

白背叶(大戟科)性系统和传粉生物学研究

唐雅麦^{1,2}, 罗世孝^{1*}, 张奠湘¹

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨野桐属(*Mallotus*)雌雄异株的进化和传粉机制, 对白背叶(*Mallotus apelta*)野生居群的性系统和传粉生物学进行了研究。结果表明, 所调查的白背叶居群均由雌性(F)、雄性(M)和少数两性(B)个体组成, 平均性比为 1 : 0.66 : 0.18 (F : M : B); 3 种性别植株的基径大小差异不显著; 雌株与两性植株的单花胚珠数、单果结籽数和自然结实率无显著差异; 雄株与两性植株的花粉萌发率、花粉组织化学和花粉微形态特征也无显著差异, 但雄株的单花花粉量是两性植株的 1.26 ~ 1.63 倍, 且差异显著; 雌株的异交结实率为 96.67%, 两性植株的异交结实率为 76.00%, 两者差异显著, 说明居群内雌株的潜在种子生产力明显高于两性植株; 野外观察到雄株和两性植株上的雄花具有访花者而雌株没有; 雌株经套网处理后结实率超过 30% 而套袋处理不结实。这些表明白背叶具典型的亚雌雄异株性系统, 雌株和雄株的适合度均高于两性植株; 雌株以风媒传粉结实, 两性植株可能兼有风媒和虫媒传粉特征。

关键词: 雌雄适合度; 白背叶; 传粉; 性系统; 亚雌雄异株

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.05.002

Sexual System and Pollination Biology of *Mallotus apelta* (Euphorbiaceae)

TANG Ya-mai^{1,2}, LUO Shi-xiao^{1*}, ZHANG Dian-xiang¹

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the evolution of dioecy and pollination modes in the genus *Mallotus*, the sexual system and pollination biology of *M. apelta* were studied in wild populations from Guangdong and Guangxi Provinces in southern China. The results showed that all the investigated populations contained female (F), male (M) and bisexual (B) individuals, and the average sex ratio was 1 : 0.66 : 0.18 (F : M : B). There were no significant differences in base diameter of trunk among three sexual individuals. Although the pollen of male flowers from pure male individuals and that from bisexual individuals had the same germination rate, histochemical and micro-morphological characters, the single male flower from male individuals produced 1.26 – 1.63 times pollen grains more than those of bisexual individuals. Female individuals shared the same ovule numbers per flower, seeds per fruit and fruit setting per inflorescence with bisexual individuals. The control crossing (pollen came from males) significantly increased the fruit setting of pure females (96.67%) comparing to bisexual individuals (76.00%) ($P < 0.001$), indicating higher potential seed fertility in female individuals than that in bisexual individuals. Insects (fly, beetle) were observed to visit male and bisexual but not female individuals in the field, indicating that insects made no contribution to the fruit production of female individuals. More than 30% of the netted female flowers set fruits, while all the bagged female flowers failed to set fruits. Therefore, these indicate that *M. apelta* is a typical subdioecious species. The results also demonstrate that the male and

收稿日期: 2013-02-06 接受日期: 2013-04-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170217)资助

作者简介: 唐雅麦(1987~), 女, 硕士研究生, 从事传粉生物学研究。E-mail: 236084619@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luoshixiao@scbg.ac.cn

female individuals have higher fitness than bisexual individuals in populations. Females are pollinated by wind, while bisexual individuals show a combination of entomophilous and anemophilous characteristics. More comprehensive investigation of the sexual system and pollination mode in the species and its congeners may shed light on our understanding of the evolution of dioecy and pollination modes in the genus *Mallotus*.

Key words: Male and female fitness; *Mallotus apelta*; Pollination; Sexual system; Subdioecy

有花植物交配对策和性别多样性起源、维持与演化,尤其是避免自交和避免雌雄功能干扰一直是进化生物学家关注的热点问题之一^[1]。虽然现存被子植物大多是雌雄同花的,雌雄异株仅占6%左右,但是约50%的被子植物科中存在雌雄异株现象^[2]。大部分研究认为雌雄异株起源于两性花,雌全异株和亚雌雄异株是演化过程中的两个主要的中间阶段^[3-9]。亚雌雄异株是指雌雄异株居群中出现少数雌雄同株个体,雌雄同株个体可以是雌雄异花同株或两性花植株^[10-12]。迄今为止,已报道有32种亚雌雄异株植物,分布于被子植物的21科,但相关的研究集中于其居群内性别表型变异和其在雌雄异株进化途径上的地位两个方面^[10]。虽然大部分研究者支持亚雌雄异株是雌全异株途径上的一个重要中间阶段^[7,9,13],但是目前对有关雌全异株到雌雄异株演化的中间阶段还知之甚少^[9]。

野桐属(*Mallotus*)是大戟科(Euphorbiaceae)中的大属,全世界大约有150种^[14],我国有40种^[15]。该属大部分植物为灌木或乔木,以雌雄异株为主,少数雌雄异花同株;花小,直径不超过10 mm,无花瓣,胚珠2~3个^[14]。目前已有6种雌雄异株植物的传粉模式在野外观察到,其中4种(*M. albus*、*M. griffithianus*、*M. penangensis*和*M. wrayi*)为虫媒传粉,传粉者为无刺蜂(*Trigona* sp.)^[16-17];另外2种*M. oppositifolius*和白楸(*M. paniculatus*)只有雄株有访花者而雌株没有,推测主要为风媒传粉^[18-19]。有关野桐属植物的性系统和传粉生物学的研究资料还相当缺乏。

