

新疆荒漠植物耳叶补血草的爆发式 开花式样与传粉模式

黄云兰* 安秀峰* 师东 张爱勤**

(新疆大学生命科学与技术学院, 乌鲁木齐 830046)

摘要: 荒漠环境中干热、大风、浮尘、温度骤变等突发性天气状况, 对植物的有性生殖具不利影响。耳叶补血草 (*Limonium otolepis*) 是新疆盐生荒漠的主要建群种, 对其适应荒漠恶劣环境的生殖策略仍缺乏研究。为了探讨荒漠植物适应环境的开花式样和传粉模式, 作者通过野外定点观测和室内电镜扫描等方法对耳叶补血草的开花进程、花部特征、传粉媒介、结实特性等进行了研究。耳叶补血草的花期在6月上旬至7月中旬, 花期较长且具明显不同步的单株开花状态。在一天中, 单花表现出极为集中的开花、散粉过程: 一般早上8:00开始开放, 9:00达开放高峰期, 11:00以后基本不再有单花开放; 开放后的单花持续6–8 h后闭合。每单花平均有花粉752粒, 花粉表面有网状纹饰, 有花蜜。传粉者主要为蜜蜂科和食蚜蝇科昆虫, 访花高峰期在9:00–14:00。人工授粉实验表明耳叶补血草以异交为主, 自动自花授粉率低。自然状态下结实率为36%, 在花序中基部第一位上单花的结实率(45.7%)明显高于第二位上单花(3.3%)。耳叶补血草爆发式开花、在短时间内快速完成传粉过程, 可能是躲避荒漠环境突发性天气条件的一种策略; 而居群分散的开花时间及较长的花期在应对不稳定生境, 分摊生殖风险方面具有重要意义。

关键词: *Limonium otolepis*, 开花式样, 传粉模式, 生殖对策, 荒漠植物

Mast flowering and pollination mode in a desert plant *Limonium otolepis* (Plumbaginaceae) from Xinjiang, northwest China

Yunlan Huang*, Xiufeng An*, Dong Shi, Aiqin Zhang**

Life Science College, Xinjiang University, Urumqi 830046

Abstract: Weather patterns in desert environments (e.g., dry heat, strong winds, dust storms, and temperature fluctuations) can be highly unpredictable and can have deleterious effects on sexual reproduction of flowering plants. The herb *Limonium otolepis* is a dominant species in desert areas of Xinjiang, northwest China; however, reproductive strategies in unfavorable environments remain to be explored. Overall, we addressed flowering pattern and pollination modes, flowering process, floral traits, pollinators, and fruiting characteristics of *L. otolepis* in Junggar Basin region. We employed scanning electron microscopy to examine the morphology of pistil stigmas and pollen grains. The flowering period of *L. otolepis* was from early June to mid-July, with extended flowering due to unsynchronized flowering phenology among individuals in the same population. During a given day, it showed a concentrated flowering and pollen release, with anthesis lasting for about 6–8 h. Petals unfolded at about 8:00 and reached the peak of flowering at about 9:00, with no more flowers opening after 11:00. One flower produced 752 pollen grains with a small amount of nectar. The pollen exine ornamentation was reticulate. Insects, including bees and hoverflies, were primary pollinators. Highest visiting frequencies occurred between 9:00 and 14:00. *L. otolepis* was mainly outcrossing given that automatic selfing yielded a few seeds. Overall, fruit sets of open-pollinated flowers were 36.1%. Within inflorescences, fruit sets on basal flowers (45.7%) were significantly higher than those on neighboring flowers (3.3%). Mast flowering in *L. otolepis* reported here may facilitate pollination in unpredictable

收稿日期: 2012-01-30; 接受日期: 2012-04-24

基金项目: 国家大学生创新性实验计划(091075516)

* 并列第一作者 Co-first authors. E-mail: 859746136@qq.com; 250433468@qq.com

** 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zaql@sohu.com

weather conditions. The reproductive strategy may also dispense reproductive risk by maintaining flowering asynchrony to prolong overall flowering period.

