



灌木铁线莲繁育系统特征及其 花下垂现象的适应性意义

侯勤正, 任昱兰, 文 静, 赵东光, 王思源

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘 要: 该研究对兰州市北山地区自然居群下的灌木铁线莲(*Clematis fruticosa* Turcz.)的繁育系统特征进行了实验分析, 并通过对其花朵进行人工上举处理, 研究了花朝向改变(花朵上举)后访花昆虫、花粉数量和质量变化以及结籽率和种子特征的变化, 以此反证花朵下垂的适应性意义。结果表明: (1) 自然状态下, 灌木铁线莲的 P/O 值为 9579.5, 属于专性异花授粉; 套袋实验结果显示, 灌木铁线莲自交亲和, 兼具异交和自交的混合交配系统, 但不存在无融合生殖现象。(2) 灌木铁线莲的主要传粉者为东亚无垫蜂(*Amegilla parhypate*)和中华蜜蜂(*Apis cerana*); 人工上举处理改变花朝向后, 两种传粉昆虫的访花频率和单花停留时间与自然条件下没有发生变化, 但因雨水冲刷造成其花粉数量显著下降, 且阳光直射使花粉活力显著下降, 说明花朝向改变会降低其雄性适合度。(3) 花朝向改变后, 灌木铁线莲结籽率显著下降, 种子宿存花柱长度降低, 但并没有影响种子大小和千粒重, 说明花朝向改变降低了雌性适合度, 并影响到灌木铁线莲种子传播。研究结果证实, 灌木铁线莲花期花朵下垂现象对有效传粉昆虫影响不大, 但可以显著提高植物雄性适合度和雌性适合度, 并作为一种有效的适应策略保障了其繁殖成功。

关键词: 灌木铁线莲; 花朵下垂; 繁育系统特征; 花朝向改变

中图分类号: Q944.3

文献标志码: A

Breeding System Characters and the Adaptive Significances of Downward Orientation Flowers in *Clematis fruticosa* Turcz.

HOU Qinzheng, REN Yulan, WEN Jing, ZHAO Dongguang, WANG Siyuan

(College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In this study, we tested the breeding system characters of *Clematis fruticosa* Turcz., which were selected in the natural population at Lanzhou Beishan. And also, by changing flower direction from facing down to up, we studied the visited insect attracting, pollen quantity and quality changing, seed setting ratio changing, and the seed characters of *C. fruticosa*. The results showed that: (1) in natural, the P/O of *C. fruticosa* was 9 579.5, which showed out an obligate cross-pollination breeding system; bagging experiment results showed that the *C. fruticosa* was self-compatible, and had a mixed breeding system which combined with selfing and crossing, but no apomixes was tested. (2) The main pollinators of *C. fruticosa* were *Amegilla parhypate* and *Apis cerana*; after flowers artificially erected. The visit frequencies and stay time/visit/flower did not differ significantly with the natural, but the pollen numbers after rainwash decreased significantly, and as well as the pollen vitality after exposed to solar radiation, which indicated that flower direction changing could decrease the male fitness. (3) After the flower direction changed, the

收稿日期: 2016-07-19; 修改稿收到日期: 2016-08-23

基金项目: 国家自然科学基金(31360064); 甘肃省省级重点学科

作者简介: 侯勤正(1984—), 男, 副教授, 主要从事植物传粉生态学研究。E-mail: hou_qzh@163.com

seed setting ratio of *C. fruticosa* decreased greatly, and the persistent styles of the downwards flowers were significantly longer than that of upwards, but the seed sizes and seed weights did not differ significantly, which indicated that the flower direction changing could decrease the female fitness, and also could influence the seed dispersal of *C. fruticosa*. The results suggested that the flower drooping of *C. fruticosa* could not influence the effective pollinators, but could significantly increase the male and female fitness, which may act as an effective adaptive strategy for the reproductive success of *C. fruticosa*.

Key words: *Clematis fruticosa* Turcz.; downward orientation flowers; breeding system; flower orientation changing

被子植物通过对不同传粉者以及同一传粉者的系列适应后演化出丰富多彩的花部特征,而适应传粉是花部特征进化的根本动力^[1]。在传粉过程问题上,植物表现出与传粉者相适应的花(序)特征来增加传粉者的拜访几率和传粉成功率^[2-3],尽管科学界对这种适应的驱动力有不同看法(即到底是传粉者驱动花的进化还是相反进化类型的进化),但更多的证据支持 Stebbins 提出的“花部特征是由当地最频繁、最有效的传粉者所塑造的”的观点^[4],亦即目前科学界所普遍认同的“传粉者介导了花的进化”的观点。如花瓣颜色^[5]、花大小和花展示^[6]、花形态^[7]、花结构对称性^[8-9]等花部特征都与其传粉者相适应。然而,植物花部特征的塑造也会受到除传粉者以外的其他因素影响,一系列非传粉者作用因子,如植食作用^[10]、盗蜜行为^[11]以及环境因素^[12-13]等都会驱动植物花部结构特征的进化。

