

绣球茜的二型花柱及其传粉生物学初步研究

钟智波^{1,2}, 罗世孝¹, 李爱民¹, 吴小琴¹, 张奠湘^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:首次对绣球茜(*Dunnia sinensis* Tutch)的花药和柱头高度、花粉和柱头形态,以及人工辅助授粉的结实情况等进行了研究。结果表明:绣球茜在同一居群中同时具有长花柱(Pin型)和短花柱(Thrum)两种花型,长花柱植株的柱头和雄蕊高分别为 9.61 ± 0.36 mm和 6.79 ± 0.38 mm,短花柱则为 6.11 ± 0.56 mm和 8.96 ± 0.59 mm,表现出互补式雌雄异位的花部特征。通过人工辅助授粉,两种花型植株的自交和同型植株间异交都不结实,仅在型间异交方能正常结实,说明绣球茜中存在极强的自交不亲和和型内不亲和现象。在花粉与柱头形态方面:长柱型花的单花花粉量(38555.6 ± 6258.4)显著地小于短柱型花(52145.45 ± 8924.5)($t=4.009$, $P<0.01$),长柱花和短柱型花的胚珠数分别为 38.73 ± 1.85 和 39.1 ± 2.25 ($t=-4.13$, $P>0.01$);长柱型花花粉粒的大小(极径 21.27 ± 0.70 μm)显著地小于短柱花(21.92 ± 0.79 μm)类型($t=3.890$, $P<0.01$),而柱头乳突大小长柱类型要大于短柱类型,表现出明显的二型性。研究结果表明绣球茜是一种典型的二型花柱植物。此外,对其传粉昆虫及昆虫访花行为的观察表明,蝶类(青凤蝶属 *Graphium*)和蜂类(熊蜂 *Bombus* sp. 和木蜂 *Xylocopa magnifica* Smith)为绣球茜的主要访花昆虫和传粉昆虫,它们能够在两种不同花型植株之间有效地传粉。

关键词:异型花柱; 二型花柱; 绣球茜; 自交不亲和; 型内不亲和; 传粉

中图分类号: Q944.4

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)03-0267-08

Distyly and Pollination Biology of *Dunnia sinensis* (Rubiaceae)

ZHONG Zhi-bo^{1,2}, LUO Shi-xiao¹, LI Ai-min¹, WU Xiao-qin¹, ZHANG Dian-xiang^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The floral morphology, sexual system, and pollination biology of *Dunnia sinensis* Tutch. were studied. The stigma and anther heights, morphology of pollen grains and stigma, as well as the fruit set after artificial pollination were evaluated. The results showed that individuals of *D. sinensis* within a population exhibited two floral morphs, viz., long-styled (pin) and short-styled (thrum) morphs. Stigma and anther heights in long-styled flowers are 9.61 ± 0.36 mm and 6.79 ± 0.38 mm, while in the short-styled flowers are 6.11 ± 0.56 mm and 8.96 ± 0.59 mm respectively, exhibiting reciprocal herkogamy. No fruit was produced in treatments with self-pollination and intra-morph pollination, suggesting the occurrence of strong self and intra-morph incompatibility in the species. Ancillary dimorphisms were found in pollen and stigma of the two morphs: the pollen number in pin flowers is significantly smaller than in thrum flowers (38555.6 ± 6258.4 vs. 52145.45 ± 8924.5 ; $t=4.009$, $P<0.01$), the pollen size of pins is also significantly smaller (21.27 ± 0.70 μm vs. 21.92 ± 0.79 μm , $t=3.890$, $P<0.01$), although the ovule numbers of the two morphs are similar (38.73 ± 1.85 vs. 39.1 ± 2.25 , $t=-4.13$, $P>0.01$, pin vs. thrum); while the stigma papillae is larger in long-styled flowers than in short-styled flowers. It was concluded that *D. sinensis* is a typically distylous species. Floral visitors and their behaviors were also observed, showing that bees (*Bombus* sp. and *Xylocopa magnifica*) and butterflies (*Graphium* sp.) were the main visitors and could efficiently pollinate between morphs in *D. sinensis*.