白背叶(*Mallotus apelta*)是多年生的灌木或小乔木,广泛分布于我国的海南、福建、湖南和广东等地,通常生长在阳光充足的路边或灌木丛间^[20]。《中国植物志》记载白背叶具有雌雄异株的性系统^[21],而我们前期的野外调查观察到,白背叶在同一居群内不仅有雄株和雌株个体,还有一定比例的雌雄异花同株个体,从形态上判断属于亚雌雄异株性系统,是研究植物性系统的好材料。目前对白背叶的研究主要包括性状特征、化学成分、药理作用、临床研究和生物活性等方面^[20],其性系统和传粉生

物学领域的研究尚未涉及。本文对白背叶的性系统和传粉生物学进行研究,试图弄清该植物的性系统组成、不同性别植株间的雌雄适合度差异和该植物的传粉机制,为探讨雌雄异株的进化和野桐属的传粉机制提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 植物和调查地点

白背叶(*Mallotus apelta*)为多年生灌木或小乔木,花期为6-9月,果期为8-11月,为撂荒地的先锋树种^[21]。2011年和2012年7-8月,我们对分布于广东省广州、肇庆、惠州和广西桂林地区的11个白背叶居群进行了性系统调查,并对中国科学院华南植物园野生居群进行了开花物候、访花(传粉)昆虫、传粉类型检测和繁育系统的观察研究。

1.2 性系统调查和植株基径测量

于盛花期在不同居群内随机统计雌株、雄株和两性植株的个体数及每种性别植株在居群中的比例,同时用铝箔做永久标记。由于植株基径在一定程度上能反映植株年龄,为了探讨植株性别与植株年龄是否具有相关性,还分别测量了3种性别植株的基径。由于白背叶大部分个体为灌木,主干一般在离地面不到20 cm处就开始有分枝,因此统一以距离地面10 cm为测量基径的位置。

1.3 雌雄适合度比较

在不同居群分别标记雌株和两性植株的盛开花序,统计每个花序的雌花数量,约45 d后分别统计所标记花序的结实率;同时统计每个果实中的种子数;在体视镜下分别解剖不同居群的雌株和两性植株的雌花大花蕾,统计每个大花蕾所含的胚珠数。分别比较雌株与两性植株的自然结实率、单果结籽数和单花胚珠数是否差异显著。

分别将不同居群的雄株和两性植株的雄花大花蕾置于盛有蒸馏水的离心管中,充分捣碎,使花

粉从花药中全部散出,稀释一定倍数后在显微镜下统计单花的花粉量;分别采取新鲜的雄株和两性植株的花粉放入盛有 15% 蔗糖培养液(最适浓度)的白瓷板小孔中,室温条件下培养 24 h 后吸取花粉悬液滴于干净的载玻片上,在显微镜下统计花粉萌发率;采集即将开放的雄株和两性植株的雄花大花蕾,将花粉捣出,分别用 KI-I₂ 染液和苏丹 IV 染液检测花粉的储存物质类型,并以蒸馏水处理为对照组;分别将雄株和两性植株的雄花大花蕾内的花药置于 1.5 mL 离心管中夹碎,使花粉散出,加入 0.5 mL 70% 乙醇,充分摇匀后超声波处理 3 次,经滴台、晾干、喷金后在扫描电镜下观察。分别比较雄株与两性植株的单花花粉量、花粉萌发率、花粉组织化学和花粉微形态特征。

1.4 开花物候与访花昆虫观察

于华南植物园居群选取 10 株植株,观察和记录单花寿命、花序寿命、花序开花动态,并记录该居群的始花期、盛花期和末花期。并于盛花期分别选取有较多盛开花序的雌株、雄株和两性植株连续观察访花者并拍照,在白天天气为晴天时观察访花者。

1.5 传粉类型和繁育系统检测

为了检测白背叶是否存在风媒传粉,在盛花期于华南植物园居群选取 10 株雌株具大花蕾的花序进行以下处理:(1) 自然对照,不做任何处理;(2) 套网,网眼大小为 0.55 mm × 0.55 mm;(3) 套袋,检测是否有无融合生殖,排除对风媒花检测的实验干扰。观察和统计各种处理的结实率。

在盛花期于华南植物园居群分别选取 10 株雌株和两性植株,标记未开的雌花序,做以下处理:(1) 自然对照:对雌株和两性植株的雌花序进行标记,不做其他处理;(2) 对雌株的雌花序进行标记并去掉部分雌花,每花序保留 30 朵花;(3) 对雌株进行异交授粉:在雌花序开放之前标记并套袋,待花开后进行人工授粉(花粉来自雄株),并去掉部分雌花使每花序保留 30 朵花;(4) 对两性植株的雌花序进行标记,不做其他处理;(5) 对两性植株的雌花进行自交授粉:在雌花序开放之前套袋,待花开后进行人工授粉(花粉来自该植株的雄花),每花序处理不多于 30 朵花;(6) 对两性植株进行异交授粉:在雌花序开放之前套袋,待花开放后进行人工授粉(花粉来自雄株),每花序处理不多于 30 朵花。观察并

统计各种处理的结实率。

1.6 数据处理

实验数据用软件 SPSS18 进行单因素方差分析,用 Duncan 和 LSD 检验进行多重比较分析;比较居群之间的差异用一般线性模型(GLM)统计方法,选择植株性别和居群为固定因子;比较居群间植株性别比例的稳定性用 Shapiro-wilk 检验。 $P < 0.05$ 表示差异显著, $P < 0.01$ 表示差异极显著^[22]。

2 结果和分析

2.1 性系统调查结果

对分布于广东和广西的 11 个白背叶居群进行性系统调查,观察到所有居群中均同时存在雌性个体(植株只开雌花,图 1: A)、雄性个体(植株只开雄花,图 1: B)和两性个体(植株既开雌花又开雄花,图 1: C)。所调查居群中雌株、雄株和两性植株的平均性别比分别为(54.24 ± 2.89)% (变化范围为 34.62% ~ 66.67%)、(35.88 ± 3.61)% (变化范围为 15.69% ~ 59.62%) 和 (9.88 ± 1.41)% (变化范围为 1.75% ~ 17.65%)(表 1),约为 1 : 0.66 : 0.18。单因素方差分析表明,不仅 3 种性别植株在居群中的比例差异极显著($F = 63.719$, $P < 0.001$),而且雌株和雄株的比例差异也达极显著水平($F = 15.747$, $P = 0.001$);Shapiro-wilk 检验表明,3 种性别植株在不同居群中的性别比例均相对稳定(雌株: $P = 0.547$;雄株: $P = 0.667$;两性植株: $P = 0.942$)。