花朝向(flower orientation)是植物与周围环境长期适应的结果,而对这种适应关系的研究有助于理解植物与环境的适应机制,因而成为进化生物学领域的重要议题^[14-15]。通过对一系列花朝向问题(花朵上举、花朵下垂、花朵平行、花朝向改变和角度变化等)的研究发现,传粉者是花朝向这一花部特征塑造的主要驱动力^[14-20],这也与 Sprengel 曾预测的“花的朝向与传粉者有着相互匹配关系”相一致^[21]。然而,正如前文所述,植物花部特征的塑造也会受到非传粉者作用因子影响,例如花朵下垂现象,研究表明其适应性意义表现在多个方面:强化昆虫吸引,增加昆虫访问频率,从而提高传粉成功率^[15, 22];避免雨水冲刷造成的花粉折扣和柱头影响,花被形成的“伞”状结构增进了雌性和雄性适合度^[14, 20];避免阳光直射造成的花粉活力下降,从而提高雄性适合度^[11, 23];增加植物结实,避免花朝向改变对种子形成和发育过程的影响^[20]。尽管花朵下垂现象与环境的适应性已得到证实,但是以往研究侧重于此现象适应性的一个方面(如昆虫吸引)或几个方面,而较少开展此现象对植物,尤其是经济型植物对环境

适应性的系统研究。

植物繁育系统是进化生物学研究中最活跃和最富成果的领域之一^[24],而对植物繁育系统的多样化及其作用模式和机制的研究,是理解植物各类群进化的一个重要基础^[25]。灌木铁线莲(*Clematis fruticosa* Turcz.)属于毛茛科铁线莲属植物,花开放期具有典型的花朵下垂现象,但是在结果期花朵上举以利于种子传播。灌木铁线莲观赏价值高,花期长,抗逆性强,可作为花篱、果篱栽培,具有较高的潜在经济价值。本文选择兰州市北山地区自然居群下的灌木铁线莲为研究对象,通过对灌木铁线莲的繁育系统检测以及花朵朝向改变(花朵上举处理)的对照试验,从传粉昆虫观察、花器官保护、结籽率和种子特征等多个方面开展反证研究,以期回答以下问题:1)灌木铁线莲繁育系统特征是什么? 2)花朵下垂对灌木铁线莲具有哪些适应性意义?

1 材料和方法

1.1 实验材料

灌木铁线莲(*Clematis fruticosa*)为直立小灌木,花单生,或聚伞;萼片 4,长椭圆状卵形至椭圆形;瘦果扁,卵形至卵圆形;有宿存花柱,宿存花柱具黄色长柔毛。

1.2 研究时间和地点

本实验于 2014~2015 年的 7~8 月两个开花季度在甘肃省兰州市北山地区开展。兰州北山地区位于中国黄土高原、青藏高原和蒙新高原的过渡地带,海拔 1 550~1 950 m,气候类型属于大陆性气候,气候干燥寒冷,温差大,年降水量少且蒸发量大,日照强。年平均降水量 327.7 mm,降水主要集中在 7~9 月。

1.3 P/O 比和繁育系统特征

1.3.1 P/O 比值测定 采用 Dafni 的方法^[26],在灌木铁线莲盛花期随机摘取 10 个花蕾固定于 FAA 固定液中,实验室内把全部花药取出放于盛有水的离心管中,用玻璃棒挤碎使花粉散布于水中,加水至

1 mL 并充分摇匀后用移液枪取出 1 μ L 在显微镜下数花粉数目,重复 5 次计算平均值;剖开子房,显微镜下数胚珠数目。计算出 P/O 值以初步判断灌木铁线莲的交配系统类型。

1.3.2 繁育系统特征测定 在灌木铁线莲盛花期开始前随机选取 400 个花蕾做如下处理(每种处理各 50 朵):(1)去雄套袋;(2)去雄套网;(3)不去雄套袋;(4)不去雄套网;(5)去雄后自然授粉;(6)同株异花授粉;(7)异株异花授粉;(8)补充授粉。另外选取 50 个花蕾做对照处理。其中所有去雄处理都在柱头未张开前进行,以免柱头污染;同株异花授粉和异株异花授粉要在柱头未张开前进行去雄处理,柱头张开后分别用同株和异株植物盛开花朵的花粉授粉;补充授粉实验在柱头张开后连续 3 d 用异株植物新鲜花粉授粉处理。最后统计每种处理结籽率。结籽率=成熟种子数/(成熟种子数+败育种子数)。

1.4 访花昆虫观察

在灌木铁线莲盛花期,对其进行两种状态访花昆虫和访花频率观察:(1)自然状态下(即花朵下垂)访花昆虫及频率观察;(2)对整株植物的花朵全部上举处理。采用 Arroyo 等的方法^[27]观察访花昆虫的种类、行为和频率。观察前选择 5~7 个花序,以花序上所有的花作为观察对象,在 3 m 外(减少对昆虫的干扰)观察记录所有访花昆虫的次数和行为,同时记录每一种昆虫在单花上的停留时间。