Key words: *Limonium otolepis*, floral display, pollination pattern, reproductive strategies, desert plant

传粉是种子植物受精的必经阶段。植物在进化过程中往往产生特定的与完成传粉过程相适应的形态结构及开花模式,如花部构成(floral design)和开花式样(floral display)等(黄双全和郭友好,2000)。花部综合征是指花部构成和开花式样所表现出的单花及单花在群体水平上所有特征的总和。对花部特征与功能的认识一直是花进化研究的主题(黄双全,2007)。虽然花部综合征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度紧密相关,但花的进化一方面处在植物与传粉者网状的拓扑关系之中(Waser & Ollerton, 2006),另一方面,花作为生殖器官在适应传粉的要求之外,还处在其他很多因素的选择压力之下(Armbruster, 2001; Brown, 2002),如非传粉动物的干扰以及微环境、高山、极地、干旱等特殊生境的影响。因而,在植物的繁育系统中往往多种不同的性状组合会对应着相同的交配模式,这无形中增加了人们探讨花部综合征适应性基础的难度(张大勇,2004)。目前关于花分化及其驱动力的多种观点(Herrera, 1996a, b; Waser *et al.*, 1996; 张大勇, 2004; 杨春锋和郭友好, 2005; 黄双全, 2007)也说明了这一问题。植物花部综合征与传粉系统的适应性研究,特别是结合环境因素的影响,还有待于积累更多的资料。

耳叶补血草(*Limonium otolepis*)是蓝雪科补血草属的多年生草本植物,在新疆多分布于沙漠边缘、戈壁、滩地、流动沙丘及盐渍化的荒漠生境下,是新疆盐生荒漠的主要建群种,具药用和观赏价值。由于同一植株上大量单花同时开放,通常形成荒漠环境中成片的开花景观。荒漠环境极易突发干旱、大风、浮尘、温度骤升或骤降等不良天气状况,对植物的有性生殖产生不利影响,在多变的严酷环境下耳叶补血草有着怎样的生殖策略还缺乏研究。本文通过对耳叶补血草的开花、传粉模式及繁殖特性等进行研究,以获得其花部形态特征及开花进程、单花寿命、花粉传递过程、繁育系统等方面的相关信息,为植物花部综合征与传粉系统的适应性研究提供新的资料。

1 材料和方法

1.1 研究材料

实验样地位于准噶尔盆地南缘海拔439–454 m的呼图壁河(86°05′–87°08′ E, 43°07′–45°20′ N)右岸的洪积—冲积扇潜水溢出带与冲积平原的交错带(86°7′ E, 44°8′ N)。实验区年日照时数在3,110 h以上,年降雨量155.2 mm,年均蒸腾量为2,300 mm,属温带荒漠气候区。

耳叶补血草具莲座状基生叶,株高60–80 cm,冠层直径50–70 cm,稀疏或聚集分布。花枝单生或数枚,分别由不同的叶丛间伸出,常由中部向上作4–7回分枝,下方分枝形成多数不育枝,小枝细短而繁多。穗状花序2–5(7)列于细弱分枝的上部至顶端,每穗状花序含1–2(3)个单花。在一个处于盛花期的单株上每天有数百至几千个单花同时开放。伴生种大叶补血草(*Limonium gmelinii*)花期晚于耳叶补血草,但两者花期有重叠,也是局部区域内唯一一种与耳叶补血草同期开花的植物。

1.2 研究方法

1.2.1 开花物候及开花习性的观察

分别于2010、2011年对耳叶补血草进行物候期观察,把居群中25%的个体开花视为初花期,50%的个体开花视为盛花期,90%的个体开花视为末花期(张玉娜等,2009),分析年份间物候特征。在盛花期随机标记位于不同植株上即将有单花开放的花序和即将开放的单花各10个,分别观察花序及单花开放动态、单花寿命及开放特点。

1.2.2 花部特征的观察

在耳叶补血草花序的1–2(3)朵单花中,第二位上的单花(从花序基部数)开放较晚,在其开放时,末级分枝或花序,已处于开花的后期,具体表现是:末级分枝上花芽和待开的单花都很少,花序也即将开放完毕,而且第二位上的单花颜色较浅(但形态和花粉数无差异)。在随机选花做标记时(包括1.2.4, 1.2.5节的取样)都是选择刚有花开放的末级分枝或花序上的单花,而没有限定在花序上的具体位置,

