部分在传粉过程中或多或少都有特定的作用。植物通过大而鲜艳的花冠、特定的香味、甚至短距离的触觉特征来吸引传粉者(如 Darwin, 1859; Bradshaw *et al.*, 1998; Hodges *et al.*, 2002; Gomez, 2003)。我们发现, 去除草乌的花萼后, 红光熊蜂的访问频率显著降低; 而去除特化成蜜腺叶的花瓣后, 红光熊蜂的访问频率与对照组没有显著差异(图3)。这表明草乌吸引传粉者的主要结构是花萼, 而非特化成蜜腺叶的花瓣。

进一步分析可以发现草乌主要是由花萼形成的外观形态来吸引红光熊蜂, 而不太可能是花色等因素。乌头属植物的花通常包括1枚上萼、2枚侧萼、2枚下萼。草乌花的上萼片有一个黄色斑块, 它可能是指引红光熊蜂取食花蜜的蜜导(nectar guide)。Fukuda等(2001)发现去除*Aconitum japonicum* var. *montanum*的上萼片后, 传粉熊蜂不能准确地将喙伸进蜜腺叶中取食花蜜, 传粉者访问频率也就可能因此而降低。2枚下萼片给传粉熊蜂提供的是一个着陆平台, 因此去掉下萼片会降低传粉熊蜂的访问频率。2枚侧萼片形成的花部结构执行的功能可能是规定了传粉熊蜂在花上行进的方向。只有沿着侧萼形成的通道, 熊蜂才可能顺利取食花蜜(Fukuda

*et al.*, 2001)。两侧对称的花, 其传粉者通常都按照一种固定的方式访问, 因此, 植物的特定传粉者能够实现精确传粉(Proctor *et al.*, 1996)。

传统观点认为花色(花萼或者花瓣的颜色)为传粉者提供了一个视觉信号, 刺激传粉者的感官系统, 有选择性地吸引特定类型的传粉者(Grant, 1949; Stebbins, 1974; Melendez-Ackerman & Campbell, 1998; Hodges *et al.*, 2002; Strauss & Whittall, 2006)。但是, 花色素除了形成各种颜色之外, 还能执行许多与传粉无关的功能(Strauss & Whittall, 2006)。我们没有明确的证据说明草乌花色是否与吸引红光熊蜂传粉相关。乌头属近缘物种的传粉熊蜂种类通常也不一样(表1), 一个值得研究的问题是这些不同物种的传粉熊蜂是根据哪些花部性状分辨不同物种的乌头属植物。

### 3.3 草乌的传粉特征与交配系统

传粉是植物繁殖过程中一个非常重要的环节。传粉者转运的花粉数量和质量对植物的适合度有很大的影响。如果传粉者的访问行为不能避免花内自交或同株异花自交, 那么植物可能会由于近交衰退(对自交亲和的植物而言)或者可用于授精的外源花粉不足(对自交不亲和植物而言)导致适合度下降(Charlesworth & Charlesworth, 1987; De Jong *et al.*, 1992; Husband & Schemske, 1996; Wilcock & Jennings, 1999; Wolf *et al.*, 2000; Charpentier, 2001)。泛化传粉者甚至可能带来其他物种的花粉, 降低胚珠的受精率(McLernon *et al.*, 1996)。总之, 植物的交配系统与传粉者的访问行为和频率紧密相关。

草乌的花比较大, 不管是上下萼片之间的距离

还是两枚侧萼之间的距离都远大于6 mm, 并且表现出雌雄异位和雌雄异熟的特征(图1)。根据异交指数(outcrossing index, OCI)与花部性状的关系(Crudén, 1977; Dafni, 1992), 草乌是一种部分自交亲和, 但需借助传粉者传粉的异交植物。从植物的角度来看, 草乌花期较长, 花粉活力持续时间也比较长(图2)。这为草乌花粉在更广的空间里实现异交奠定了时间上的基础。草乌花蜜中大量的蔗糖和氨基酸又为传粉者大范围的运动提供了能量。从传粉者的角度看, 熊蜂访问乌头属植物的花时, 通常是从花序下部向上部运动(Pyke, 1978; 张挺峰等, 2006)。如熊蜂按由下向上顺序访问露蕊乌头(*Aconitum gymnanthum*)的比例高达97.3%(张挺峰等, 2006)。我们对访问草乌的红光熊蜂的观察也发现它们几乎都是先访问花序下部的花, 再沿花序向上访问少量几朵花后飞离。与传粉者这种访问行为相对应, 草乌花序是无限花序, 下部的花先开放, 上部的花后开放, 当上部的花处于雄性阶段时, 下部的花通常处于雌性阶段。传粉者从一个花序的上部的花飞至下一个花序的下部的花时, 将异交花粉沉降在柱头上, 然后在向上访问的过程中又带走了该花序的花粉, 从而实现异花授粉。乌头属其他植物的花序大多都具有这样的发育顺序, 与对应的传粉者的访问行为相适应, 实现了异花授粉(Pyke, 1978; Utelli & Roy, 2000; Fukuda *et al.*, 2001; 张挺峰等, 2006)。

### 3.4 草乌花粉装配(pollen packaging)策略

传粉昆虫单次访问带走的花粉数量越多, 那么其中成功沉降到下一朵花柱头上的花粉所占百分比就越低(Harder & Thomson, 1989)。所以, 植物通常会采取一些适应性对策限制传粉者单次访问带走的花粉数量, 或者吸引传粉者更多次的访问, 以通过花粉输出提高植物的雄性适合度(Lloyd & Yates, 1982; Harder & Thomson, 1989; Harder, 1990)。两种常见的对策是花粉分发(pollen dispensing)和花粉装配(pollen packaging)。花粉分发策略是指植物通过次级花粉展现等方式展现有限的花粉数量(Lloyd & Yates, 1982; Brantjes, 1983; Harder & Thomson, 1989, Harder, 1990); 花粉装配策略是指植物将总的花粉产量分装在不同的结构单元里, 这些结构单元顺次成熟, 保证植物在任何时刻成熟的花粉数量只占花粉总量的一小部分