Key words: Heterostyly; Distyly; *Dunnia sinensis*; Intramorph incompatibility; Self incompatibility; Pollination

收稿日期: 2008-10-08 接受日期: 2008-12-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(30570314, 3700040); 中国科学院创新工程项目(KSCX2-YW-Z-027)资助

* 通讯作者 Corresponding author

两性花中存在自花授粉和同株异花授粉,若其自花授粉可以受精结实,最终将导致物种居群的近交衰退^[1]。因此,对于雌雄同体植物而言,花内雌雄器官的位置如何部署使其雌、雄适合度都达到最佳状态非常重要^[2]。性器官在时间和空间方面的隔离(雌雄异熟和雌雄异位)可以减少自花传粉的可能性^[3-5]。在不同物种中雌雄空间异位的表现方式不尽相同,有的可能仅仅表现在花柱的不同变化上(柱高二态),另一些则可能在不同异位方式之间存在着性器官的交互对应关系(互补式雌雄异位)^[2]。

自从达尔文 1877 年发表《同种植物的不同花型》以来,异型花柱现象一直受到植物学家的关注,目前已在约 28 科中有报道^[2]。除南极洲外,异型花柱植物几乎遍布于全球各大洲的各种生境之中^[6]。异型花柱是一种受遗传因素控制的花形态多样性,它包括二型花柱和三型花柱两种类型,其中二型花柱比三型花柱更普遍。二型花柱是一种花部特征的二型现象,它具有交互式雌雄异位、型内不亲和和自交不亲和系统、以及其它形态和生理特征方面的二型性等特点^[6]。多数(目前发现有不少二型花柱植物除了二态的居群之外也有单态居群存在)二型花柱植物居群由具有长花柱类型(柱头高过花药, pin flower)和短花柱类型(柱头低于花药, thrum flower)的植株组成。由于传粉者在两种花型之间利用身体不同部位(如分别用头部和胸部)转移花粉,所以这种互补式雌雄异位可以有效地减少自花传粉和同株异花传粉,从而促进了异型花间的传粉^[7-10]。然而,有的二型花柱植物两种花型的性器官之间并没有表现出这种精确的互补性差异,所以这种互补性的效率也曾受到质疑^[11]。除了花柱与花药的互补式空间异位之外,二型花柱植物的另一个重要特点就是具有自交不亲和机制,它趋向于阻止自花和同型异花之间的传粉,而仅允许具有相同高度的柱头和花药的异型花之间传粉^[7,12]。二型花柱植物的两种花型植株在其它一些方面通常也存在差异,如单花花粉量大小、花冠形状及大小、花粉粒形态及大小、花粉外壁纹饰、花粉颜色、内含物类型、柱头乳突细胞形状等^[6]。然而,不同的物种中二型花柱的形态多样性也不尽相同,通常较多的表现在单花花粉量及花粉的大小方面,而在花粉形状、颜色及外壁纹饰方面则较少表现出二型性^[6,13]。迄今为止还没有一组明确的多态特征

被认为是定义二型花柱植物的标准。

茜草科(Rubiaceae)是目前发现异型花柱植物最多的科,在 91 属 416 种植物中报道了花柱异型现象^[2,14],比其它任何科甚至其它所有科异型花柱植物的总和都要多^[6,15],该科已成为植物学家们研究二型花柱植物特征及其进化趋势的一个非常具有代表性的类群。绣球茜(*Dunnia sinensis* Tutch)隶属于茜草科绣球茜属,是一种受保护的濒危植物。该植物为我国特有种,仅在我国广东省少数地区有分布。为揭示其濒危原因,Ge 和 Chiang 等曾研究其居群遗传结构^[16-17]。但其花部特征、繁育系统和传粉生物学特征等尚未见报道。本研究对绣球茜的传粉机制和繁育系统进行初步研究,以确定花中是否存在互补式雌雄异位(二型花柱)现象;检验其自花及同型异花交配是否具有不亲和性;同时比较两种花型的其它形态差异;并报道传粉昆虫及其传粉行为。

1 材料和方法

1.1 研究地点和材料

本研究的野外实验于 2008 年 5~6 月在广东省龙门县的南昆山森林公园(23°38'N,114°38'E,海拔 400~700 m)进行,还对新会古都山林场(112°53'11"E,22°21'5"N)的居群植株进行了检测。绣球茜(*Dunnia sinensis* Tutch)生长于公路边石壁上,其主要伴生种有野牡丹(*Melastoma candidum*)、华珍珠茅(*Scleria chinensis*)、红花荷(*Rhodoleia championii*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)、变叶榕(*Ficus variolosa*)、金草(*Hedyotis acutangula*)、山乌柏(*Sapium discolor*)。人工控制授粉和访花者观察皆在南昆山森林公园路边的石壁旁完成。室内实验在中国科学院华南植物园传粉生物学实验室完成。

绣球茜为直立灌木或亚灌木;叶对生,革质。伞房状聚伞花序顶生;花两性、黄色,具一枚白色叶状托叶,花冠狭钟形,花瓣镊合状排列。分布于我国广东省阳春、阳江、台山、新会、龙门和珠海等县(市)的极小部分地区,一般生于海拔 290~850 m 的低山的缓坡上或杂木林林缘。花期 5~6 月,果期 6~7 月^[18]。