1.5 花器官保护

1.5.1 雨水冲刷 在灌木铁线莲盛花期开始前,随机选取 30 个花蕾分 2 组(每组 15 个),并全部进行套袋处理,开始散粉后并在将要降雨前把 1 组花朵去除纸袋,另 1 组去除纸袋并小心把花朵人工上举以接受雨水冲刷,为尽量减少人工上举过程对花粉影响,我们对每一植株只进行一朵花处理,并在小心上举后进行支架固定(由于灌木铁线莲具有较长花梗,我们只改变花梗角度,并对花梗进行固定),在雨水结束后取回处理花朵,实验室用光学显微镜检测花粉数目。另外取 10 个花蕾做对照处理,对照组花粉数检测与 P/O 比花粉检测同时进行。

1.5.2 阳光照射 在灌木铁线莲盛花期开始前,随机选取 45 个花蕾分 3 组(每组 15 个),并全部进行套袋处理,设置 1 组自然状态下花蕾作为对照,另 2 组开始散粉后并在晴朗天气的 12:00 把全部花朵小心人工上举(上举方法同雨水冲刷实验)以接受阳光照射,其中 1 组花朵在阳光照射 1 h 后再小心放回下垂状态(解除固定支架),另外 1 组在阳光下照射

5 h,最后将 3 组花朵同时取回实验室测量花粉萌发率。取下所有花的花药,放在盛有 10% 的蔗糖溶液的离心管中,室温放置 24 h 后,放在 4 $^{\circ}$ C 冰箱中停止萌发,室内光学显微镜下统计花粉的萌发情况。

1.6 结籽率和种子特征

在灌木铁线莲盛花期开始前,随机选取 100 个花蕾分为 2 组(每组 50 个),1 组把花朵做上举处理(上举方法同雨水冲刷实验),另外 1 组作为对照,种子成熟后计算 2 组处理的结籽率。将收集到的 2 组成熟种子做种子形态大小测定。用数显式游标卡尺测定成熟种子宿存花柱长度、去宿存花柱后种子最长距离(种子长度, L)和最宽距离(种子宽度, W)以及种子千粒重。通过圆锥体体积公式 $V=L[\pi(W/2)^2]/3$ 近似计算种子体积。

1.7 统计分析

所有数据平均值的计算与统计分析均在 SPSS 11.0 中进行,在比较前首先用 Nonparametric Test 中 1-Sample K-S 检验数据是否服从正态分布。对于服从正态分布的数据,用 Independent T Test 比较两组数据的差异,而用 One-way ANOVA 和 Pos hoc-LSD 比较 3 组或者 3 组以上数据的差异;对于不服从正态分布的数据,用 Nonparametric Test 中 2 Independent Samples 比较两组数据的差异,用 K Independent Samples 比较 3 组或者 3 组以上数据的差异。

2 结果与分析

2.1 P/O 比和繁育系统检测

灌木铁线莲的单花花粉量为 $339\ 340\pm32\ 793$ 个,胚珠数为 35.4 ± 10.2 个, P/O 比值为 9 579.5, 根据 Dafni 标准,灌木铁线莲属于专性异花授粉。从结籽率来看,灌木铁线莲在去雄套袋状态下没有结籽(表 1),说明不存在无融合生殖现象;在套网试验(去雄套网和不去雄套网)中,灌木铁线莲都有结籽(表 1),说明灌木铁线莲存在除昆虫媒介以外的其他媒介来完成受精过程,而风很有可能是一种重要的传播媒介;不去雄套袋实验灌木铁线莲也有结籽(表 1),说明灌木铁线莲可能存在一定程度的自交;灌木铁线莲同株异花授粉状态下结籽,并且与异株异花授粉结籽率不存在显著差异($P>0.05$)(表 1),说明灌木铁线莲完全自交亲和。自然状态和补充授粉状态下灌木铁线莲的结籽率不存在显著性差异($P>0.05$)(表 1),说明兰州北山地区自然状态下灌木铁线莲不存在花粉限制。

2.2 访花昆虫及访花频率

自然状态下,灌木铁线莲的访花昆虫主要是东亚无垫蜂(*Amegill aparthypate*),其访花频率为2.18次/小时/花,其次为中华蜜蜂(*Apis cerana*)和切叶蜂(*Megachile* sp.),其访花频率分别为0.883和0.648次/小时/花,体型相对较大的访花昆虫还有黄胸木蜂(*Xylocopa appendiculata*),其访花频率为0.333次/小时/花(表2)。体型较小的访花昆虫有黑青小蜂(*Dibrachys cavus*)(0.633次/小时/花)、

表 1 灌木铁线莲繁育系统各处理结籽率

Table 1 Seed setting rate of different breeding treatments of *Clematis fruticosa*