2.2 植株性别与植株年龄的关系

在 11 个居群中随机测量了 200 株雌株、154 株雄株和 53 株两性植株的基径。结果显示,雌株的平均基径为(21.59 ± 1.13) mm,变化范围为 2.37 ~ 111.99 mm;雄株为(22.57 ± 1.27) mm,变化范围为 4.39 ~ 101.84 mm;两性植株为(24.25 ± 2.34) mm,变化范围为 7.27 ~ 96.39 mm。单因素方差分析表明 3 种性别植株基径大小没有显著性差异($df = 2$, $F = 0.627$, $P = 0.535$)。

2.3 雌雄适合度

花粉组织化学检测表明,雄株和两性植株的新鲜花粉在苏丹 IV 染液中均呈阴性反应,与蒸馏水对照一致(图 1: F),而在 KI-I₂ 染液中均呈阳性反

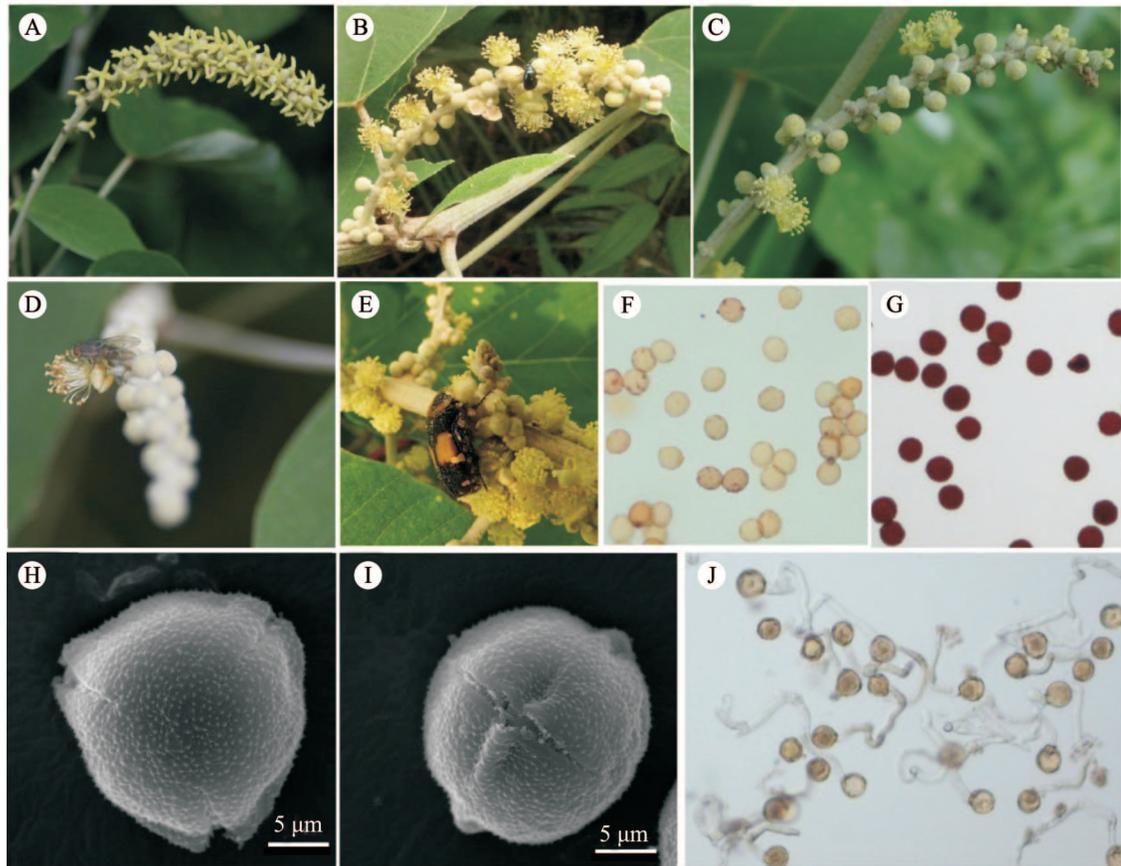


图 1 白背叶的花序、访花昆虫、花粉的组织化学染色、微形态和萌发。A: 雌株花序; B: 雄株花序; C: 两性植株花序; D: 雄株的访花者; E: 两性植株的访花者; F: 花粉苏丹IV染色; G: 花粉 KI-I₂ 染色; H: 花粉极面观; I: 花粉赤道面观; J: 花粉萌发。

Fig. 1 Inflorescences, visitors, pollen histochemical staining, pollen micromorphological characters and pollen germination of *Mallotus apelta*. A: Female Inflorescence; B: Male inflorescence; C: Bisexual inflorescence; D: An insect visiting male flowers; E: An insect visiting a bisexual inflorescence; F: Pollen grains stained by Sudan IV; G: Pollen grains stained by KI-I₂; H: Polar view of pollen; I: Equatorial view of pollen; J: Pollen germination.