1.2 花部特征

我们对两种花型植株的花序花朵数和花部形态进行了比较。在居群中随机取两种花型 20 株,每株选取 1 花序,统计其花朵数。然后随机选取 20

朵花比较其花部形态特征。利用游标卡尺测量每朵花的花冠直径、花药高度、花柱高度及花冠管长度,并比较两种花型的雄蕊和雌蕊高度的差异。

对两种花型植株的单花花粉量、胚珠数、P/O 及花粉形态进行了检测:随机选取即将开放的花蕾(花药未开裂)各 20 朵(每株 4 朵),用 FAA 固定,带回实验室备用。将花药取下移入有刻度的离心管,捣碎,加入乳酸酚溶液,然后定容到 1 ml。在振荡器上振荡 60 s 后,用移液枪吸取 1 μ l 的花粉液于载玻片上,每朵花取样 10 次,在显微镜下观察并统计花粉数。同时将每朵花的子房置于载玻片上,在解剖镜(40 \times)下进行解剖,观察并统计胚珠数。每朵花的 P/O 比率用花粉量除以胚珠数得出。对于花粉粒及柱头的微形态特征,在扫描电镜下观察测量花粉粒的极轴/赤道轴长度、花粉的外壁纹饰及柱头乳突细胞等。

柱头的可授性和花粉组织化学的检验:从 7:00 到 18:00,每隔 2~3 h 采集不同发育时期的新鲜花,用 MTT 法检测其柱头可授性^[9]。若柱头变蓝黑色则表明具可授性,若无变化或变为黄褐色则表明无可授性。采集新鲜花粉,用 I-KI 和苏丹 IV 检测花粉的营养储存物质类型^[9]。

1.3 开花动态和昆虫访花行为

从 2008 年 5 月 21 日到 6 月 5 日选取不同的植株,在不同部位标记花朵,观察其单花寿命、花序寿命、开花进程等。在盛花期标记 5 个已开放的花序连续观察 2~3 d。统计每 30 min 或 1 h 标记花序上各种访花昆虫的数量,并对昆虫访花行为拍照。记录访花昆虫种类、访花频率、停留时间。捕捉访花昆虫制成标本以备鉴定,并用扫描电镜检查其携带花粉情况。

1.4 人工辅助授粉

为检测绣球茜同型花授粉和异型花授粉时的

相对亲和性,以及研究结实率低的原因,设计了以下处理:(1)自然对照,不作处理,标记直至结果;(2)开花之前套网,标记直至结果;(3)长柱型花去雄,人工授短柱型花的花粉(每天上午 8:00~10:00 进行,选择最新开放并处在最佳授粉时期的花朵),套网,标记直至结果;(4)长柱型花自花授粉,套网标记,直至结果;(5)长柱型花授不同植株的同型花粉,套网标记,直至结果;(6)短柱型花去雄,人工授长柱型花的花粉,套网标记,直至结果;(7)短柱型花自花授粉;(8)短柱型花授以不同植株的同型花粉,套网标记,直至结果。每个处理选取 5 个花序,每花序 5~10 朵花。

2 结果

2.1 花部特征

绣球茜为两性花,花具短花梗,4~5 数,组成顶生伞房状聚伞花序,花序具长而直的总花梗。在居群中,一部分植株的花柱露出花冠筒,柱头位置明显高过花药(长柱型, L 型);而另一部分植株的花柱则藏于花冠筒内部,柱头位置明显低于花药(短柱型, S 型)(图版 I: A, B)。两种花型植株在居群中的数量相当,比例为 1.14: 1(n=248)。长、短柱型花冠管长度分别为 12.31 ± 0.64 mm 和 11.51 ± 0.44 mm,长柱型的花冠管显著长于短柱型(n=30; $t=4.636$, $P<0.01$);长柱型花药高(6.79 ± 0.29 mm)要显著低于短柱型花药(8.96 ± 0.42 mm)(n=30; $t=17.002$, $P<0.01$),而长柱型的花柱高度(9.61 ± 0.28 mm)显著高于短柱型的花柱(6.11 ± 0.38 mm)(n=30; $t=28.678$, $P<0.01$)(表 1)。长柱花的花药高与短柱花的花柱高的差异明显(n=30; $t=-5.490$, $P<0.01$),而长柱花的花柱高与短柱花的花药高也差异明显(n=30; $t=-5.156$, $P<0.01$)。然而,两种柱型植株的花药与柱头高度之间没有显著差异($t=1.584$, $P>0.05$)。

表 1 绣球茜两种花型花部形态比较

Table 1 Flower characters of the two morphs of *Dunnia sinensis*

性状 Character	长柱型 Pin morph	短柱型 Thrum morph
每花序单花数 Flower number per inflorescence	69.4 \pm 7.14	63.85 \pm 7.71
花冠管长度 Corolla-tube height (mm)	12.31 \pm 0.64*	11.51 \pm 0.44
花药高 Anther height (mm)	6.79 \pm 0.38*	8.96 \pm 0.59
花柱高 Stigma height (mm)	9.61 \pm 0.36*	6.11 \pm 0.56
花冠直径 Corolla diameter (mm)	6.01 \pm 0.49	6.16 \pm 0.38

n=30; * $P<0.01$.