(Harder & Thomson, 1989; Harder, 1990)。

花粉装配策略在被子植物中是一个非常常见的现象。Percival (1955)收集了威尔士的81种植物花粉展现的数据, 结果表明其中52种植物的花药不同时开裂, 而且, 在这52种植物中, 有44.2%的物种花内或者同一花序内花药开裂持续时间都超过1 d。Harder (1990)检测了*Aralia*、*Mertensia*和*Aconitum* 3个属6种植物的花粉散布机制, 发现6种植物无一例外地都具有花粉装配机制。其中, *Aconitum delphinifolium*的25–40个花药顺序成熟, 逐渐开裂, 雄性功能持续3–5 d。我们的研究也发现草乌的花药也是自外向内逐渐成熟, 有效地限制了红光熊蜂单次访问带走的花粉数量, 提高了草乌通过花粉散布获得的雄性适合度。

### 参考文献

- Baker HG, Baker I (1973) Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature*, **241**, 543–545.
- Barrett SCH, Harder LD (1996) Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 73–79.
- Bradshaw HD Jr, Otto KG, Frewen BE, McKay JK, Schemske DW (1998) Quantitative trait loci affecting differences in floral morphology between two species of monkeyflower (*Mimulus*). *Genetics*, **149**, 367–382.
- Brantjes NBM (1983) Regulated pollen issue in *Isotoma*, Campanulaceae, and evolution of secondary pollen presentation. *Acta Botanica Neerlandica*, **32**, 213–222.
- Brink DE (1980) Reproduction and variation in *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae), with emphasis on California populations. *American Journal of Botany*, **67**, 263–273.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 237–268.
- Charpentier A (2001) Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology*, **15**, 521–530.
- Chittka L, Thomson JD (2001) *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crudén RW (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, **31**, 32–46.
- Dafni A (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin CR (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- De Jong TJ, Waser NM, Price MV, Ring RM (1992) Plant size, geitonogamy and seed set in *Ipomopsis aggregate*. *Oecologia*, **89**, 310–315.
- Fukuda Y, Suzuki K, Murata J (2001) The function of each

- sepal in pollinator behavior and effective pollination in *Aconitum japonicum* var. *montanum*. *Plant Species Biology*, **16**, 151–157.
- Gomez JM (2003) Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *The American Naturalist*, **162**, 242–256.
- Grant V (1949) Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution*, **3**, 82–97.
- Harder LD (1990) Pollen removal by bumble bees and its implications for pollen dispersal. *Ecology*, **71**, 1110–1125.
- Harder LD, Barrett SCH (2006) *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford.
- Harder LD, Thomson JD (1989) Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *The American Naturalist*, **133**, 323–344.
- Heinrich B (1977) The game of the bees. *Horticulture*, **55**, 39–45.
- Heinrich B, Raven PH (1972) Energetics and pollination ecology. *Science*, **176**, 597–602.
- Hodges SA, Whittall JB, Fulton M, Yang JY (2002) Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *The American Naturalist*, **159**, 51–60.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese)
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, **50**, 54–70.
- Jones CE, Little RJ (1983) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Lloyd DG, Yates JMA (1982) Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution*, **36**, 903–913.
- McLernon SM, Murphy SD, Aarssen LW (1996) Heterospecific pollen transfer between sympatric species in a midsuccessional old-field community. *American Journal of Botany*, **83**, 1168–1174.
- Melendez-Ackerman E, Campbell DR (1998) Adaptive significance of flower color and inter-trait correlations in an *Ipomopsis* hybrid zone. *Evolution*, **52**, 1293–1303.
- Percival MS (1955) The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by *Apis mellifera*. *New Phytologist*, **54**, 353–368.
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland.
- Pyke GH (1978) Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology*, **13**, 72–98.
- Real L (1983) *Pollination Biology*. Academic Press, Florida.
- Stebbins GL (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 307–326.
- Stebbins GL (1974) *Flowering Plants, Evolution Above the Species Level*. Belknap Press, Cambridge.
- Strauss SY, Whittall JB (2006) Non-pollinator agents of selection of floral traits. In: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds Harder LD, Barrett SCH). Oxford University Press, Oxford.
- Thostesen AM, Olesen JM (1996) Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. *Oikos*, **77**, 77–84.
- Utelli AB, Roy BA (2000) Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos*, **89**, 461–470.
- Waser NM, Ollerton J (2006) *Plant-pollinator Interactions: from Specialization to Generalization*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wilcock CC, Jennings SB (1999) Partner limitation and restoration of sexual reproduction in the clonal dwarf shrub *Linnaea borealis* L. (Caprifoliaceae). *Protoplasma*, **208**, 76–86.
- Wolf AT, Harrison SP, Hamrick JL (2000) Influence of habitat patchiness on genetic diversity and spatial structure of a serpentine endemic plant. *Conservation Biology*, **14**, 454–463.
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (2001) Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**, 130–143. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇), Liao WJ (廖万金) (2004) Advances in the studies of pollination biology. In: *Plant Biology* (植物生物学) (ed. Zhou YL(周云龙)), pp. 208–210. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘健全) (2006) Pollination ecology of *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 362–370. (in Chinese with English abstract)