所以,所选单花是由大多数第一位上的单花(从花序基部数,约占80%)和少量第二位上的单花构成。下面各项测定中,不再强调单花在花序上的位置。

(1)雌、雄蕊高度的测量。在20个植株上取开花后处于散粉初期的30朵花进行雌、雄蕊高度的测量。测量工具为游标卡尺(精度0.02 mm)。

(2)花粉量及 P/O 值的测定。参考Cruden(1977)的方法,盛花期在20个植株的不同花序上各选取30朵开放但未散粉的单花,分别统计单花花粉数和胚珠数,计算花粉数与胚珠数的比(P/O 值)。

(3)柱头花粉数的统计。盛花期在20个植株上标记60朵即将散粉的单花,分别在散粉后2 h、8 h各取下标记的单花30朵,小心剥出花柱置于载玻片上,滴少量染液染色后在显微镜下统计视野中所有花粉数。

(4)柱头自花花粉滞留情况。在10个植株上随机标记30朵刚开放而未散粉的单花,用番红水溶液(1%)分别对花药进行染色,将花粉囊里的花粉染成红色。待花粉散完后,取回标记的单花,在显微镜下统计柱头上的红色花粉和无色花粉数量。

(5)雌蕊及柱头形态的扫描。在15个植株上,取正开放的单花15朵,剥出雌蕊,立即用2%的戊二醛固定液(0.1 mol/L磷酸缓冲液配置)固定,带回室内用于雌蕊形态的扫描观察。同时,标记80朵未开放的单花,分别在散粉前1–2 h、开始散粉后1–2 h、3–4 h、散完粉后3–4 h分时段取回标记的单花进行固定(每时段至少有15个来自10株以上的重复),带回室内用于不同散粉时期柱头形态的扫描观察。通过了解散粉期柱头形态的变化,判断柱头的可授期及与散粉的同步性。制备样品时,先用磷酸缓冲液冲洗固定的雌蕊和柱头样品,后经50%、60%、70%、85%、95%、100%的乙醇脱水各10 min后取出,分别置于具有双面胶带纸的样品台上,送进真空室喷金,用扫描电镜(LEO 1430 VP, Germany; 工作电压20 kV)观察拍照。

(6)花粉形态的扫描。采集新鲜花粉,干燥后直接用双面胶带固定在样品台上,送进真空室喷金,后用扫描电镜(LEO 1430 VP, Germany; 工作电压20 kV)观察拍照。

1.2.3 传粉媒介

(1)访花昆虫种类、行为与访花频率的观察。参考Spira等(1992)的方法,盛花期在补血草样地根据

植株单独和成群分布两种情况,随机选择3个样方(一个样方为1株单独分布,冠层直径60 cm;另两个样方为成群分布,各由2株构成,冠层直径约80 cm)。在每样方内标记10个花序(1个单花/花序),每天从7:30–18:00进行连续3 d的观测,记录访花者的种类、数量、访花行为和访花频率。

(2)风媒传粉的检测。利用重力玻片法,在耳叶补血草花丛正下方和距离株丛50 cm处(距离地面30 cm)分别布设涂有凡士林的载玻片各10张,放置3 d后用显微镜观察载玻片上是否有花粉存在,并统计载玻片上的花粉量。

1.2.4 繁育系统检测

随机选取15个处于盛花期的单株,每株随机标记相同数量的单花分别进行如下处理:(1)对照(不作处理);(2)人工自花授粉套袋;(3)异株异花授粉套袋;(4)去雄套袋(无融合实验)。每处理共标记30朵单花,果实成熟后统计结实率。

1.2.5 结实特性

在花期不同阶段(初花期、盛花期、末花期),分别在20个植株上,各标记50朵单花,果实成熟后统计结实率。同时,在处于盛花期的20个植株上随机标记50个花序(1–2个单花/花序),果实成熟后,统计花序上不同位置单花的结实率。

1.2.6 数据处理

用SPSS17.0统计软件进行数据处理、分析。首先用One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test 进行正态性检验,经检验各组数据均符合正态分布后,用One-Way ANOVA 进行花部特征、繁育系统和结实率中相关参数的比较。统计数据用平均值 \pm 标准误表示, n 表示样本量。