除了互补式雌雄异位外,两种类型的花在其它方面也存在二型现象。尽管两种类型花每花序的单花数、花冠直径、花粉颜色和外界纹饰方面没有明显差异,花粉内含物的种类也基本相同(同为非淀粉型)(表 1~2,图版 I: C~F),但是这两种类型花还是有些差异:长柱型花的花冠筒长度显著长于短柱型花($t=4.636, P<0.01$)(表 1),单花花粉量

($n=30; t=4.009, P<0.01$)及花粉胚珠比($n=30; t=-5.455, P<0.01$)显著少于短柱型花(表 2);长柱型花的柱头突起也较短柱型花柱头的突起大(图版 I: G~H);虽然两种花粉赤道轴长度没有明显差异,但长柱型花粉的极轴显著短于短柱型花粉($n=30; t=3.890, P<0.01$)(表 2)。

表 2 两种花型植株花粉形态比较

Table 2 Comparison of pollen morphology of two types in *Dunnia sinensis*

性状 Character	长柱型 Pin morph	短柱型 Thrum morph
单花花粉量 Pollen number per flower	38555.6 ± 6258.4*	52145.45 ± 8924.5
单花胚珠数 Ovules number per flower	38.73 ± 1.85	39.1 ± 2.25
花粉胚珠比 P/O	998.9 ± 125.2*	1327.0 ± 140.5
极面直径 Polar diameter (μm)	21.27 ± 0.70*	21.92 ± 0.79
赤道面直径 Equatorial diameter (μm)	20.01 ± 0.70	20.19 ± 0.77
花粉形状 Pollen shape	圆球形 Spheroidal	圆球形 Spheroidal
外壁纹饰 Ornamentation of exine	网状 Reticulation	网状 Reticulation
柱头乳突形状 Stigma papillae shape	圆锥形 Coniform	扁长 Prolate
花粉内含物类型 Pollen nutrition type	非淀粉型 Starchless	非淀粉型 Starchless

n=30; *P<0.01.

2.2 开花动态及昆虫访花行为

绣球茜居群的花期为 5~6 月,盛花期为 6 月上中旬。开花时聚伞花序顶端的花先开放,然后逐渐向边缘扩展。盛花期每花序 1 d 开花 8~10 朵,单个花序的花期为 20~30 d,单株花期可持续 3~5 周。花蕾通常在上午开放,花药开裂时间与花开放时间基本同步;单花花期约为 24 h ($n=10$)。花开放 1 d 左右花冠筒脱落,花冠筒脱落 2~3 h ($n=10$) 后花柱脱落。MTT 检测表明绣球茜的柱头自花蕾张开至花冠筒脱落时柱头都具有可授性。花蕾张开后花药开裂散发花粉,此时花粉具有活力。

花序从开花到凋落都有昆虫访花,观察到 10 种昆虫访花,它们分别为:天蛾(*Cephonodes* sp.)、青凤蝶(*Graphium sarpedon*)、木兰青凤蝶(*G. doson*)、宽带青凤蝶(*G. cloanthus*)、弄蝶(*Hesperidae* sp.)、熊蜂(*Bombus* sp.)、木蜂(*Xylocopa magnifica*)、灰蝶(*Deudorixeryx* sp.)、美凤蝶(*Papilio memnon*)和青斑蝶(*Tirumala* sp.)。其中青凤蝶、熊蜂和木蜂为主要的访花昆虫。访花昆虫在长短花柱两种植株间迁飞,熊蜂、木蜂及天蛾每次一般访问 20~40 朵花(L:S=1:1),在每朵花上的停留时间不超过 1 s;而蝶类一次访问的花朵数较少,单花停留 2 s 以上。虽然访花昆虫种类颇多,但没有明显的访花高峰期,

从 7:00 到 17:00 都可看到昆虫访花,17:30 以后基本没有昆虫访花(图 1)。蜂和蝶在吸取花蜜的同时其口器或胸部会接触并带走一部分花粉(口器带走长柱型花粉,胸部带走短柱型花粉),当其访问另一朵花的时候,身体上携带的花粉就能够达到柱头,从而完成传粉的过程。扫描电镜检测可见熊蜂的口器和胸部带有花粉(图版 I: I)。

2.3 人工辅助授粉

长柱型和短柱型植株开花前套网的花全都不结果;自然状态下,长柱型植株结实率为 63.8%,短柱型植株为 53.4%;人工辅助授粉的几种处理,长柱授短柱花粉和短柱授长柱花粉均可结实,结实率分别为 47.8% 和 32.5%,而同型花自交和异交均不结实(表 3)。