表 1 白背叶不同居群的性别比例

Table 1 Sex ratio in 11 populations of *Mallotus apelta*

居群 Population	雄性植株比例 % of male plants (n)	雌性植株比例 % of female plants (n)	两性植株比例 % of bisexual plants (n)
华南植物园 South China Botanical Garden	41.40 (89)	48.84 (105)	9.77 (21)
渔沙坦 Yushatan	35.71 (25)	50.00 (35)	14.29 (10)
牛头山 Niutou Mountain	23.81 (5)	66.67 (14)	9.52 (2)
帽峰山 Maofeng Mountain	44.23 (23)	44.23 (23)	11.54 (6)
龙眼洞森林公园 Longdong Forest Park	35.79 (34)	55.79 (53)	8.42 (8)
南昆镇 Nankun County	36.84 (35)	54.74 (52)	8.42 (8)
七仙湖 Qixian Lake	22.22 (10)	62.22 (28)	15.56 (7)
高榜山 Gaobang Mountain	59.62 (31)	34.62 (18)	5.77 (3)
肇庆学院 Zhaoqing College	40.35 (23)	57.89 (33)	1.75 (1)
罗隐渡口 Luoyin Ferry	15.69 (8)	66.67 (34)	17.65 (9)
广西植物研究所 Institute of Guangxi Botany	39.00 (78)	55.00 (110)	6.00 (12)
平均 Average (Mean ± SE)	35.88 ± 3.61 (11)	54.24 ± 2.89 (11)	9.88 ± 1.41 (11)

应(图 1: G),说明两者的花粉组织化学均为淀粉而非脂质。花粉扫描电镜观察结果表明,雄株与两性植株花粉的微形态特征相似,均为辐射对称的单粒花粉,具有 3 孔沟和刺状的表面纹饰(图 1: H, I);雄株和两性植株花粉粒大小分别为(20.02 ± 0.18) μm (n = 35)和(19.98 ± 0.16) μm (n = 35),差异不显著(F = 1.676, P = 0.884);雄株的单花花粉量是两性植株的 1.26 ~ 1.63 倍,单因素方差分析表明两者差异极显著(F = 95.23, P < 0.001);一般线性模型分析显示,单花花粉量在居群间的变化极显著(df = 3, F = 18.683, P < 0.001),而植株性别与居群的交互作用

不显著(df = 3, F = 0.638, P = 0.591),表明在所有居群中雄株的单花花粉量均显著多于两性植株(图 2: A);雄株和两性植株的花粉萌发率分别为(67.33 ± 1.39)% (n = 9)和(63.74 ± 2.25)% (n = 9),两者之间无显著差异(F = 1.360, P = 0.267)(图 1: J)。

居群内雌株和两性植株的平均自然结实率分别为(84.02 ± 1.51)% (n = 89)和(82.11 ± 1.96)% (n = 60),单因素方差分析显示两者间无显著性差异(F = 2.243, P = 0.136),但自然结实率在不同居群间差异显著(GLM 检验, df = 4, F = 7.226, P < 0.001),而植株性别与居群的交互作用不显著(GLM 检验, df =