处理 Treatment	结籽率 Seed setting rate/%
自然状态 Natural condition	82.6±8.6a (n=40)
去雄 Emasculation	81.8±9.4a (n=48)
去雄套袋 Emasculation and bagging	0c (n=41)
去雄套网 Emasculation and netting	26.5±6.7b (n=50)
不去雄套袋 Bagging	24.1±10.4b (n=47)
不去雄套网 Netting	28.3±10.5b (n=50)
同株异花授粉 Geitonogamy	85.1±8.4a (n=43)
异株异花授粉 Xenogamy	86.7±9.1a (n=48)
补充授粉 Complementary pollination	86.9±10.6a (n=39)

注:数据表示为均值±标准差(下同),表中同一列不同字母表示在0.05水平上有显著性差异,n表示样本量

Note:Data showed as Mean±SD(the same below), the different letters in the same column indicate a significant difference at the 0.05 level, n indicates simple size

表 2 灌木铁线莲访花昆虫种类及访花频率

Table 2 Visitor species and their visit frequencies of *C. fruticosa*

访花昆虫种类 Visitor species	访花频率(次/小时/花) Visit frequency (time/h/flower)	
	对照组 Control	处理组 Treatment
东亚无垫蜂 <i>Amegill aparthypate</i>)	2.18	2.09
中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	0.883	0.62
黄胸木蜂 <i>Xylocopa appendiculata</i>	0.333	—
切叶蜂 <i>Megachile</i> sp.	0.648	—
黑青小蜂 <i>Dibrachys cavus</i>	0.633	0.311*
黑带蚜蝇 <i>Episyrphus</i> sp.	0.527	0.522
长尾管食蚜蝇 <i>Eristalis tenax</i>	0.531	0.549
胡蜂科 Vespidae	—	1.71

注: * 表示处理与对照在0.05水平上有显著性差异;下同
Note: * indicates a significant difference between control and treatment at 0.05 level; The same as below

黑带蚜蝇(*Episyrphus* sp.)(0.527次/小时/花)和长尾管食蚜蝇(*Eristalis tenax*)(0.5次/小时/花)(表2),但由于上述昆虫体型较小,推测其传粉效率较低,因此这些小型昆虫对灌木铁线莲的传粉贡献不会很大。

对灌木铁线莲花朵上举处理后,我们发现东亚无垫蜂(*A. parhypate*)、中华蜜蜂(*A. cerana*)、黑青小蜂(*D. cavus*)、黑带蚜蝇(*Episyrphus* sp.)和长尾管食蚜蝇(*E. tenax*)访花,但没有发现切叶蜂(*Megachile* sp.)和黄胸木蜂(*X. appendiculata*)访花;同时,发现一种胡蜂科(Vespidae)昆虫访花(其访花频率为1.71次/小时/花)(表2)。从访花频率的对比来看,除黑青小蜂(*D. cavus*)外,两种状态下灌木铁线莲共有访花昆虫的访花频率都没有变化($P>0.05$),而在人工上举处理后,黑青小蜂(*D. cavus*)对灌木铁线莲的访花频率显著降低($P<0.05$)(表2)。

从昆虫一次访花的停留时间对比来看,东亚无垫蜂(*A. parhypate*)和中华蜜蜂(*A. cerana*)的停留时间在灌木铁线莲的两种状态下没有差别,但是小型访花昆虫黑青小蜂(*D. cavus*)、黑带蚜蝇(*Episyrphus* sp.)和长尾管食蚜蝇(*E. tenax*)的停留时间显著增长($P<0.05$)(表3)。

2.3 花器官保护

2.3.1 花粉数量 自然状态下,灌木铁线莲的单花花粉量为339 340±32 793个。在雨水冲刷条件下,下垂花朵的单花花粉量为326 378±33 776个,与自然状态下单花花粉量没有显著性差异($P>0.05$),而对花朵进行上举处理后,雨水冲刷下灌木铁线莲的单花花粉量为140 194±19 721个,显著低于自然

表 3 灌木铁线莲访花昆虫单花停留时间

Table 3 Visitors stay time on *C. fruticosa*

访花昆虫种类 Visitor species	停留时间 Stay time/s	
	对照组 Control	处理组 Treatment
东亚无垫蜂 <i>A. parhypate</i>	15.93	17.88
中华蜜蜂 <i>A. cerana</i>	12.66	11
黄胸木蜂 <i>X. appendiculata</i>	14	—
切叶蜂 <i>Megachile</i> sp.	8.44	—
黑青小蜂 <i>D. cavus</i>	14.159	30.52*
黑带蚜蝇 <i>Episyrphus</i> sp.	10.31	15.5*
长尾管食蚜蝇 <i>E. tenax</i>	19.91	24.21*
胡蜂科 Vespidae	—	14.29

状态和下垂花朵雨水冲刷下的单花花粉量($P<0.05$)(图1)。

2.3.2 花粉活力 图2显示,自然状态下,灌木铁线莲花粉萌发率为($30.79\pm4.66\%$);在光照处理1 h后,灌木铁线莲花粉萌发率为($17.62\pm2.44\%$),显著低于其在自然状态下萌发率($P<0.05$);而在光