3 讨论

二型花柱植物的显著特征是两种花型植株的雄蕊和柱头的互补式空间异位,即一种花型的柱头高度和另一种花型的花药高度相当。但与一般的两型花柱植物中两种花型的柱头和花药高度交互对应不同,绣球茜两种花型之间的柱头和花药并非严格对应。花药与柱头之间的高度差在两种花型之间非常接近,昆虫在两种花型之间访花时头

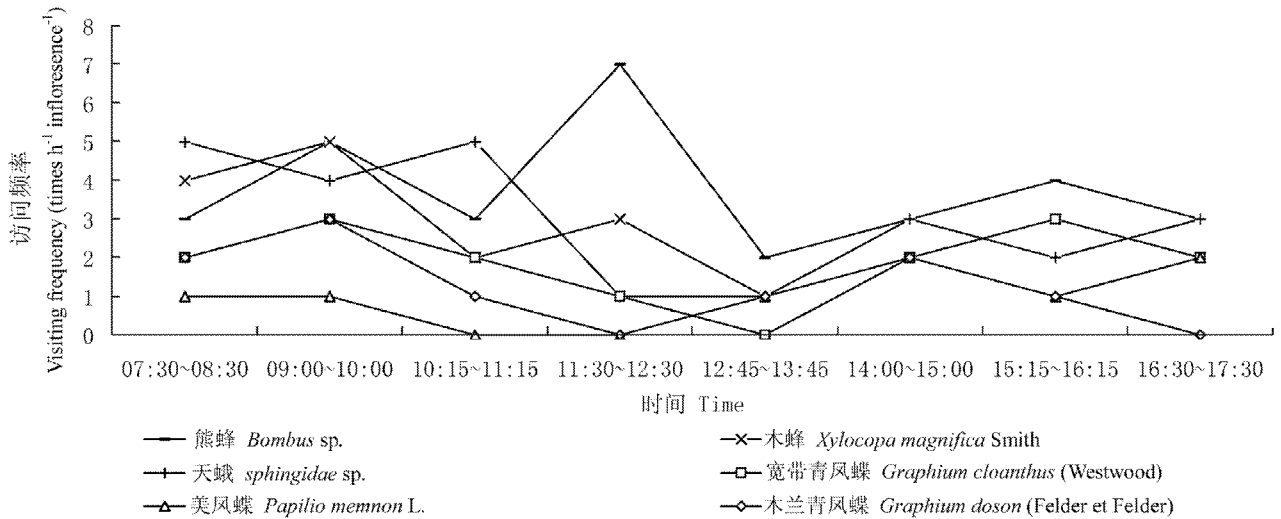


图 1 绣球茜的传粉昆虫的访花频率

Fig. 1 The visiting frequency of pollinators to flowers of *Dunnia sinensis*

表 3 绣球茜人工辅助授粉结实率

Table 3 Fruit set under manipulated pollination

处理 Treatment	长柱型 Pin morph			短柱型 Thrum morph		
	花朵数	结实数	结实率(%)	花朵数	结实数	结实率(%)
	Number of flowers	Number of fruits	Fruit setting	Number of flowers	Number of fruits	Fruit setting
自然对照 Nature	425	270	63.8	404	216	53.4
套网 Netted	402	0	0	352	0	0
自花授粉 Self-pollination	44	0	0	43	0	0
型内异花授粉 Intra-morph pollination	39	0	0	41	0	0
型间异花授粉 Inter-morph cross pollination	46	22	47.8	40	13	32.5

或胸接触到一种花的柱头和花药,当其飞向另一种花型花访花时,由于二者的花药与柱头的高度差间无明显差异,昆虫所携带的花粉刚好落到另一种花的柱头上,同样可以达到合法传粉的目的。绣球茜具有花柱与花药位置互补的两种类型的花(互补式雌雄异位),并且长柱型花的花冠管的长度显著的长于短柱型花的花冠管长,这种两性器官的互补式位置关系可以促进花粉在两种花型的植物之间有效地传递。绣球茜花内的花药和柱头的位置变化具有连续性,但两种花型的植株可以根据花内柱头和花药的相对位置关系明显地区分开。花柱高度无明显变化的情况也曾在个别的二型花柱植物中有过报道^[20-21]。绣球茜与其它二型花柱植物,如 *Guettarda scabra*, *Gaertnera vaginata*, *Psychotria poeppigiana* 不同^[11,20,22-23],在这几种中,尽管它们的花药在花瓣上着生的位置有着明显的差别,但花冠筒的长度在两种花型之间并没有明显的变化。因