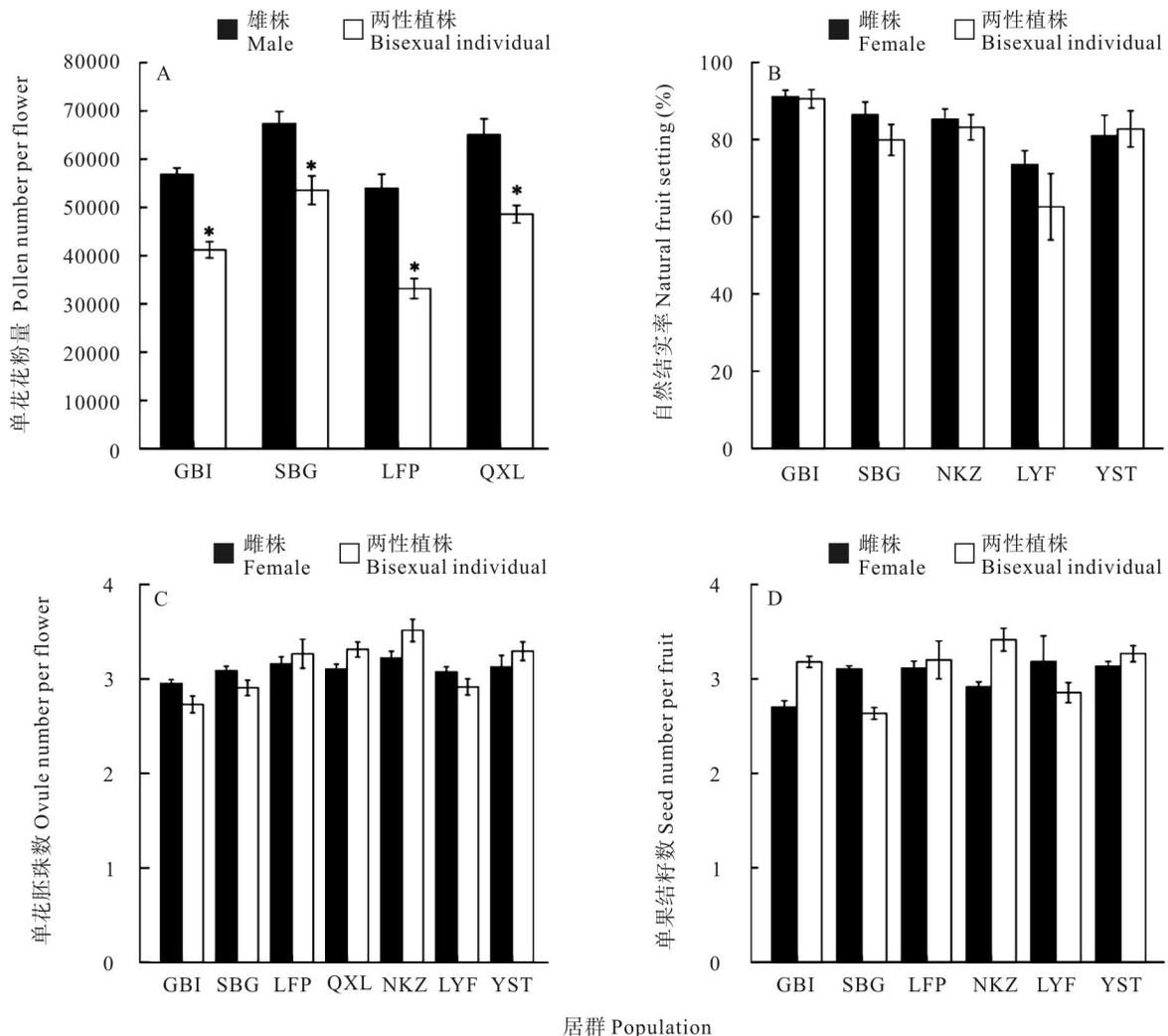


图 2 白背叶不同居群雄株与两性植株的单花花粉量(A)以及雌株与两性植株的自然结实率(B)、单花胚珠数(C)、单果结籽数(D)的比较。*: P < 0.05; GBI: 广西植物研究所居群; SBG: 华南植物园居群; LFP: 龙眼洞森林公园居群; QXL: 七仙湖居群; NKZ: 南昆镇居群; LYF: 罗隐渡口居群; YST: 渔沙坦居群。

Fig. 2 Pollen number per flower in male and bisexual individuals (A), and natural fruit setting (B), ovule number per flower (C), seed number per fruit (D) in female and bisexual individuals in different populations of *Mallotus apelta*. *: P < 0.05; GBI: Guangxi Botanical Institute population; SBG: South China Botanical Garden population; LFP: Longdong Forest Park population; QXL: Qixian Lake population; NKZ: Nankun County population; LYF: Luoyin Ferry population; YST: Yushatan population.

4, $F = 0.688$, $P = 0.601$), 表明所有居群雌株和两性植株的自然结实率无显著差异(图 2: B); 雌株与两性植株的单花胚珠数也无显著差异($F = 0.388$, $P = 0.534$), 平均每朵花具 3 枚胚珠(图 2: C); 雌株与两性植株的单果结籽数也无显著差异($F = 0.617$, $P = 0.432$), 每个果实平均产 3 粒种子(图 2: D)。

2.4 开花物候与传粉类型

白背叶在 5 月初开始抽出幼嫩花序, 6 月为初花期, 7 月和 8 月为盛花期, 9 月为末花期。在自然状态下, 雌花和雄花均在上午 6:00 之前开放; 雄花单花寿命一般为 2 d ($n = 50$), 雌花单花寿命一般为 3~7 d ($n = 50$)。雄花序往往是位于中下部的花先开, 然后向两端扩散, 开花初期, 单个花序有 1~10 朵花同时开放, 在盛花期多达 10~50 朵花同时开放, 花序的寿命为 15~30 d ($n = 20$)。雌花序位于中部的花先开, 随后沿花序向两端开放, 花序寿命一般 4~8 d ($n = 20$)。

雄株的访花者主要为甲虫、蜂和蝇类(图 1: D), 在两性植株的雄花上也观察到访花昆虫(图 1: E), 但在雌株上从未见真正的访花者, 说明雌株与雄株间没有共有的访花昆虫。人工控制实验结果显示, 雌株套网的结实率可达(30.27 ± 7.12)% ($n = 17$), 而套袋控制实验基本可以排除无融合生殖的影响。

综合访花昆虫的行为及控制实验的结实率, 可以推断白背叶的雌株和雄株之间主要由风媒传粉, 而两性植株可能兼具风媒传粉和虫媒传粉。

2.5 繁育系统

自然状态下雌株的结实率(86.41 ± 3.29)% ($n = 17$)和雌株异株授粉(花粉来自雄株)的结实率(96.67 ± 1.17)% ($n = 18$)差异显著($F = 9.018$, $P = 0.005$), 而两性植株的自然结实率(79.89 ± 4.00)% ($n = 16$)和两性植株异株授粉(花粉来自雄株)结实率(76.00 ± 5.31)% ($n = 18$)的差异不显著($F = 0.331$, $P = 0.569$); 对雌株花序去除部分雌花使每花序 30 朵花的自然条件授粉的结实率(90.87 ± 2.68)% ($n = 19$)和雌株的自然结实率无显著性差异($F = 1.126$, $P = 0.296$) (图 3)。虽然雌株的自然结实率和两性植株的自然结实率之间也无显著性差异($F = 1.165$, $P = 0.215$), 但雌株异株授粉的结实率显著高于两性植株异株授粉的结实率($F = 14.473$, $P = 0.001$)。两性植株的人工辅助自交授粉(花粉来自同株的雄花)结实率(66.90 ± 13.27)% ($n = 6$)、两性植株异株授粉(花粉来自雄株)结实率和两性植株的自然结实率差异不显著($F = 0.769$, $P = 0.471$) (图 3)。结合开花物候及人工辅助授粉实验可以看出, 白背叶以异株授粉为主, 但两性植株兼有同株异花授粉的能力。