照处理5 h后的萌发率为($10.27\pm2.14\%$),显著低于其在自然状态和光照1 h后的花粉萌发率($P<0.05$)。

2.4 结籽率和种子形态

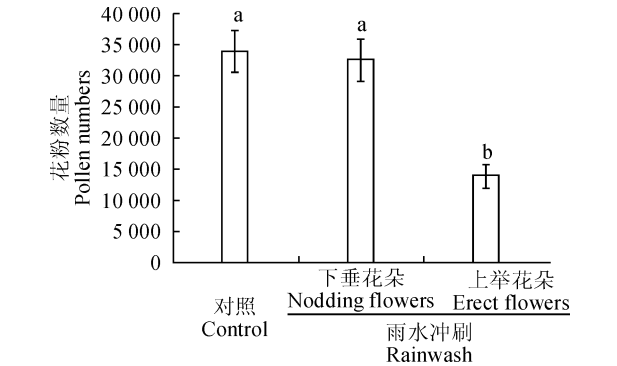
灌木铁线莲的结籽率在自然状态下为($82.6\pm8.6\%$),而在花朵上举处理后的结籽率[($58.8\pm19.8\%$)]显著下降($P<0.05$);在种子形态方面,花朵人工上举处理后灌木铁线莲种子的宿存花柱长度显著下降($P<0.05$),而种子大小体积和千粒重则没有显著差异($P>0.05$)(表4)。

3 讨论

3.1 灌木铁线莲繁育系统特征

去雄后自然授粉状态下灌木铁线莲具有较高的结籽率,而且与自然状态下结籽率没有显著性差异,表明自然状态下灌木铁线莲以异交为主,P/O比的实验结果也证实了这一结论。从单花套袋实验来看,灌木铁线莲同株异花授粉具有较高的结籽率,表明其自交亲和;不去雄套袋状态下具有结籽,说明灌木铁线莲存在自交现象。由于灌木铁线莲花药在成熟过程中具有向外围伸展现象,这就在很大程度上避免了主动自交的发生,另外我们发现灌木铁线莲花内具有蚂蚁、蓟马等小型昆虫,而套袋实验无法隔离此类小型昆虫,因而我们推测其自交可能是由于花内的小型昆虫活动造成的花内协助自交。由小型昆虫引起的花内协助自交现象在线叶龙胆(*Gentiana farreri*)中也曾有报道^[28],尽管有学者认为由于近郊衰退的存在,兼具自交和异交的混合交配系统只是由完全异交向完全自交的过渡^[29],然而由于具有繁殖保证效应(reproductive assurance)和自动选择优势(automatic selection advantage),混合交配系统仍然可以稳定存在^[30]。

在套网试验(去雄套网和不去雄套网)中,灌木铁线莲都有较高结籽率,表明灌木铁线莲具有除虫媒以外的其他传粉媒介。灌木铁线莲具有5片花萼组成的开放式花结构,不存在花瓣结构,这种结构特



不同的字母表示在0.05水平上有显著性差异;下同
图1 灌木铁线莲自然状态下和雨水冲刷状态下的下垂和上举花朵的花粉数量

Bars with different letters indicate a significant difference at 0.05 level; The same as below
Fig. 1 The pollen numbers of nodding and artificially erected flowers of *C. fruticosa* with natural and rainwashed condition

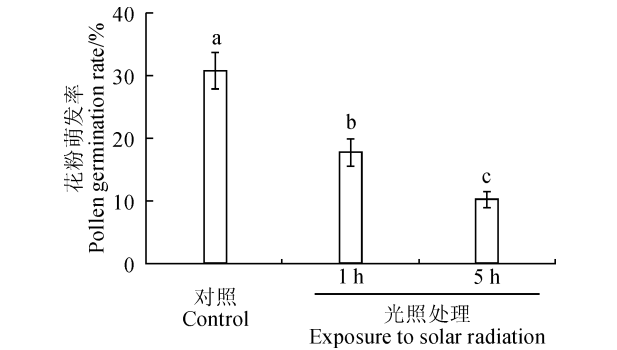


图2 灌木铁线莲自然状态和光照处理1 h和5 h后的花粉萌发率

Fig. 2 Pollen germination rate of *C. fruticosa* with natural condition and after exposed to solar radiation for 1 h and 5 h

表4 灌木铁线莲结籽率及种子形态
Table 4 Seed setting ratio and seed morphology of *C. fruticosa*

项目 Item	对照组 Control	处理组 Treatment
结籽率 Seed setting ratio/%	82.6±8.6(n=40)	58.8±19.8(n=40) *
宿存花柱长 Persistent style length/mm	19.5±1.1(n=464)	18.0±1.5(n=265) *
种子体积 Seed volume/mm³	4.6±0.5(n=464)	4.6±0.5(n=265)
种子千粒重 Seed weight/(1 000 grain)/g	2.7±0.1(n=10)	2.7±0.1(n=8)