此,在二型花柱植物中,花丝的长度差异可能是决定两种花型花药高度差异的主要因素^[25]。在绣球茜二种花型的柱头中,长柱型花的柱头乳突细胞明显比短柱型花中的柱头乳突细胞大,这种二型性特征也与其它二型花柱植物中的报道一致^[6,13,25]。绣球茜在花部形态、功能方面均具备二型花柱的特征,是典型二型花柱植物。

二型花柱植物中,两种花型植株间的交配是亲和的,但自交和型内异交基本上都表现出不亲和性,然而并非所有异型花柱物种都是完全自交不亲和的,不同物种的不亲和程度也存在差异,有的甚至在同一物种两种花型植株间也存在一定的差异^[6-7]。达尔文曾报道 8 种二型花柱植物中短柱型的自交不亲和性强于长柱型^[6-7]。Barrett 等报道了雨久花科 (Pontederiaceae) 的凤眼莲 (*Eichhornia crassipes*) 也存在高度的亲和性^[26]。在人工辅助授粉实验中,自花授粉不结实,说明绣球茜具有很强

的自交不亲和性。型内异花授粉也不结实,表明绣球茜中也存在着极强的型内不亲和性。两种花型间的异花授粉则是唯一能够结实的授粉方式,说明绣球茜具有明显的型间亲和机制。自然对照和人工辅助异型花授粉都能结实,说明绣球茜的自然结实率低主要不是因为缺少传粉昆虫,而是受自身的资源分配限制。由于缺少荧光显微镜观测各种不同处理授粉后花粉管萌发及生长情况的数据,我们无法从目前的数据判断自花授粉、型内异花授粉及型间异花授粉的亲和性在两种类型植株之间的差异,但我们可以根据当前的实验结果推测长柱型花授异型花粉的亲和性可能要高于其它各种处理。

花柱异长植物一般以昆虫为传粉媒介,虽然有报道显示天蛾、蝴蝶、甲虫及蝇类也能为花柱异长植物传粉,但此类植物的传粉昆虫以蜜蜂居多^[6,24,27]。Johnson 利用花粉颜色形态等方面的差异,研究了五星花属(*Pentstemon*)传粉者的传粉效率,结果表明蝶类是其有效的传粉者,它们利用头部和胸部能准确地传递不同类型花粉,达到合法传粉的目的^[24]。在对绣球茜的研究中,观察到蜂类和蝶类都能有效地访花和传递花粉,访花的蜂类和蝶类既是其主要的访花者也是其有效的传粉者。虽然 Stone 的研究认为蝶类在九节属 *Psychotria suerrensii* 的两种花型植株中不能有效传粉^[28],但综合这些研究结果表明,不同类群的访花昆虫对二型花柱植物的传粉效率可能与花的结构及昆虫的口器类型有着密切的关系。

达尔文认为二型花柱中花药与柱头的互补式雌雄异位是植物促进虫媒传粉而形成的一种异交机制^[7-9]。由于昆虫在访花过程中身体的不同部位接触到两种不同花型的花药或柱头,如头部接触到藏于花冠筒内的短柱型花的柱头或长柱型花的花药,而胸部接触到短柱型花露出花冠筒的花药或长柱型花的柱头,因此会传递不同类型的花粉。当传粉昆虫访问某种花型的花后再去访问另一类型的花时,其花粉能够准确地从花药传送到与其高度相当的柱头上,这样确保某一花型的花粉能准确地传递到另一花型的柱头上,从而促进了不同花型之间的传粉。在解剖镜和扫描电子显微镜下观察到绣球茜的传粉昆虫(蜂类和蝶类)的头部口器上和腹部都携带有大量花粉,虽然两种类型花粉在外观颜色、外观和纹饰上难以区分,但根据昆虫的访花行为,我们可以推断其头部携带的是长柱型花的花

粉,而腹部携带的是短柱型花的花粉,因此当它们在不同花型之间互访时就能很好地完成型间异花授粉的过程。

总之,绣球茜不但具有互补式雌雄异位、自交不亲和及同型不亲和机制等二型花柱植物的主要特征,而且其柱头突起形态和花粉特征也具有二型性特点,表明其是一种典型的二型花柱植物。由于绣球茜两种类型花的花粉在外形和纹饰上较相似,所以利用花粉形态的差异来检测传粉昆虫的传粉效率不可行,传粉昆虫对该属植物两种柱型的传粉效率还需进一步研究。绣球茜生境独特,花期集中,具备典型的二型花柱的特点为研究二型花柱植物的进化提供了一个非常特别的材料。此外作为一种受保护的濒危物种,我们的研究表明绣球茜的濒危机制不是由于其缺少传粉媒介,所以进行繁殖生物学的研究对深入探讨其濒危机制及其保护策略具有非常重要的意义。