2 结果

2.1 开花物候及开花习性

连续2年的物候期观测结果显示(表1):耳叶补血草4月上旬开始返青,6月上旬或中旬进入初花期,并很快进入盛花期,7月中下旬进入末花期;不同年份之间有波动。耳叶补血草花期较长,就单株而言,尽管每天都有大量单花开放,但因为边开花结实、边进行花芽分化,单株花期仍可达10 d以上;就居群来讲,各单株的开花时间明显不同步,往往是有的植株已进入结实期,而有的植株还没开花。

在耳叶补血草末级分支的2–5(7)个穗状花序

表1 2010–2011年耳叶补血草开花物候学特点

Table 1 Flowering phenology of *Limonium otolepis* between 2010 and 2011

	返青期 Regreening	分枝期 Branching	初花期 Early flowering	盛花期 Peak blooming	末花期 End flowering
2010	April 5	May 1	June 5	June 17	July 20
2011	April 10	May 10	June 15	June 20	July 25

表2 耳叶补血草花部特征参数

Table 2 Floral parameters of *Limonium otolepis*

花部参数 Floral parameters		结果 Results (Mean±SE, n = 30)
柱头花粉数 No. of pollen grains on stigma	散粉后2 h Two hours after pollen dispersal	35.16±3.22 ^a
	散粉后8 h Eight hours after pollen dispersal	8.13±0.62 ^b
柱头自花粉滞留(散粉后8 h) No. of self-pollen deposition on stigma (8 hours after pollen dispersal)	自花粉数 No. of self-pollen	3.33±0.42 ^a
	异花粉数 No. of cross-pollen	4.80±0.44 ^b
雌、雄蕊高度 Heights of pistil and stamen (cm)	雄蕊 Stamen	0.46±0.01 ^a
	雌蕊 Pistil	0.53±0.02 ^a
单花花粉量 Pollen number		751.90±18.52
花粉胚珠比 Pollen/ ovule ratio (P/O)		751.90±18.52

同一花部参数中, 不同上标字母表示差异显著, $P < 0.05$ 。

The figures of the same floral parameters with different superscript letters are significantly different, $P < 0.05$.

中, 每天只有1–2朵单花开放。通常中间花序上基部数第一位上的单花先开, 接着相邻花序基部第一位上的单花开放, 随后, 每花序第二位上的单花按同样的顺序开放。一个末级分枝上所有花序开放完毕需要4–7 d。

在一个花序上, 最初只能看到一个花芽, 待第一个花芽开花后, 才在旁边形成第二个花芽(少数花序会出现第三个花芽, 但常不发育)。在穗状花序的1–2(3)朵单花中, 从基部算起第一位上单花均可正常开放, 第二位上单花有77.6%发育完好。

一天中所有待开单花都集中开放, 一般在早上8:00开始开放, 9:00达开放高峰期, 11:00以后基本不再有单花开放(新疆有2 h的时差, 开花时间相当于当地时间的早上)。单花开放后0.5 h左右开始散粉, 4–5 h散粉完毕, 开放后的单花持续6–8 h闭合。

2.2 花部特征

耳叶补血草花小、淡紫色或紫色, 花被片5, 花萼成漏斗状, 花柱5, 高 0.53 ± 0.02 cm ($n = 30$), 雄蕊5枚, 高 0.46 ± 0.01 cm ($n = 30$) ($P > 0.05$)。子房5心皮合生为1室, 内有胚珠1枚。每单花花粉量为 751.90 ± 18.52 ($n = 30$), 单花花粉量与胚珠数的比(P/O值)为 751.90 ± 18.52 ($n = 30$)。花药成熟后花粉囊外翻, 花

粉黄色全部暴露在外, 被逐步散出。

对散粉后不同时间柱头花粉数的统计显示: 散粉2 h后柱头有花粉数 35.16 ± 3.22 粒 ($n = 30$), 8 h(散完粉后3–4 h)后柱头有花粉数 8.13 ± 0.62 粒 ($n = 30$)。柱头自花粉滞留情况的统计显示: 每柱头有自花粉 3.33 ± 0.42 粒 ($n = 30$), 异花粉 4.80 ± 0.44 粒 ($n = 30$)。扫描电镜观察表明, 耳叶补血草花粉粒近球形, 直径约35 μm , 偏小, 表面具有3个萌发沟, 萌发沟沟底凸出明显, 外壁呈网状纹饰, 表面脊条镂空, 上面有乳突状凸起(图1A, B, C)。