点为风媒提供了条件,因而推测风媒作用在灌木铁线莲的繁殖贡献上起到重要作用。尽管我们没有对灌木铁线莲的风媒作用进行验证,但风媒存在于具有类似花结构特点的同科乌头属植物中^[31],这种兼具虫媒、风媒和自交的混合交配系统显然是植物一种有效的繁殖保障策略。

3.2 访花昆虫

花的轻微改变,例如大小、形态、花色等,都会影响到访花者对植物花朵的访问^[32],而花朝向和角度的变化也会影响传粉者种类组成和访问频率^[15, 33]。在本研究中,灌木铁线莲自然状态和花朵上举处理后的访花昆虫种类发生变化:两种大型访花者(切叶蜂和黄胸木蜂)在花朝向改变后不再访花,而胡蜂开始访花,这是对以上结论的证实。然而,尽管在访花者种类组成上有变化,但灌木铁线莲主要访花昆虫(东亚无垫蜂和中华蜜蜂)在花的两种状态下都访花,并且其访花频率和单花访问停留时间在花朝向改变前后也没有显著差异,因此推测灌木铁线莲花朵朝向的变化并不会影响到其主要访花昆虫(东亚无垫蜂和中华蜜蜂)对其繁殖成功的贡献,进而说明灌木铁线莲花朵下垂现象并没有起到增加传粉者吸引力的作用。在花朵朝向发生变化(花朵上举)后,体型较小的访花昆虫,如黑青小蜂、黑带蚜蝇和长尾管食蚜蝇,其种类组成没有变化,但单花停留时间显著增长,这可能是由于花朵上举后增加了花朵内部温度^[34],进而为小型昆虫提供了更佳的栖息场所。

3.3 雨水冲刷处理

雨水是一种影响植物繁殖成功的重要环境因子,雨水冲刷会降低花药和柱头上花粉的数量和质量^[21, 35],同时也会稀释花蜜,进而降低花雄性和雌性适合度^[14, 20]。因此,任何避免雨水冲刷的机制在进化上都具有较强的选择优势^[14]。花朵下垂现象作为一种比较常见的防雨现象在很多研究中已经得到证实^[14-15, 20]。本文研究结果也证实了上述现象,尽管没有验证花粉质量是否会下降,但花朝向改变(花朵上举)后,灌木铁线莲花粉数量显著下降。兰州北山地区降水量 327.7 mm,但是降雨集中在 7~9 月,这正是灌木铁线莲盛花期,因此不可避免受到较强程度雨水冲刷影响。灌木铁线莲的花朵下垂,使得花被(萼片)形成一种“伞”状结构,这作为一种重要的防雨机制在灌木铁线莲与环境的适应上具有重要意义。

3.4 花粉活力

花粉是植物繁殖的重要功能单元,却极容易受

到环境影响,例如高温^[36]、水分缺失^[37]、UV-B 辐射^[23, 38]等,进而会降低花粉活力,影响其在柱头上的萌发^[23]。因此,对于不具有花粉保护措施的植物而言,花粉暴露于阳光直射之下(尤其是强紫外辐射阳光)会造成较强程度的花粉破坏^[18]。在本研究中,相对自然状态,灌木铁线莲朝向改变后的花粉活力(以花粉萌发率表示)在阳光直射下显著下降,并且随着阳光直射时间增长而下降,这表明灌木铁线莲的花朵下垂现象能有效降低阳光直射对花粉的破坏。尽管不清楚阳光直射对灌木铁线莲花粉破坏的原因具体是哪种因子(高温、水分流失和强 UV-B 辐射等),但无疑花朵下垂现象作为一种保护措施避免了阳光直射对花粉的破坏。灌木铁线莲花期 7~8 月,此时也正是兰州北山地区最强光照时期,正如 Zhang 等^[13]所指出,阳光辐射在花结构进化中起到了重要推动作用,而灌木铁线莲的花朵下垂现象也无疑是强光照的选择压力下植物与环境相适应的结果。

3.5 结籽率和种子性状

花朝向改变显著降低灌木铁线莲结籽率。这种花上举处理后子代生产降低现象在其他物种中也有报道,例如 Sun 和 Yao 证实宝兴百合(*Lilium duchartrei*)花朵下垂要比花朵上举具有更高的结籽率^[15],Wang 等也通过对地锦苗(*Corydalis shearei*)的人工控制实验得到了相同的结论^[33],他们同时也证实出现结籽率下降的原因是传粉者的变化和访花频率下降,也就是花粉输入降低。在本研究中,花朝向的改变并未影响灌木铁线莲的主要传粉昆虫,说明对于上举花朵而言,传粉者的变化这一因素不大可能是灌木铁线莲坐果率降低的主要原因。但是本研究发现花朵上举处理后会造灌木铁线莲花粉数量和质量的显著下降,而这种花粉折扣很有可能是造成其结籽率下降的主要原因。当然,花朝向变化造成结籽率下降也有可能花粉和胚珠败育等因素有关^[20, 35, 39],但对于灌木铁线莲而言,花朵下垂现象无疑可以提高其结籽率,进而提高其雌性适合度,而这种现象作为一种稳定的环境适应策略得以保留和固定。