致谢 陈沂章提供野外和实验室协助;顾垒帮忙鉴定昆虫;罗中莱、李永泉帮助处理图片并对论文初稿提出宝贵意见,在此一并致谢。

参考文献

- [1] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating [J]. *Trend Ecol Evolut*, 1996, 11: 73-79.
- [2] Barrett S C H, Jesson L K, Baker A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. *Ann Bot*, 2000, 85: 253-265.
- [3] Thomson J D, Stratton D A. Floral morphology and cross-pollination in *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1985, 72: 433-437.
- [4] Lloyd D G, Webb C J. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy [J]. *New Zealand J Bot*, 1986, 24: 135-162.
- [5] Harder L D, Barrett S C H, Cole W W. The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants [J]. *Proc Royal Soc London, Ser B, Biol Sci*, 2000, 267: 315-320.
- [6] Ganders F R. The biology of heterostyly [J]. *New Zealand J Bot*, 1979, 17: 607-635.
- [7] Darwin C R. *The Different Forms of Flowers and Plants of the Same Species* [M]. London: John Murray, 1877: 1-352.
- [8] Lloyd D G, Webb C J. The selection of heterostyly [M]// Barrett S C H. *Evolution and Function of Heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 179-207.
- [9] Lloyd D G, Webb C J. The evolution of heterostyly [M]// Barrett S C H. *Evolution and Function of Heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 151-178.
- [10] Ganders F R. Dissasortive pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra* [J]. *Can J Bot*, 1974, 52: 2401-2406.

- [11] Faivre A E, McDade L A. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of *Rubiaceae*: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? [J] *Amer J Bot*, 2001, 88: 841–853.
- [12] Barrett S C H. The evolution and adaptive significance of heterostyly [J]. *Trend Ecol Evolut*, 1990, 5: 144–148.
- [13] Dulberger R. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome [M]// Barrett S C H. *Evolution and Function of Heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 41–77.
- [14] Bir B. Heterostyly in Rubiaceae: A review [J]. *J Osmania Univ (Sci)*, 1968(Golden Jubilee Special Vol): 207–238.
- [15] Vuilleumier B S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms [J]. *Evolution*, 1967, 21: 210–226.
- [16] Ge X J, Chiang Y C, Chou C H, et al. Nested clade analysis of *Dunnia sinensis* (Rubiaceae), a monotypic genus from China based on organelle DNA sequences [J]. *Conser Genet*, 2002, 3: 351–362.
- [17] Chiang Y C, Ge X J, Chou C H, et al. Nucleotide sequence diversity at the methionine synthase locus in endangered *Dunnia sinensis* (Rubiaceae): An evaluation of the positive selection hypothesis [J]. *Mol Biol Evol*, 2002, 19(8): 1367–1375.
- [18] Luo X R(罗献瑞). *Rubiaceae* [M]// *Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 71(1)*. Beijing: Science Press, 1999: 233–235. (in Chinese)
- [19] Dafni A. *Pollination Ecology, A Practical Approach* [M]. New York: Oxford University Press, 1992: 59–85.
- [20] Richards J H, Koptur S. Floral variation and distyly in *Guetarda scabra* (Rubiaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1993, 80: 1–44.
- [21] Arroyo J, Barrett S C H. Discovery of distyly in *Narcissus* (Amaryllidaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87: 748–751.
- [22] Pailker T, Thompson J D. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island [J]. *Amer J Bot*, 1997, 84: 314–327.
- [23] Piper J, Charlesworth B. The evolution of distyly in *Primula vulgaris* [J]. *Biol J Linn Soc*, 1986, 29: 123–137.
- [24] Steven D J. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentstemon* species (Rubiaceae) [J]. *Ann Bot*, 2005, 95: 389–399.
- [25] Scribailo R W, Barrett S C H. Pollen-pistil interactions in tristylous *Pontederia sagittata* (Pontederiaceae). I. Floral heteromorphism and structural features of the pollen tube pathway [J]. *Amer J Bot*, 1991, 78: 1643–1661.
- [26] Barrett S C H. The evolutionary biology of tristyly [M]// Antonovics J. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford, U. K: Oxford University Press, 1993: 1–44.
- [27] Piper J, Charlesworth B. The evolution of distyly in *Primula vulgaris* [J]. *Biol J Linn Soc*, 1986, 29: 123–137.
- [28] Stone J L. Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub [J]. *Oecologia*, 1996, 107: 504–512.