雌蕊及不同时期柱头形态的扫描电镜观察显示: 耳叶补血草的花柱5枚近等长, 柱状柱头与花柱相比无明显的膨大(长度约占整个花柱的1/3)(图1D)。图1G显示了柱头与花柱结合处表皮细胞的形态特征。耳叶补血草柱头表面形态在单花散粉前、散粉期间和散粉后发生了显著变化。在花药散粉前1–2 h(图1E)柱头表皮细胞呈扁平状, 中间凹陷而且细胞表面皱痕比较深, 细胞之间排列紧密; 正处在散粉期(开始散粉后1–2 h, 图1F)的柱头表皮细胞与散粉前相比, 凹陷细胞变得圆润、突起, 表面皱痕变浅; 开始散粉后3–4 h(图1G)的柱头表皮细胞形态进一步变化, 由原来的扁圆形变为乳突状、充盈饱

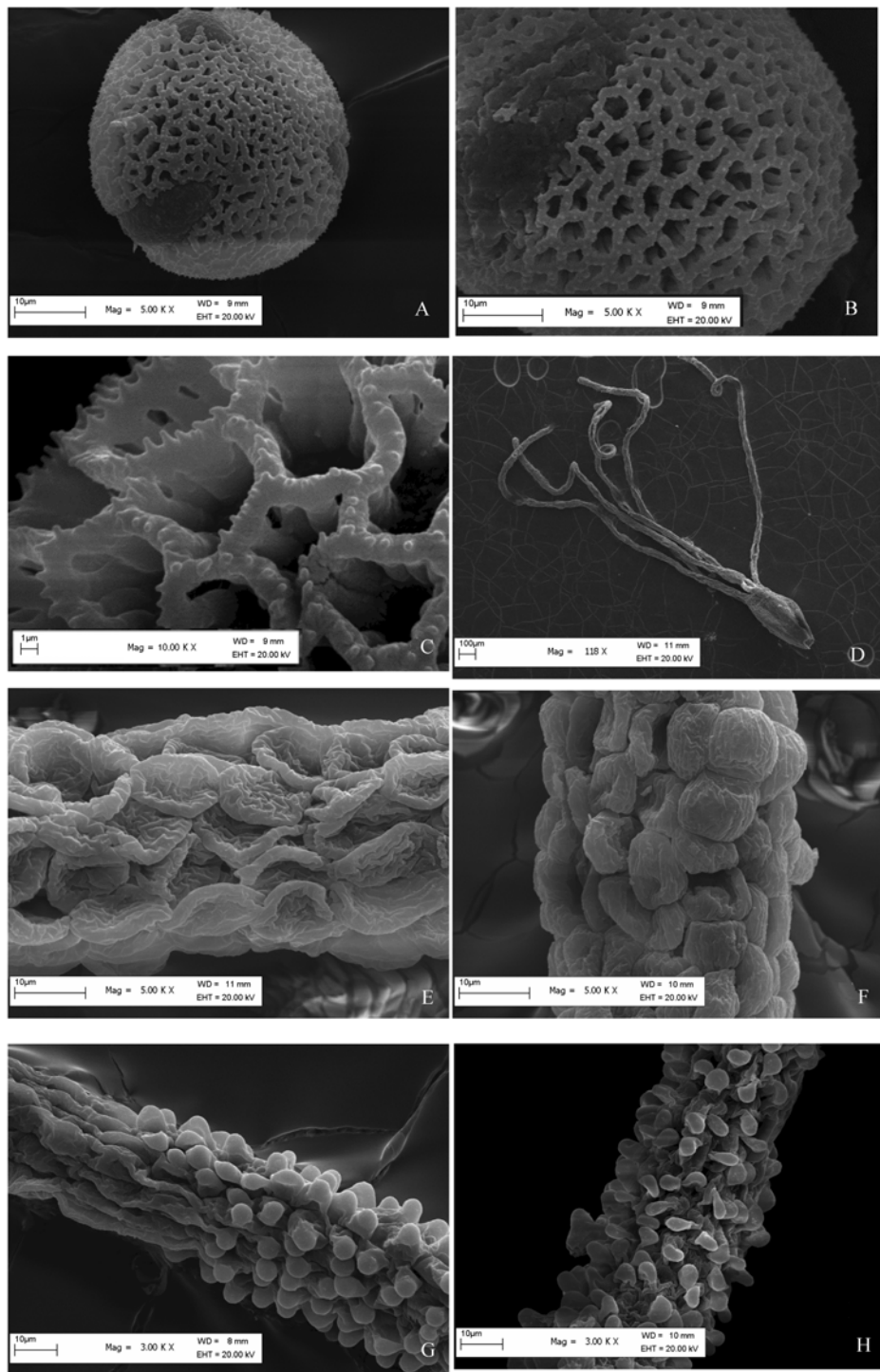


图1 耳叶补血草花粉、雌蕊及不同时期柱头形态的扫描电镜观察。(A) 花粉粒形态;(B)和(C) 花粉粒外壁纹饰;(D) 雌蕊形态;(E) 散粉前1-2 h的柱头形态;(F) 开始散粉后1-2 h的柱头形态;(G)开始散粉后3-4 h的柱头形态;散完粉后3-4 h的柱头形态。

Fig. 1 Scanning electron microscopy observation of the pollen, the pistil and the style morph at different pollen dispersal stages of *Limonium otolepis*. (A) Pollen grain; (B) and (C) Pollen exine mesh ornamentation; (D) Pistil; (E) The style morph of 1-2 h before pollen dispersal; (F) The style morph of 1-2 h after pollen dispersal; (G) The style morph of 3-4 h after pollen dispersal; (H) The style morph of 3-4 h after pollen dispersal end.

满; 而散完粉后3-4 h(图1H)柱头表皮细胞表现出明显的萎缩、塌陷、衰败迹象。从柱头表皮细胞的变化看, 散粉和柱头的可授期具有同步性。

