

越南篔齿苏铁传粉媒介的研究

杨泉光^{1,2}, 李楠^{1*}, 李志刚², 林平义¹, 禹海群¹

(1. 深圳市仙湖植物园国家苏铁种质资源保护中心, 深圳 518004; 2. 广西大学农学院, 南宁 530005)

摘要:利用排除法和引入昆虫的方法相结合, 研究越南篔齿苏铁(*Cycas elongata*)的传粉媒介。结果表明, 越南篔齿苏铁靠风媒传粉和虫媒传粉的雌株结实率分别 55.3% 和 57.2%, 自然传粉的结实率为 63.5%, 说明风和象鼻虫都是越南篔齿苏铁的有效传粉媒介。越南篔齿苏铁散粉高峰在白天, 夜间散粉很少, 在 3.0 m 以内风传花粉的密度较高, 3.0 m 之外的密度急剧下降。可见, 风媒和虫媒都是越南篔齿苏铁的有效传粉途径, 与泽米铁类植物为专一寄主性昆虫传粉的结论不一致。

关键词:越南篔齿苏铁; 传粉; 风媒; 虫媒

中图分类号: Q948.122.6

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)02-0129-04

Studies on the Pollination Vectors of *Cycas elongata*

YANG Quan-guang^{1,2}, LI Nan^{1*}, LI Zhi-gang², LIN Ping-yi¹, YU Hai-qun¹

(1. National Cycas Conservation Center, Shenzhen Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen 518004, China; 2. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China)

Abstract: The pollination vectors of *Cycas elongata* were studied using exclusive method and introduction insects. The results showed that the seed setting were 55.3% and 57.2% by wind and insect as pollination vector, respectively, which were lower than that under natural pollination (63.5%). The pollinating peak of *C. elongata* was at the day, and little in the dark. The pollen grains by wind were more within 3 m from the male plant, and decreased markedly over 3 m. It was conclude that wind and weevils were effective pollination vectors for *C. elongata*, which inconsistent that Zamiaaceae was host-specific insect pollination.

Key words: *Cycas elongate*; Pollination; Wind vector; Insect vector

苏铁属植物在自然条件下主要靠种子繁殖, 种子的数量和活力影响苏铁的自然繁殖。虽然苏铁属植物雌花大, 胚珠数量多, 有些种类如越南篔齿苏铁(*Cycas elongata*)大孢子叶球内的胚珠数可多达数百粒, 但真正能形成有胚种子的并不多, 通过人工授粉能大大提高结实率和种子可育率, 这表明自然条件下传粉因素制约种子的形成, 研究苏铁的传粉媒介有重要意义。

目前, 对中国苏铁属植物的传粉生物学研究比较少, 其传粉媒介仍然存在争议。Niklas 和 Norstog 认为拳叶苏铁(*C. circinalis*)的传粉是通过两个步骤

完成的, 首先是风将花粉带到大孢子叶上, 然后通过大孢子叶上的液滴或者再次通过风将大孢子叶上的花粉传到珠孔处完成授粉^[1]。王乾等研究了攀枝花苏铁(*C. panzhihuaensis*)的传粉, 认为风是将花粉从小孢子叶球传至大孢子叶球的唯一媒介, 大孢子叶球内活动的昆虫和大孢子叶上的液滴同样起着传粉媒介的作用, 但不排除风传花粉一步到位的可能^[2]。Tang 等对分布于泰国、越南和中国的苏铁属 10 种 40 多个居群进行了调查, 认为风在苏铁属的传粉中不是有效的载体, 而昆虫却扮演着重要或基本的载体作用^[3]。Keppel 通过研究认为风是

收稿日期: 2009-05-08 接受日期: 2009-09-11

基金项目: 国家林业局专项基金(2006 野生植物保护)资助

作者简介: 杨泉光(1982~), 男, 广西南宁市人, 硕士, 主要研究方向: 植物资源利用及保护。email: yangquanguang@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author, email: liandrea1963@yahoo.com.cn

斯曼苏铁(*C. seemannii*)的传粉媒介^[4]。马晓燕等在对德保苏铁(*C. debaoensis*)和台湾苏铁(*C. taiwaniana*)复合体的分布区域调查时,观察到约有5种昆虫频繁出现,认为昆虫是主要的传粉媒介,而风只是起次要作用^[5]。Kono 等报道昆虫和风都是苏铁(*Cycas revoluta*)的有效传粉媒介^[6]。另外 Voster 质疑苏铁属植物靠风传花粉的观点,他根据许多苏铁属植物在开花时散发出芳香气味、雌雄球花温度上升以及花粉有粘性等特点,推断这些苏铁是靠昆虫传粉而不是靠风传播花粉^[7]。我们在越南篔齿苏铁的雄花上发现大量象鼻虫和甲虫(具体种名仍在鉴定中),其是否起传粉作用值得研究,本文在国内首次运用实验排除法和引入昆虫的方法,研究了越南篔齿苏铁的传粉媒介,为苏铁属植物的传粉生物学研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