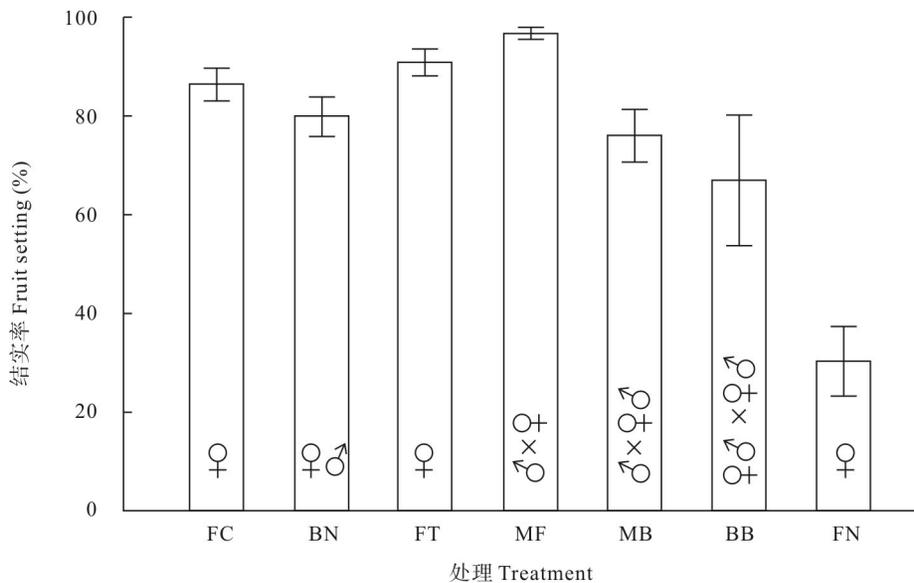


图 3 不同人工处理控制授粉的结实率。FC: 雌株, 自然对照; BN: 两性植株, 自然结实; FT: 雌株, 每花序 30 朵花; MF: 雄株与雌株异交; MB: 雄株与两性植株异交; BB: 两性植株自交; FN: 雌株, 套网。

Fig. 3 Fruit setting of manipulated pollination with different treatments. FC: Female, natural control; BN: Bisexual individual, open pollination; FT: Females, 30 flowers per inflorescence; MF: Cross-pollination between male and female; MB: Cross-pollination between male and bisexual individual; BB: Self-pollination within bisexual individuals; FN: Female, netted.

3 结论和讨论

本研究结果表明,风媒传粉的白背叶植物具有典型的亚雌雄异株性系统,且植株性别与植株年龄不具有明显相关性。虽然居群内两性植株的比例相对稳定,但雌株的雌性和雄株的雄性适合度均分别高于两性植株的雌性和雄性适合度。

3.1 白背叶性系统的稳定性

被子植物性别表型变异受多种因素的影响^[9,23],如植株大小和年龄^[11,24-25]、环境^[26-27]、或与性别决定表型的基因^[12-13,28-29]有关。本研究结果表明,亚雌雄异株植物白背叶在植株性别表达上相对稳定,所调查居群均由雌株、雄株和两性植株个体组成,虽然不同居群间3种植株性别比例有波动,但居群内相对比较稳定。两性植株个体在不同居群中的平均比例为9.88% (变化范围为1.75%~17.65%),雌株、雄株和两性植株的平均比例为1:0.66:0.18。而在其他风媒传粉的亚雌雄异株植物中,两性植株的性别比例变化较大。如 *Schiedea globosa* 野外居群内两性植株比例仅为3% (雌株:雄株:两性植株 \approx 1:0.90:0.06)^[30]; *Thymelaea hirsuta* 在不同居群内两性植株个体的比例变化为17%~40% (雌株:雄株:两性植株 \approx 1:1:1)^[27];而在欧洲白蜡树 (*Fraxinus excelsior*)居群,两性植株个体比例高达68% (雌株:雄株:两性植株 \approx 1:1.80:5.97)^[31];滨藜属 (*Atriplex*)的一些植物在同一居群内不同性别植株的比例还随着不同的年份发生变化^[32-33];亚雌雄异株植物 *Wurmbea dioica* 雄株与两性植株在不同的年份也可以相互转换^[11]。关于 *S. globosa* 的研究结果还表明,第二年居群内约有50%的雄株转变成了两性植株,11%的雌株转变成了两性植株^[30]。本研究对已标记的白背叶植株进行了连续3年的观察,结果所有标记的植株在这3年之内个体的性别都是稳定不变的;白背叶不同性别植株基径大小的比较结果与 Sakai 和 Weller^[30]对性系统为亚雌雄异株的亚灌木植物 *S. globosa* 的研究结果非常相似,即3种性别的植株个体大小之间没有明显的差异,也反映出白背叶的性系统不受植株个体年龄影响。白背叶居群内性别比例的相对稳定性以及植株性别与植株大小(或年龄)的不相关性可能说明该植物的性别表达具有稳定的遗传基础。

3.2 传粉模式和繁育系统

野桐属大部分植物都具有雌雄异株的性系统,但对该属植物传粉类型研究很少。Lock 和 Hall^[18]认为雌雄异株植物 *Mallotus oppositifolius* 兼有虫媒和风媒传粉的特征,但是他们并没有观察到雌花上有访花者,因此作者对 *M. oppositifolius* 的传粉特点提出“错误传粉”假说。本实验对白背叶3种植株的传粉昆虫观察发现,虽然有昆虫访问雄花,但是没有发现昆虫访问雌花,因此雌花与雄花之间无共有的访花昆虫,昆虫不能直接为白背叶进行传粉。野外有针对性的传粉昆虫行为观察也没发现有类似“错误传粉”的访花昆虫访花和飞行的行为,因此在白背叶中并不存在这种特殊的传粉过程。已有的研究表明野桐属植物 *M. albus*、*M. griffithianus*、*M. penangensis* 和 *M. wrayi* 都依赖昆虫传粉^[16-17],广泛分布于亚洲的雌雄异株植物白楸 (*M. paniculatus*)虽然有蜂类频繁访问其雄花,但均不是有效的传粉者^[19]。因此“错误传粉”在野桐属中可能并不普遍。