种子大小的变异会影响种子扩散和种子萌发,进而影响种群更新^[40]。研究表明环境变化(营养供给、生境差异等)会影响种子大小^[40-41],这种繁殖体大小差异体现了植物对环境变化的适应策略。然而本研究中灌木铁线莲的种子体积大小和千粒重在两种状态下(自然状态和人工上举状态)都不存在显著

差异,其原因可能是植物在环境不利状态下(上举处理)的结籽率下降,而这种降低结籽现象可以保障成熟种子具有更多的能量供给,增加了成熟种子活力,进而保障了种子繁殖成功。另外,灌木铁线莲花朵上举后,其种子宿存花柱的长度显著下降,由于较长的宿存花柱会增加空气阻力,因而其长度下降必然会降低种子传播距离,进而降低灌木铁线莲种群更新和种群扩张能力,降低了其繁殖适合度。

综上所述,灌木铁线莲自交亲和,自然状态下不存在花粉限制,其成功繁殖主要依赖异交,但花内小型昆虫活动会造成协助自交,同时灌木铁线莲也极有可能存在风媒现象;灌木铁线莲的主要传粉者为东亚无垫蜂和中华蜜蜂,而这两种传粉昆虫在灌木铁线莲花朝向改变前后的访花频率和单花停留时间没有发生变化,因此花朵下垂现象在吸引传粉昆虫

角度上不存在显著优势;雨水冲刷会造成灌木铁线莲花粉数量显著下降,同时阳光直射下其花粉活力也显著下降,因此花朵下垂有效保护了花粉数量和质量,进而提高了雄性适合度;花朝向改变(花朵上举)后,灌木铁线莲结籽率显著下降,说明花朵下垂显著提高了其雌性适合度;种子大小和千粒重在花朵上举处理后没有变化,但宿存花柱长度显著降低,说明花朵上举会降低灌木铁线莲种群更新和扩张能力。总之,灌木铁线莲花朵下垂现象并没有显著吸引传粉者,但是显著提高了花粉数量和质量,并提高了结籽率和成熟种子的散播能力,进而提高了雄性适合度和雌性适合度,这种适合度的提高作为一种有效的环境适应策略保障了灌木铁线莲的繁殖成功。

参考文献:

- [1] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报, 2000, **45**(3):225-237.
HUANG S Q, GUO Y H. New advances in pollination biology and the studies in China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, **45**(3):225-237.
- [2] FENSTER C B, ARMBRUSTER W S, WILSON P, *et al.* Pollination syndromes and floral specialization[J]. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 2004, **12**(35):375-403.
- [3] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义[J]. 生物多样性, 2007, **15**(6):569-575.
HUANG S Q. Studies on plant-pollinator interaction and its significances[J]. *Biodiversity Science*, 2007, **15**(6):569-575.
- [4] STEBBINS G L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms[J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2003, **1**:307-326.
- [5] HEUSCHEN B, GUMBERT A, LUNAU K. A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences[J]. *Plant Systematics & Evolution*, 2005, **252**(252):121-137.
- [6] THOMPSON J D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? [J]. *Oecologia*, 2001, **126**(3):386-394.
- [7] BLOCH D, ERHARDT A. Selection toward shorter flowers by butterflies whose probosces are shorter than floral tubes [J]. *Ecology*, 2008, **89**(9):2 453-2 460.
- [8] NEAL P R, DAFNI A, GIURFA M. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses[J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2003, **29**(1):345-373.
- [9] SARGENT R D. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms[J]. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2004, **271**(1 539):603-608.
- [10] CARIVEAU D, IRWIN R E, BRODY A K, *et al.* Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits[J]. *Oikos*, 2004, **104**(1):15-26.
- [11] CHAN Z, IRWIN R E, YUN W, *et al.* Selective seed abortion induced by nectar robbing in the selfing plant *Comastoma pulmonarium* [J]. *New Phytologist*, 2011, **192**(1):249-255.
- [12] HASE A V, COWLING R M, ELLIS A G. Petal movement in cape wildflowers protects pollen from exposure to moisture [J]. *Plant Ecology*, 2006, **184**(1):75-87.
- [13] ZHANG C, DUAN Y W, YANG Y P. Pollen sensitivity to ultraviolet-B(UV-B) suggests floral structure evolution in alpine plants[J]. *Science Foundation in China*, 2015, **4**(2):43-43.
- [14] MAO Y Y, HUANG S Q. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen[J]. *New Phytologist*, 2009, **183**(3):892-899.
- [15] SUN S G, YAO C Y. Increased seed set in down slope-facing flowers of *Lilium duchartrei*[J]. *Journal of Systematics & Evolution*, 2013, **51**(4):405-412.
- [16] GALEN C, STANTON M L. Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 2003, **90**(5):724-729.
- [17] USHIMARU A, HYODO F. Why do bilaterally symmetrical flowers orient vertically? Flower orientation influences polli-

nator landing behaviour[J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2005, **7**(9):151-160.