在深圳市仙湖植物园国家苏铁种质资源保护中心选取 10 年生以上的越南篔齿苏铁(*Cycas elongata*)为实验材料,实验时间从 2007 年 7 月至 2008 年 3 月。

1.2 方法

为了确定越南篔齿苏铁是靠昆虫传粉或者靠风传粉,还是两者都有,本实验用排除法和引入昆虫的方法进行实验。处理 1 为排除昆虫:用防虫网(网眼为 0.25 mm×0.25 mm,花粉可以透过但昆虫无法穿过)将大孢子叶球包住,并用绳子扎紧基部使昆虫无法钻进大孢子叶球内。处理 2 为排除风媒并引入昆虫传粉:在雌花可授粉前一周左右先用无纺布(深圳市明旭包装材料厂生产,可隔离花粉,

具有透气不透水的特点)隔离,待大孢子叶张开时,揭开无纺布,用镊子将雄花上的象鼻虫转移到张开的雌花上,然后再包回雌球花,扎紧基部,使象鼻虫只能在大孢子叶球上活动,每个雌球花大约放 30 只象鼻虫。处理 3 为自然传粉:大孢子叶球不作任何处理让其自然传粉;处理 4 为排除风和昆虫传粉:在大孢子叶张开前一周左右用无纺布将其包住并扎紧基部,待授粉期过后再揭开无纺布,使花粉不能进入胚珠进行授粉受精,这是为了观察越南篔齿苏铁不经过授粉是否会产生无胚种子。

隔离处理在大孢子叶张开前一周进行(大孢子叶张开时即为可授粉期),每处理取 3 株雌株,于 2008 年 3 月统计不同处理的结实率。

1.3 风传播花粉距离的测定

在实验地选取 1 个小孢子叶球作为散粉源,将附近的小孢子叶球摘掉或者用无纺布包住并扎紧基部,防止干扰。在散粉源的东、南、西、北 4 个方向插入木桩以放置载玻片,以散粉雄花为圆心,木桩所处的半径分别为 1.5 m、3.0 m、10.0 m、15.0 m,木桩的高度以越南篔齿苏铁雌株的平均高度为准,然后将涂有凡士林的载玻片平放在木桩顶端,当花粉接触到载玻片时就会被粘上。分别在 8:00~12:00,12:00~19:00,19:00 至第二天 8:00 回收载玻片放进盒子里,在显微镜下观察统计载玻片上的花粉粒数。

2 结果

2.1 结实率

于 2008 年 3 月 2 日采收种子进行统计分析(表 1)。可以看出,排除昆虫传粉、排除风传粉以及自然传粉的雌株的结实率分别为 55.3%、57.2% 和 63.5% ,

表 1 不同处理的结实情况

Table 1 The seed setting of *C. elongata* with different treatment

	胚珠数			种子数			结实率(%)			平均结实率(%) Average seed setting
	Number of ovules			Number of seeds			Seed setting			
	P1	P2	P3	P1	P2	P3	P1	P2	P3	
排除昆虫传粉 Pollination exclude insects	443	336	637	187	207	396	42.2	61.1	62.2	55.3
排除风传粉 Pollination exclude wind	493	428	547	321	108	352	65.1	42.1	64.4	57.2
自然传粉 Natural pollination	521	446	410	350	283	245	97.2	63.4	59.8	63.5
排除风和昆虫传粉 Pollination excluded wind and insects	756	583	298	0	10	6	0	1.7	2	1.2