图版说明

图版 I

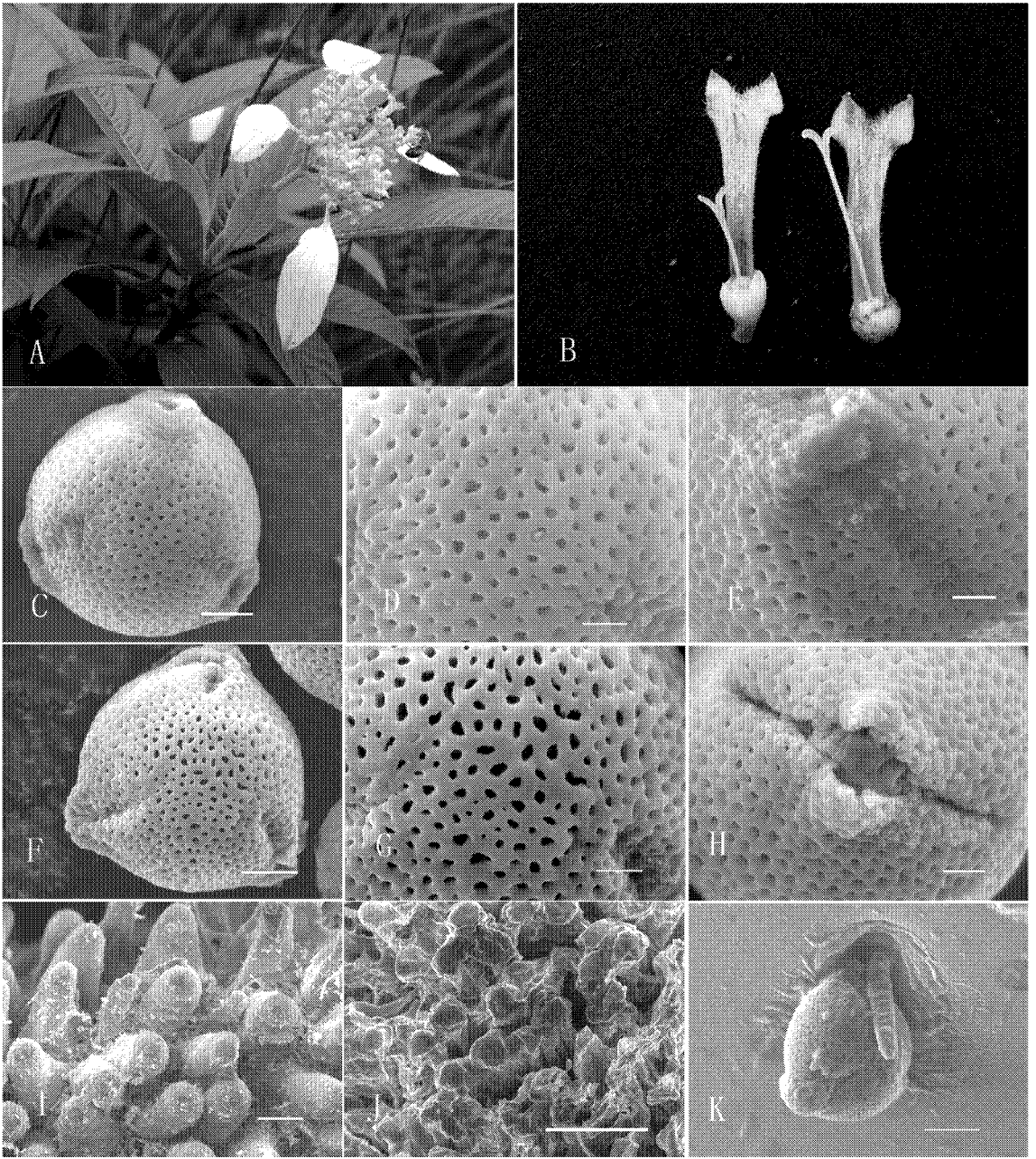
A. 绣球茜的花序及访花昆虫; B. 长柱型(右)和短柱型(左)花; C~D. 短柱型花粉极面观; E. 短柱型花粉的赤道面观; F~G. 长柱型花粉极面观; H. 长柱型花粉赤道面观; I. 长柱型花的柱头突起; J. 短柱型花的柱头突起; K. 熊蜂携带的花粉。标尺: C, F = 5 μm ; D, E, G, H = 2 μm ; I = 20 μm ; J = 50 μm ; K = 10 μm

Explanation of plate

Plate I

A. An inflorescence and a visiting insect; B. Pin flower (right) and thrum flower (left); C~D. Polar view of thrum flower pollen; E. Equatorial view of thrum flower pollen; F~G. Polar view of pin flower pollen; H. Equatorial view of pin flower pollen; I. Papillae of pin flower stigma; J. Papillae of thrum flower stigma; K. Pollen loading on *Bombus* sp.

Bars: C, F = 5 μm ; D, E, G, H = 2 μm ; I = 20 μm ; J = 50 μm ; K = 10 μm



钟智波等: 图版 I

ZHONG Zhi-bo, et al.: Plate I