2.3 传粉媒介

2.3.1 访花昆虫种类、访花行为与访花频率

通过对观测点访花昆虫的观察及鉴定, 发现拜访耳叶补血草的传粉者多为膜翅目和双翅目的昆虫。其中蜜蜂科和食蚜蝇科昆虫为主要传粉者, 主要有: 意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)、双斑切叶蜂(*Megachile leachella*)、端切叶蜂(*Megachile terminata*)、被毛隧蜂(*Halictus tectus*)和宽带食蚜蝇(*Metasyrpus latifasciatus*)。另外还有准蜂科、地蜂科、蜂虻科和寄蝇科的一些昆虫。

从昆虫访花行为看, 单独分布植株和密集分布植株的昆虫访花密度、频率没有显著差异。一般从早上8:00开始有昆虫出现, 主要访花昆虫为食蚜蝇, 9:00以后平均密度可达3-5只/m²(持续到11:00左右); 12:00-14:00, 随着蜜蜂、切叶蜂、隧蜂的数量增加, 访花昆虫的平均密度达5-7只/m²; 下午17:00以后访花昆虫数量逐步减少, 访花高峰期9:00-14:00。一天中被标记单花平均被访问2.7次, 但耳叶补血草的株丛较大(冠层直径约为50-70 cm), 昆虫在同一植株上停留时间较长, 同株异花授粉的现象比较严重。

2.3.2 风媒传粉

在耳叶补血草花丛正下方布设的载玻片上有花粉175.30±20.78粒(*n* = 10), 而距离株丛50 cm的载玻片上只有5.80±2.51粒(*n* = 10)。显然, 在无风情况下, 补血草借助风媒传播花粉的距离非常有限,

花粉只能在株丛内流动, 而无法在株丛间转移。

2.4 自然繁殖成功率统计及繁育系统检测

自然和人工授粉实验表明(表3), 去雄套袋处理耳叶补血草的结实率为0, 表明耳叶补血草不能进行孤雌生殖; 自花套袋的结实率为3.33±3.33%(*n* = 30); 人工异花授粉的结实率为20.00±7.43%(*n* = 30); 自然状态下的结实率最高为36.09±1.30%(*n* = 30)。从数据看人工异花授粉结实率低于自然状态下的结实率, 这可能与授粉次数有关(有些植物需要多次授粉才能结实), 也可能是操作的问题。