白背叶雌株异株授粉(花粉来自雄株)的结实率显著高于其自然结实率($P = 0.005$),因此自然状态下可能受花粉限制。居群内雌株的花序经套网处理后结实率超过30%,而套袋处理基本可以排除无融合生殖的干扰,因此白背叶为风媒传粉植物。Ehlers 和 Bataillon^[10]对目前已报道的21科32种亚雌雄异株植物的传粉类型进行分析发现,具该性系统的植物主要为动物传粉(24种,占科数的79%),少数为风媒传粉(8种,占科数的21%);具该性系统且由虫媒传粉的植物62%的雌株受花粉限制,同时他们还观察到除 *Cirsium aryense* 之外,所有受花粉限制的亚雌雄异株植物其两性植株均可以自交。白背叶居群内两性植株异株授粉(花粉来自雄株)的结实率与其自然结实率无显著差异($P = 0.471$),因此两性植株在自然状态下不太可能受花粉限制。已报道的8种风媒传粉的亚雌雄异株植物只有欧洲白蜡树 (*Fraxinus excelsior*)的两性植株具有部分自交亲和的能力^[10]。人工控制授粉实验发现白背叶两性植株自交结实率为66.90% (同株异花授粉),所以居群内两性植株自交是亲和的。因此白背叶以异株授粉为主,但两性植株兼有同株异花授粉的能力。此外,在人工控制授粉实验中,对雌株花序去除部分雌花使每花序30朵花的自然授粉和人工异交授粉(雄株 \times 雌株)的结实率分别为90.87%和

96.67%,无显著性差异,说明白背叶居群内雌株结实不受资源限制。

3.3 亚雌雄异株植物雌雄适合度比较及其演化意义

白背叶居群内两性植株无论在花的形态上还是在雌雄功能上都是两性的,两性植株的雌花能正常结实和结籽,雄花能产生有活性的花粉,因此可通过白背叶来比较研究亚雌雄异株植物的雌雄适合度。已有的报道认为具有亚雌雄异株性系统的植物,居群内两性植株的雌性和雄性适合度在不同程度上分别低于居群内的纯雌株和纯雄株^[10]。Spigler 和 Ashman^[9]对亚雌雄异株的雄性适合度研究归纳总结后发现,约 40% 的研究表明雌株的雌性适合度至少为两性植株的 2 倍(种子生育力 $F:H > 2.0$),约 79% 的研究表明雄株的适合度大于两性植株(花粉生育力 $M:H > 1.0$),约 36% 的研究表明雄株的雄性适合度是两性植株的 2 倍。白背叶雄株的单花花粉量是两性植株的 1.26 ~ 1.63 倍,表现出比两性植株更高的雄性适合度,但两者花粉萌发率(约 63%)却基本一致,这与亚雌雄异株植物 *Silene acaulis* 的研究结果部分相似^[34]。*Silene acaulis* 雄株的花粉量是两性植株的 1.2 倍,但雄株单花具活性的花粉量是两性植株的 1.6 倍,作者指出虽然 *S. acaulis* 雄株的单花花粉量占优势,但两性植株个体的大小则是雄株的 2.7 倍,总花数是雄株的 2.5 倍,这可能抵消了雄株单花花粉量的优势^[34]。本研究虽然发现白背叶居群内两性植物与雌株和雄株在大小上无明显的差异,但是未对居群内不同性别植株的总花数进行统计和比较研究,因为白背叶的花较小,同一个植株上花的数量非常大,对总花数的统计很困难。此外,本研究首次对亚雌雄异株植物雄性与两性植物的花粉大小、花粉表面纹饰及花粉的组织化学进行了研究,均未发现二者之间具有二态性的现象。

胚珠和种子产量可能反映了雌株和两性植株之间资源配置格局的遗传差异已经进化到了适合度最优化的程度^[19]。本研究发现白背叶雌性植株与两性植株的单花胚珠数和单果结籽数之间没有显著差异。然而这种现象在亚雌雄异株植物 *Schieda globosa* 和 *Wurmbia dioica* 中则明显不同。*Schieda globosa* 两性植株的单花胚珠数是雌株的 1.3 倍,不过两性植株的胚珠大小要比雌株的小,但是最终自然状态下单果结籽数两者却基本一致^[30];

亚雌雄异株植物 *W. dioica* 雌株的单花胚珠数是两性植株的 1.3 倍,雌株的自然结籽数是两性植株的 2.5 ~ 3.7 倍^[12]。雌株与两性植株之间的这种生育能力差异也许反映了两种性别植株在整个生活阶段适合度的差异,这种差异也许是亚雌雄异株能在自然状态下稳定存在或者向雌雄异株演化的驱动力之一。

亚雌雄异株植物居群内雌性个体的适合度对后代的贡献往往大于两性个体^[9]。如亚雌雄异株植物 *Astilbe biternata* 雌株的结实率为两性植株的 2.24 倍^[35],其种子产量为两性植株的 4 倍^[36]。虽然本研究发现白背叶雌性植株与两性植株的自然结实率没有显著差异,但是人工控制实验下雄株与雌株的异交结实率(96.67%)明显高于雄株与两性植株的异交结实率(76.00%),说明白背叶居群内雌株的潜在种子生产力明显高于两性植株。此外,两性植株的自交结实率(66.90%)与异交结实率无显著差异,说明雌株和雄株在居群内都具有更高的适合度,选择压力可能更偏向雌株和雄株而非两性植株,从而导致向雌雄异株演化的趋势。

致谢 中国科学院华南植物园罗中莱副研究员帮助修改论文,王仁赞和丁惠惠同学在数据分析上给予帮助,在此一并致谢。

参考文献

- [1] Zhang D Y. Life History and Reproduction Ecology of Plants [M]. Beijing: Science Press, 2004: 152-164.
张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 152-164.
- [2] Renner S S, Ricklefs R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants [J]. Amer J Bot, 1995, 82(5): 596-606.
- [3] Ross M D. Five evolutionary pathways to subdioecy [J]. Amer Nat, 1982, 119(3): 297-318.
- [4] Darwin C R. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species [M]. London: John Murray, 1877: 4-12.
- [5] Arroyo M T K, Raven P H. The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae) [J]. Evolution, 1975, 29(3): 500-511.
- [6] Bawa K S. Evolution of dioecy in flowering plants [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1980, 11: 15-39.
- [7] Alonso C, Herrera C M. Back-and-forth hermaphroditism: Phylogenetic context of reproductive system evolution in subdioecious *Daphne laureola* [J]. Evolution, 2011, 65(6): 1680-1692.
- [8] Torices R, Méndez M, Gómez J M. Where do monomorphic

- sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms [J]. *New Phytol*, 2011, 190(1): 234–248.
- [9] Spigler R B, Ashman T L. Gynodioecy to dioecy: Are we there yet? [J] *Ann Bot*, 2012, 109(3): 531–543.
- [10] Ehlers B K, Bataillon T. 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants [J]. *New Phytol*, 2007, 174(1): 94–211.
- [11] Barrett S C H, Case A L, Peters G B. Gender modification and resource allocation in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) [J]. *J Ecol*, 1999, 87(1): 123–137.
- [12] Ramsey M, Vaughton G. Sex expression and sexual dimorphism in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162(3): 589–597.
- [13] Charlesworth B, Charlesworth D. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy [J]. *Amer Nat*, 1978, 112(988): 975–997.
- [14] Sierra S E C. Re-shaping Spurge Pioneers: Circumscription, Taxonomy and Phylogeny of *Mallotus* (Euphorbiaceae s.s.) [M]. Sliedrecht: Grafische Vormgeving Kanters, 2007: 5–35.
- [15] Peng C L, Cheng Y H, Yan L H, et al. Sect. Qiana *Mallotus taoyuanensis* C. L. Peng et L. H. Yan: A new section of *Mallotus* Lour. in Euphorbiaceae [J]. *J CS Univ For Techn*, 2010, 30(11): 105–107.
- 彭春良, 陈迎辉, 颜立红, 等. 大戟科野桐属一新组——桃源野桐组 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2010, 30(11): 105–107.
- [16] Krishnan R M, Davidar P. Nectar secretion and pollinator visitation patterns in *Mallotus albus* [C]// Veeresh G K, Shaankar R U, Ganeshiah K N. *Pollination in the Tropics*. Bangalore: International Union for the Study of Social Insects, 1993: 157–158.
- [17] Momose K, Yumoto T, Nagamisu T, et al. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia: I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest [J]. *Amer J Bot*, 1998, 85(10): 1477–1501.
- [18] Lock J M, Hall J B. Floral biology of *Mallotus oppositifolius* (Euphorbiaceae) [J]. *Biotropica*, 1982, 14(2): 153–155.
- [19] Corlett R T. Pollination in a degraded tropical landscape: A Hong Kong case study [J]. *J Trop Ecol*, 2001, 17(1): 155–161.
- [20] Hu J, Wang L Y, Luo Y P. Progress of study on *Mallotus apelta* (Lour.) Muell.-Arg. [J]. *Mod Chin Med*, 2009, 11(6): 5–8.
- 胡坚, 王兰英, 骆焱平. 白背叶研究进展 [J]. *中国现代中药*, 2009, 11(6): 5–8.
- [21] Qiu H X, Huang S M, Zhang Y T. *Flora Peipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 42(2) [M]. Beijing: Science Press, 1996: 13–18.
- 丘华兴, 黄淑美, 张永田. *中国植物志*, 第42卷第2分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1996: 13–18.
- [22] Zhang W T, Yan J. *SPSS Statistical Analysis Advanced Tutorial* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004: 84–257.
- 张文彤, 闫洁. *SPSS统计分析高级教程* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 84–257.
- [23] Freeman D C, Doust J L, El-Keblawy A, et al. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy [J]. *Bot Rev*, 1997, 63(1): 65–92.
- [24] Lloyd D G, Webb C J. Secondary sex characters in plants [J]. *Bot Rev*, 1977, 43(2): 177–216.
- [25] Shea M M, Dixon P M, Sharitz R R. Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, *Nyssa aquatica* (Nyssaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1993, 80(1): 26–30.
- [26] Delph L F, Wolf D E. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems [J]. *New Phytol*, 2005, 166(1): 119–128.
- [27] El-Keblawy A, Freeman D C. Spatial segregation by gender of the subdioecious shrub *Thymelaea hirsuta* in the Egyptian desert [J]. *Int J Plant Sci*, 1999, 160(2): 341–350.
- [28] Sakai A K, Weller S G, Chen M L, et al. Evolution of gynodioecy and maintenance of females: The role of inbreeding depression, outcrossing rates, and resource allocation in *Schiedea adamantis* (Caryophyllaceae) [J]. *Evolution*, 1997, 51(3): 724–736.
- [29] Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants [J]. *Adv Gen*, 1958, 9: 217–281.
- [30] Sakai A K, Weller S G. Ecological aspects of sex expression in subdioecious *Schiedea globosa* (Caryophyllaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1991, 78(9): 1280–1288.
- [31] Binggeli P, Power J. Gender variation in ash (*Fraxinus excelsior* L.) [OL]. 1999. <http://members.multimania.co.uk/WoodyPlantEcology/species/ash.htm>.
- [32] Freeman D C, McArthur E D. The relative influences of mortality, nonflowering, and sex change on the sex ratios of six *Atriplex* species [J]. *Bot Gaz*, 1984, 145(3): 385–394.
- [33] Freeman D D, McArthur E D, Harper K T. The adaptive significance of sexual lability in plants using *Atriplex canescens* as a principal example [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1984, 71(1): 265–277.
- [34] Philipp M, Jakobsen R B, Nachman G S. A comparison of pollen-siring ability and life history between males and hermaphrodites of subdioecious *Silene acaulis* [J]. *Evol Ecol Res*, 2009, 11(5): 787–801.
- [35] Olson M S, Antonovics J. Correlation between male and female reproduction in the subdioecious herb *Astilbe biternata* (Saxifragaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87(6): 837–844.
- [36] Olson M S. Patterns of fruit production in the subdioecious plant *Astilbe biternata* (Saxifragaceae) [J]. *J Ecol*, 2001, 89(4): 600–607.