[18] FENSTER C B, ARMBRUSTER W S, DUDASH M R. Specialization of flowers; is floral orientation an overlooked first step? [J]. *New Phytologist*, 2009, **183**(3):502-506.

[19] USHIMARU A, DOHZONO I, TAKAMI Y, *et al.* Flower orientation enhances pollen transfer in bilaterally symmetrical flowers[J]. *Oecologia*, 2009, **160**(4):667-674.

[20] WANG Y, MENG L H, YANG Y P, *et al.* Change in floral orientation in *Anisodus luridus* (Solanaceae) protects pollen grains and facilitates development of fertilized ovules[J]. *American Journal of Botany*, 2010, **97**(10):1 618-1 624.

[21] KNUTH, PAUL. Das Entdeckte Geheimniß der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen [M] W. Engelmann, 2012.

[22] USHIMARU A, KAWASE D, IMAMURA A. Flowers adaptively face down-slope in 10 forest-floor herbs[J]. *Functional Ecology*, 2006, **20**(4):585-591.

[23] AYLOR D E. Survival of maize (*Zea mays*) pollen exposed in the atmosphere[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2004, **123**(3):125-133.

[24] 何亚平, 刘建全. 植物繁育系统研究的最新进展和评述[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(2):151-163.

HE Y P, LIU J Q. A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, **27**(2):151-163.

[25] RIESEBERG L H, WILLIS J H. Plant speciation science [J]. *Science*, 2007, **317**(5 840):910-914.

[26] DAFNI A. Pollination Ecology: a Practical Approach[M]. *Brittonia*, 1992, **46**(46).

[27] ARROYO M T K, ARMESTO J J, PRIMACK R B. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities[J]. *Plant Systematics & Evolution*, 1985, **149**(3):187-203.

[28] 侯勤正, 段元文, 司庆文, 等. 青藏高原晚期开花植物线叶龙胆的传粉生态学[J]. 植物生态学报, 2009, **33**(6):1 156-1 164.

HOU Q Z, DUAN Y W, SI Q W, *et al.* Pollination ecology of *Gentiana lawrencel* var. *Farreri*, a late-flowering Qinghai-Tibet Plateau species[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, **33**(6) 1 156-1 164.

[29] WALTER D M. Is there disruptive selection for self-fertilization? [J]. *American Naturalist*, 1986, **128**(3):421-426.

[30] HOLSINGER K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants[J]. *Evolutionary Biology*, 1996, **29**:107-149.

[31] DUAN Y W, ZHANG T F, HE Y P, *et al.* Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnandrum*, (Ranunculaceae)[J]. *Plant Biology*, 2009, **11**(6):796-802.

[32] MELENDEZ-ACKEMAN E, CAMPBELL D R, WASER N M. Hummingbird behavior and mechanisms of selection flower color in *Ipomopsis* [J]. *Ecology*, 1997, **78**(8):2 532-2 541.

[33] WANG H, TIE S, YU D, *et al.* Change of floral orientation within an inflorescence affects pollinator behavior and pollination efficiency in a bee-pollinated plant, *Corydalis sheareri* [J]. *Plos One*, 2014, **9**(4):e95381.

[34] TOTLAND O. Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flower temperature, insect visitation, and seed production[J]. *American Journal of Botany*, 1996, **83**(4):452-458.

[35] DAFNI A. Autumnal and winter pollination adaptations under Mediterranean conditions [J]. *Boccone*, 1996, **5**: 171-181.

[36] SATO S, PEET M M, THOMAS J F. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, **53**(371):1 187-1 195.

[37] HESLOP-HARRISON Y. Control gates and micro-ecology: the pollen-stigma interaction in perspective[J]. *Annals of Botany*, 2000, **85**(3):5-13.

[38] FENG H, AN L, TAN L, *et al.* Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on pollen germination and tube growth of 19 taxa *in vitro* [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2000, **43**(1):45-53.

[39] TADEY M, AIZEN M A. Why do flowers of a hummingbird-pollinated mistletoe face down? [J]. *Functional Ecology*, 2002, **15**(6): 782-790.

[40] 徐 亮, 包维楷, 何永华. 4 个岷江柏种群的球果和种子形态特征及其地理空间差异[J]. 应用与环境生物学报, 2004, **10**(6):707-711.

XU L, BAO W K, HE Y H. Morphological characters and geographical variation of cones and seeds of four *Cupressus chenggiana* S. Y. HU populations[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2005, **10**(6):707-711.

[41] WULFF R D. Seed size variation in *Desmodium Paniculatum*: I. factors affecting seed size[J]. *Journal of Ecology*, 1986, **74**(1):87-97.

(编辑:潘新社)