2.5 结实特性

从表4可以看出, 在花期不同阶段及花序不同位置开放的单花结实率明显不同。在初花期、盛花期、末花期开放的花结实率分别为34.98±18.6%、36.09±1.52%和25.78±3.29%, 初花期和盛花期都显著高于末花期。同一花序不同位置上单花结实率也表现出极显著差异, 其中花序基部第一位上的单花结实率为45.69±4.06%, 第二位上的单花结实率为3.31±1.46%。

表3 耳叶补血草繁育系统检测

Table 3 Experiments on breeding system detection of *Limonium otolepis*

处理 Treatments	结实率 Fruit sets (Mean±SE, <i>n</i> = 30, %)
自花授粉 Self-pollination	3.33±3.33 ^a
异花授粉 Cross-pollination	20.00±7.43 ^b
去雄+套袋 Emasculation+bagged	0 ^a
自然状态 Open pollination	36.09±1.30 ^c

纵栏中不同上标字母表示差异显著, *P*<0.05。Means in the column with different superscript letters are significantly different, *P*<0.05.

表4 耳叶补血草花期不同阶段及花序不同位置的结实情况

Table 4 Fruit sets of *Limonium otolepis* at different flowering stages and at different locations within inflorescences

		结实率(平均值+标准误) Fruit sets (Mean±SE, <i>n</i> = 50, %)
花期不同阶段的结实率 Fruit sets at different flowering stages	初花期 Early flowering	34.98±18.6 ^a
	盛花期 Peak blooming	36.09±1.52 ^a
	末花期 Late flowering	25.78± 3.29 ^b
花序不同位置的结实率 Fruit sets on different locations within inflorescences	第一位上的单花 The first flower from peduncular end viewed	45.69±4.06 ^A
	第二位上的单花 The second flower from peduncular end viewed	3.31±1.46 ^B

不同小写字母表示变量在0.05水平上存在差异, 不同大写字母表示变量在0.01水平上存在差异。

The small letters (a, b) indicate that the difference is significant at the 0.05 level, the capital letters (A, B) indicate that the difference is significant at the 0.01 level.

3 讨论

3.1 荒漠环境下开花式样和传粉模式的塑造

花是被子植物的繁殖器官,比其他类群的繁殖器官表现出更高的变异性。但是花各部分的功能往往相互联系在一起,某些性状还倾向于共同出现,产生特定的花和花序类型,代表着特殊的传粉和交配系统模式(张大勇, 2004)。

开花式样是植物的花在群体特征上的体现,主要通过吸引传粉者和散布花粉而影响植物的交配系统(Harder & Barrett, 1996; 唐璐璐和韩冰, 2007)。耳叶补血草花很小,尽管呈紫色、有蜜腺,但枝条细弱、丛生,单花期很短,从吸引传粉者的角度来讲,在单花构成上极不占优势。但是花的群体特征即开花式样在吸引传粉昆虫、适应干热环境等方面显示了充分的策略性:如大量单花都集中在早上1-2 h之内开放,开放后的单花几小时后就闭合。这不仅展示了花开放的群体效应,而且,表现出爆发式的开花、传粉方式。我们在观测点对单独分布的仅有少量花开放的植株(刚有单花开放,大概有100-200个单花)和有大量花开放的植株(几千个单花)做过短时间对比观测,在昆虫的访花高峰期,前者半小时内只有几只昆虫来访,而后者却有三十几只来访昆虫,这在一定程度上反映了耳叶补血草在吸引传粉者方面花展示方式的有效性。

相对于爆发式的开花、传粉方式,耳叶补血草单株的无限开花习性和单株间开花的不同步性,使得居群的花期很长。持续1个月左右的时间。干热、大风、沙尘天气、温度骤降或骤升等形成了荒漠环境极不稳定的生境。当地的果树、农作物等如果在花期遇到了干热风或沙尘天气,基本是颗粒无收。在这样的生境下,耳叶补血草通过保持单株开花的不同步性以延长居群的开花时间,避免了居群因集中开花而遇到灾害性天气的情况,具有分摊生殖风险的作用。