表 2 不同方向不同距离捕获的花粉数

Table 2 Pollens collected from different distances and directions

方向 Directions	时间 Time	距离 Distance (m)				总和 Total	散粉强度 Strength of shedding (grains min ⁻¹)
		1.5	3	8	15		
东 East	8:00 ~ 12:00	108	60	26	52	246	1.03
	12:00 ~ 19:00	96	123	34	54	317	0.75
	19:00 ~ 8:00	34	17	19	3	73	0.09
	Σ	238	200	79	109	626	0.43
南 South	8:00 ~ 12:00	696	137	66	35	934	3.89
	12:00 ~ 19:00	350	122	162	28	662	1.58
	19:00 ~ 8:00	49	26	15	13	103	0.13
	Σ	1095	285	203	76	1699	1.18
西 West	8:00 ~ 12:00	390	100	37	26	553	2.3
	12:00 ~ 19:00	174	232	152	25	583	1.39
	19:00 ~ 8:00	33	23	20	17	93	0.12
	Σ	597	355	209	68	1229	0.85
北 North	8:00 ~ 12:00	80	113	74	26	293	1.22
	12:00 ~ 19:00	68	93	43	49	255	0.61
	19:00 ~ 8:00	23	13	30	16	82	0.11
	Σ	171	219	149	91	630	0.44

而排除风和昆虫传粉的隔离雌株结实率接近于零。自然传粉的结实率稍微比处理 1 和处理 2 高,但相差不大,排除风和排除昆虫传粉的雌株仍然有较高的结实率,说明风和昆虫都起到了传粉的作用。

2.2 风媒传粉距离

将取回的载玻片放到 10 倍的显微镜下观察统计(表 2),可以看出,在 4 个方向上白天(上午 8:00~12:00,下午 12:00~19:00)所捕获的花粉明显比夜晚(19:00~8:00)多,南向和西向捕获的花粉比东、北两向多,前者几乎是后者的 2 倍。花粉主要散布在 3.0 m 范围内,在 3.0 m 范围外花粉的分布密度随距离的增加而急剧下降。

3 讨论

本研究结果表明,排除昆虫传粉、排除风并引入昆虫传粉以及自然传粉三者的平均结实率相差不大,说明风和昆虫都是越南篔齿苏铁的有效传粉媒介。这与日本学者 2007 年报道的风与昆虫均为苏铁(*C. revoluta*)传粉媒介的结果^[6]相似。Kono 等用排除法研究苏铁的传粉媒介,但未进行昆虫引入实验。目前苏铁属的传粉研究主要以调查方式进行,而以实验研究的很少。Kono 等首次运用排除法研究苏铁属的传粉媒介,本文除了排除法外还首次运用了引入昆虫的方法研究越南篔齿苏铁的传

粉。由于苏铁中心可用于实验的越南篔齿苏铁数量有限,每个处理只取了 3 株,不利于进行统计分析,对实验结果可能会有一定影响。本实验是对迁地保护的苏铁种类进行研究,在野生条件下,越南篔齿苏铁的传粉媒介是否与上述结论一致还有待于进一步研究。

用排除法证明了风和昆虫都是越南篔齿苏铁的有效传粉媒介,风传受雌雄花分布距离、相对高度以及风向和风力等因素的影响,从表 2 可以看出,当雌雄花的分布距离为 15 m 时,收集到的花粉已经很少。野外苏铁植株分布更稀疏,雌雄花的距离可能更远,风媒传粉更加受限制,同时雌雄株的高度也影响风媒传粉。而且野外环境又比栽培区复杂得多,假如苏铁生长在树林中,由于周围树木的阻挡,风力显著下降,靠风传粉的苏铁就受到影响,授粉率和结实率都有可能下降,这也许是自然繁殖能力低的原因之一。进行花粉传播距离测定时,虽然没有发现周围有其他植物正在开花,但也有可能掺入其他种类苏铁或者从远处其他植物飘来的花粉,本文没有对收集的花粉进行鉴定,可能对实验结果产生一定的误差。

苏铁类的球花结构特征表现在花通常较大,不特化,无蜜腺,有气味,这些特征为甲虫传粉提供了基础。然而苏铁类的小孢子叶球能产生大量的花

粉,昆虫能够携带的花粉量有限,而且昆虫身体附着花粉量增加会使昆虫进行更加频繁的清洁行为。所以,若仅是昆虫传粉,即使花粉产量很高,但被昆虫带走并成功到达雌花的花粉量也不会显著增加。当花粉飘散在空气中,风可将花粉传递到雌花的胚珠上进行授粉。

在对苏铁中心各苏铁物种进行调查时,发现苏铁散粉期间雄球花散发较浓的气味,起到吸引昆虫的作用。根据 Terry 等报道,雄球花除了为昆虫供应食物、提供交配、产卵和生长发育的场所外,还能产生热量,使球花的温度上升^[8]。雌球花也能产生热量,但相对于雄球花少得多,Terry 认为雌球花是为了节省能量。那么,靠昆虫传粉的苏铁类的雌花是如何吸引昆虫的呢? Tang 认为雌花除了提供少量的热量、散发出轻微的气味外,雌花还是保护昆虫的场所,同时,大孢子叶上分泌的液滴含有氨基酸,能为昆虫提供营养物质^[9-10]。Kono 等在第八届国际苏铁会议上报道,未见苏铁球花的增温现象。对苏铁球花是否散发热量有不同的观点,这可能是测定方法不同造成的。我们在雌花可受粉期也观察到了大孢子叶分泌的液滴,但液滴的成分和气味的来源有待于研究。

国外众多学者证实苏铁类许多物种依靠昆虫传粉,认为风不是有效的传粉媒介,有的观察到某些昆虫的整个生活周期都在苏铁的雄球花上度过,认为这些昆虫是专一寄主性的昆虫,昆虫与寄主是协同进化^[11-15]。我们在越南篦齿苏铁上观察到象鼻虫的交配行为,而且还有虫蛹和幼虫,但我们认为不是专一寄主性昆虫传粉,因为在雄球花上有多种昆虫能传粉。苏铁类植物在 3 亿多年前已经存在,比甲虫出现要早得多,风对苏铁属植物的传粉起作用,而对泽米科植物的传粉不起作用,这说明苏铁属在进化上更为原始。本研究结果表明风媒与虫媒都是苏铁的有效传粉途径。

致谢 本试验是在深圳市仙湖植物园完成,试验设计和论文的撰写得到中国科学院北京植物所白克智研究员的指导,英文摘要的撰写得到焦根林博士的大力支持,谨此致谢。

参考文献

- [1] Niklas K J, Norstog K J. Aerodynamics and pollen grain depositional patterns on *Cycas megastrobili*: Implications on the reproduction of three cycad genera (*Cycas*, *Dioon*, and *Zamia*) [J]. Bot Gaz, 1984, 145: 92-104.
- [2] Wang Q(王乾), Li C L(李朝銮). Study on pollination biology of *Cycas panzhihuaensis* [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1997, 39(2): 156-163.(in Chinese)
- [3] Tang W, Oberprieler R G, Yang S L. Beetles (Coleoptera) in cones of Asian *Cycas*: Diversity, evolutionary patterns, and implications for *Cycas* taxonomy [C]// Biology and Conservation of Cycads — Proceedings of the Fourth International Conference on Cycad Biology. Beijing: International Academic Publishers, 1999: 280-297.
- [4] Keppel G. Notes on the natural history of *Cycas seemannii* (Cycadaceae) [J]. S Pacific J Nat Sci, 2002, 19: 35-41.
- [5] Ma X Y(马晓燕). Studies on genetic diversity and classification in *Cycas taiwaniana* complex [D]. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2002: 61-69.(in Chinese)
- [6] Kono M, Hiroshi T. Is *Cycas revoluta* (Cycadaceae) wind- or insect-pollinated [J]. Amer J Bot, 2007, 94(5): 847-855.
- [7] Vorster P. Comments on *Cycas revoluta* [J]. Encephalartos, 1995, 42: 25-26.
- [8] Terry I J, Moore G H, Forster G H, et al. Pollination ecology of the genus *Macrozamia*: Cone volatiles with pollinator specificity [C]// Lindstrom A. Proceedings of the 6th International Conference on Cycad Biology, Pattaya, Thailand. Thailand: Nong Nooch Tropical Botanical Garden, 2002: 155-169.
- [9] Tang W. Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae) [J]. Amer J Bot, 1987, 74: 90-99.
- [10] Tang W. Nectar-like secretions in female cones of cycad [J]. Cycad Newslet, 1993, 16: 10-13.
- [11] Forster P L, Machin P J, Mound L A, et al. Insects associated with reproductive structures of cycads in Queensland and north-east New South Wales [J]. Austr Biostrop, 1994, 26: 217-222.
- [12] Mound L A, Hollander E D. Dothrips help pollinate *Macrozamia* cycads? [J] Victoria Entomol, 1998, 28: 86-88.
- [13] Jones D L, Forster P I, Sharma I K. Revision of the *Macrozamia miquelii* (F. Muell.) A. D. C. (Zamiaceae section *Macrozamia*) group [J]. Austrobaileya, 2001, 6: 67-94.
- [14] Mound L A, Terry I. Thrips pollination of the central Australian cycad, *Macrozamia macdonnellii* (Cycadales) [J]. Inter J Plant Sci, 2001, 162: 147-154.
- [15] Hall J A, Walter G H, Bergstro D M, et al. Pollination ecology of the Australian cycad *Lepidozamia peroffskyana* (Zamiaceae) [J]. Austr J Bot, 2004, 52: 333-343.