而在一天中采取爆发式开花与传粉模式,同样是应对突变或恶劣环境的一种适应。即使散粉期不遇到灾害天气,7月份也极其干热,2010年7月中旬对观测点的温度测定显示:早上8:00在20-23°C;10:00以后基本是30°C以上;14:00-16:00高达38-40°C(新疆有2 h时差,为一天中的最高温),对于在空中长时间暴露的花粉极为不利。因此,选择

在早晨温度较低的时间完成开花传粉过程,对躲避高温具有重要意义。如果遇到灾害性天气,这种快速完成开花、传粉过程也是一种防御机制。

3.2 花部特征与结实特性

从单花特征上看,耳叶补血草花柱5枚,花粉粒偏小(直径约35 μm),胚珠1枚,大量单花集中开放和散粉,表现出风媒传粉的部分特征;但同时具有蜜腺和花蜜,花粉外壁有明显网状纹饰,又表现出虫媒传粉的花部特征。从单花花粉量看(751.90 \pm 18.52, $n = 30$),相对于风媒花高达几万、十几万的花粉量(魏岩等, 2005; 张玉娜等, 2009),该物种并不适合风媒传粉,但是大量的单花同时开放又弥补了花粉量少的问题。在观测点的风媒检测试验中,因为碰上了无风天气,花粉的传播距离很短,但这并不能排除风媒的作用。在一些风媒传粉的植物中也会碰到无风时传粉距离很短的现象(魏岩等, 2005)。耳叶补血草是否兼具有风媒传粉作用有待于进一步验证。

从耳叶补血草的结实特性看,资源限制对其结实率有着重要影响。耳叶补血草在6月份进入初花期,在该地区昆虫的大量活动集中在5月底或6月初,所以花期和昆虫的活动期较吻合,植株又处于旺盛的生长阶段,所以初花期和盛花期结实率一致。而末花期情况则不同,从观测点看,此时较大的株丛已出现衰退迹象,再加上耳叶补血草还具有明显的边开花边结实现象,花、果之间的资源竞争非常突出。本研究结果显示,从花序基部算起第一个位置上的花芽都能良好发育,而第二个位置上只有77.6%的花芽可发育成完整的单花。从资源分配角度讲,生殖生长的资源限制、花果之间的资源竞争是导致耳叶补血草结实率低的重要原因之一。考虑到自花粉滞留的问题,耳叶补血草的繁殖成功率应该受资源和自花授粉(包括同株异花授粉)双重选择的影响。

致谢:感谢中国农业大学徐环李教授帮助鉴定传粉昆虫;感谢两位匿名审稿人对初稿提出的宝贵意见和建议。

参考文献

- Armbruster WS (2001) Evolution of floral form: electrostatic forces, pollination, and adaptive compromise. *New Phytologist*, **152**, 181-183.

- Brown KA (2002) Compromise on floral traits. *Science*, **298**, 45–46.
- Cruden RW (1977) Pollen–ovule ratios: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution*, **31**, 32–46.
- Harder LD, Barrett SCH (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 140–190. Chapman & Hall, New York.
- Herrera CM (1996a) Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology*, **76**, 218–228.
- Herrera CM (1996b) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 65–87. Chapman & Hall, New York.
- 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)
- Huang SQ (黄双全) (2007) Studies on plant–pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 569–575. (in Chinese with English abstract)
- Spira TP, Snow AA, Whigham DF (1992) Flower visitation, pollen deposition and pollen-tube competition in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, **79**, 428–433.
- Tang LL (唐璐璐), Han B (韩冰) (2007) Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 680–686. (in Chinese with English abstract)
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- Waser NM, Ollerton J (2006) *Plant–Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wei Y (魏岩), Yin LK (尹林克), Yan C (严成) (2005) Study on the flowering and pollination characteristics of *Haloxylon persicum*. *Arid Zone Research* (干旱区研究), **22**, 85–89. (in Chinese with English abstract)
- Yang CF (杨春锋), Guo YH (郭友好) (2005) Floral evolution: beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **50**, 2575–2582. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇) (2004) *Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang YN (张玉娜), Sun K (孙坤), Zhang H (张辉), Su X (苏雪), Wen JB (温江波) (2009) Characteristics of wind pollination in a natural population of *Hippophae neurocarpa* S. W. Liu et T. N. He (Elaeagnaceae). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29**, 508–514. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣)