生态学杂志 Chinese Journal of Ecology 2012,31(9):2217-2224

片断化生境中滇桐传粉生物学和繁育系统*

高则睿[1] 张长芹[2**] 韩智强[1] 李 忠[1] 魏 杰[1] 施红林[1]
([1]云南烟草科学研究院,昆明 650106; [2]中国科学院昆明植物研究所,昆明 650201)

摘 要 通过野外观察和人工授粉试验方法,对云南省文山州西畴县法斗分布区片断化生境中濒危植物滇桐(*Craigia yunnanensis*)的传粉生物学特征和繁育系统进行研究。结果表明:滇桐每个聚伞花序有2~9朵两性花,单花花期为3~4 d,单花雌雄蕊在时空上有一定的隔离;杂交指数(OCI)>4,花粉-胚珠比(P/O)为1381±53;有效传粉昆虫为大头丽蝇(*Chrysomyia megacephala*);同株异花授粉结实率低;滇桐的繁育系统属于异交为主,部分自交亲和,传粉过程需要传粉者;自然状态下滇桐的座果率(56.67%±3.85%)和结籽率(6.26%±0.75%)均较低,而异株异花授粉均可显著提高座果率及结籽率($P<0.01$),这与当前片断化生境中传粉昆虫少、效率低下等有关,表明生境片断化正在影响滇桐植株的早期生殖成功。

关键词 滇桐;花部特征;传粉昆虫;繁育系统;致濒因子
中图分类号 Q945.5 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)9-2217-08

Pollination biology and breeding system of *Craigia yunnanensis* in fragmented habitat.

GAO Ze-rui[1], ZHANG Chang-qin[2**], HAN Zhi-qiang[1], LI Zhong[1], WEI Jie[1], SHI Hong-lin[1]
([1]*Yunnan Academy of Tobacco Science, Kunming* 650106, *China*; [2]*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650204, *China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(9): 2217-2224.

Abstract: By the methods of field observation and artificial pollination, this paper studied the characteristics of pollination biology and breeding system of endangered species *Craigia yunnanensis* in the fragmented habitats of Fadou distribution area, Xichou County of Yunnan Province, Southwest China. Each cyme of the *C. yunnanensis* had 2-9 hermaphroditic flowers, and the lifespan of a single hermaphroditic flower was approximately 3-4 days. There existed certain temporal isolation (dichogamy) and spatial isolation (herkogamy) between the pistils and stamens of each hermaphroditic flower. The outcrossing index (OCI) was >4, and the ratio of pollen to ovule (P/O) was 1381±53. The most frequent and effective pollinator was *Chrysomyia megacephala*. The fruiting rate of geitonogamous pollination was rather low, and thus, the breeding system of *C. yunnanensis* was mainly belonged to outcrossing, with partial self-compatibility, and the pollinator insects were essential. Both the fruit-setting ratio and the seed-bearing ratio under natural conditions were low as 56.67%±3.85% and 6.26%±0.75%, respectively, whereas artificial xenogamous pollination could significantly promote the fruit-setting and seed-bearing ratios ($P<0.01$). In the fragmented habitats, the pollinators were lesser, and the pollination efficiency was lower, suggesting that habitat fragmentation affected the early stage reproduction process of *C. yunnanensis* plants.

Key words: *Craigia yunnanensis*; floral traits; pollination insects; breeding system; endangering cause.

* 云南中烟工业有限责任公司"云南特色天然烟用香原料开发及其应用项目"(2009FL01)和云南省地方科技攻关项目(2009DD001)资助。
**通讯作者 E-mail: gaozerui@mail.kib.ac.cn
收稿日期:2012-02-12 接受日期:2012-05-28

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

植物的繁育系统是指直接影响其后代遗传组成的所有有性特征(Wyatt,1983),主要包括花综合特征、花各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统,它们结合传粉者和传粉行为是影响生殖后代遗传组成和适合度的主要因素(何亚平和刘健全,2003)。然而,生境破坏和片断化会影响植物种群繁育系统,造成物种的繁殖成功率降低和近交程度的增强(陈小勇,2000)。

生境片断化对植物生殖的一个重要影响是会导致传粉失败(González-Varo *et al.*,2009)。自然生境的破坏和片断化引起植物种群变小、种群密度降低,使植物种群易遭受花粉限制而降低其繁殖成功率(Burd,1994; Aguilar *et al.*,2006)。通常,片断化生境中的植物遭受的花粉限制可能是由于花粉数量和/或花粉质量的降低导致的(Knight *et al.*,2005; Aizen & Harder,2007)。其次,自然生境的破坏和片断化不仅减少了传粉者的数量和种类(González-Varo *et al.*,2009),还改变了传粉者的觅食行为并限制了传粉者在斑块间的活动(Franceschinelli & Bawa,2000; Aguirre & Dirzo,2008; Kolb,2008)。这使得片断化生境中的植株接受更少的昆虫访花频率,获得较少的花粉量或更低质量的花粉,遭受花粉限制而降低其繁殖成功率(Cunningham,2000; Kolb,2005; Aizen & Harder,2007; Hirayama *et al.*,2007),最终影响残留小种群的生存力,增加了局部灭绝的风险(Lennartsson,2002)。因此,了解片断化生境中濒危植物的开花生物学特征、传粉过程,繁育系统及生殖情况,可为评估物种的受胁迫程度及制订相应的保护和管理策略提供重要依据(张金菊等,2008; Kolb,2008; 罗晓莹等,2011)。

椴树科(Tiliaceae)滇桐属(*Craigia*)是一古老的第三纪孑遗属(Kvaček *et al.*,2002),该属植物在第三纪时曾经广泛分布于北美西部、欧洲和亚洲。然而,目前该属植物仅分布于中国南部和越南北部(Kvaček *et al.*,2002; Tang *et al.*,2007)。滇桐属现存仅有滇桐(*C. yunnanensis* W. W. Smith & W. E. Evans)和桂滇桐(*C. kwangsiensis* Hsue)两个种(Tang *et al.*,2007)。其中,桂滇桐仅在1957年于广西田林县海拔1400 m处发现过,且只记录过一个分布点(徐祥浩,1975),至今再没发现过野生植株。由于种群极小,受威胁严重,桂滇桐被列为极危种(汪松和解焱,2004)。作为滇桐属这一寡种属的主要树种之一及模式种,现存的滇桐种群是研究滇桐属系统演化的关键类群,科学研究价值高。然而,滇桐分布区域狭窄,种群稀少,由于植被不断受到破坏,生存受到威胁,已被列为濒危种(汪松和解焱,2004)。

通过2005—2007年的资源调查,仅在云南省的东南部文山地区和西南部德宏地区找到6个野生滇桐种群,自然生境已严重片断化(Gao *et al.*,2010)。成熟植株多零星分布于残存的生境斑块中,分散的植株导致基因交流困难,生存力下降。然而,有关该属植物野生种群有性繁殖方面的研究(如传粉过程和繁育系统等)尚未见报道。本研究以滇桐为材料开展传粉生物学研究,旨在了解该物种的开花生物学特征和繁育系统,探讨生境片断化对滇桐传粉过程和生殖成功的影响,为该种的有效保护提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究对象和研究地点

滇桐为落叶乔木,高可达25~30 m;叶纸质,卵形;每年8—9月开花,花两性,无花瓣,萼片5,具10枚花瓣状退化雄蕊,成对而生,可育雄蕊20枚,分成5组,每2枚退化雄蕊合抱4枚可育雄蕊,可育雄蕊花丝短,部份贴生于内轮退化雄蕊基部;果实于11—12月成熟,带翅的蒴果。

野外传粉生物学实验选择在云南省文山州西畴县法斗乡分布的滇桐野生种群中进行(23°22.409′N,104°46.593′E,海拔1339 m)。试验地属亚热带季风气候,干湿季节明显,年平均气温为16.4℃,年均降水量1204.2 mm,其中85%的年降水量集中在5—10月,11月—翌年4月干旱少雨,地带性植被为亚热带季风常绿阔叶林(龚洵等,2006; Gao *et al.*,2010)。对该分布区的滇桐种群结构调查表明,由于毁林开荒种植草果等经济作物,滇桐栖息地被严重破坏,种群正在迅速减小,开花结实植株仅有89株,主要出现在一些隔离的小斑块甚至是农田边缘;种群年龄结构和径级结构呈不连续状,50年以上的中老龄个体数量相对较多,种群结构呈现衰退的趋势;石灰岩山地阳坡下部、山脚和山谷,立地条件较差,土层厚度20~60 cm,土壤以石灰土、黄棕壤为主,pH值6~7.5;主要伴生树种为西畴青冈(*Cyclobalanopsis sichourensis*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、滇石栎(*Lithocarpus dealbatus*)、木荷(*Schima superba*)和朝天罐(*Osbeckia crinita*)(Gao

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

et al. ,2010) 。

1.2 开花生物学特征观察

1.2.1 开花动态及形态特征的观测 2007 年 8 月随机选取了 3 棵植株上的 50 个尚未开放的花序,挂牌标记,记录每个花序上的所有开花数目及花序的花期。由于滇桐是冠层树种,观察难度较大,故在这 50 个花序中,随机选取了即将开放的 30 朵花蕾,挂牌后连续数天定位观察,记录花朵开放、花粉散出、柱头伸长、花蜜与气味有无及开始出现和持续的时间,直至花萼脱落。

1.2.2 杂交指数(out crossing index,OCI) **的估算** 自然条件下随机摘取当天开放的花 30 朵,主要测量花朵直径、花药长、花柱长,以及花柱比花药长; 同时按照 Dafni(1992) 的方法,对花朵大小和开花行为进行测量,计算杂交指数 OCI(out-crossing index) 值并判断繁育系统类型。

1.2.3 花粉-胚珠比(pollen-ovule ratio,P/O) 2006 年 8 月随机选取刚开放而花药尚未开裂的花 30 朵,用 FAA 固定后带回实验室。在室内统计固定花的雌蕊数目后,用解剖针划破全部花药,花粉用水配成 5 mL 悬浮液,充分震荡混匀后,用吸管吸取 0.5 mL 的悬浮液于载玻片上。每朵花重复 6 次,在显微镜下观察并统计花粉数。用解剖针解剖子房,在解剖镜下记录胚珠数目。每朵花的 P/O 比用该花的花粉总量除以胚珠数目得到。依据 Cruden(1977) 的标准评判滇桐的繁育系统类型。

1.2.4 花粉活力检测和柱头可授性检测 花粉活力测定采用离体培养法: 首先在 0.5%、1%、2.5%、5%、7.5% 和 10% 的蔗糖溶液(10 mL 各浓度的蔗糖溶液中加入 0.5 mL 0.01% 的硼酸溶液) 中做滇桐花粉的萌发对比实验,确定体外萌发的适宜条件(25 ~30 ℃,1% 的蔗糖溶液,黑暗培养 4 h) 。在此条件下做花粉萌发实验。

标记开花时间不同的花朵,测定散粉后不同时间的花粉活力。每时期取来自不同植株的 3 朵花,每朵花做 2 个片,每个片统计 3 个视野范围内的萌发花粉的数目,用花粉的萌发率评估花粉的活力。

柱头可授性用联苯胺-过氧化氢法测定(Dafni,1992) 。具体方法为: 在盛花期,每天中午采开花后不同时间的花朵,将其柱头浸入含有联苯胺-过氧化氢反应液(1% 联苯胺: 3% 过氧化氢: 水 = 4: 11: 22,体积比) 的凹面载片中。若柱头具有可授性,则柱头表现过氧化物酶活性,使周围的反应液呈现蓝色并伴有大量气泡出现。反之,则无。每时期取来自不同植株的 20 朵花的柱头,每朵花的柱头重复检验 3 次,根据气泡数的多少确定其柱头可授性的强弱。同时观察柱头的形态及分泌粘液的情况。

1.3 访花者种类、行为和频率的观察

访花昆虫的观察和记录分别在 2006 年和 2007 年的滇桐盛花期进行,观察记录昆虫的访花行为,尤其注意访花昆虫是否触及花药和柱头。捕捉访花昆虫,毒瓶杀死,阴干后制成标本带回实验室鉴定,同时显微镜下检测其是否携带花粉。

在 2007 年 8—9 月对访花昆虫的行为和频率进行观察记录。由于滇桐树体高大,其分布区地形复杂,选取盛花期植株 3 株,每天随机选择 20 朵盛开的花观察(王立龙等,2005) 。分别在晴天(9 月 2—4 日,温度为 19.1 ~28.5 ℃) 和阴天(8 月 27—29 日,温度为 17.9 ~24.6 ℃) 这 2 种天气条件下,各连续观察 3 d。从 8:00 到 18:00 连续观察,记录访花昆虫类别和访花频率。昆虫的访花频率用单花每小时的访问次数表示,取不同时间段的访花频率的平均数得到平均访花频率。

1.4 套袋实验

由于滇桐树体高大,同时,考虑到滇桐的实际分布情况及分布区的复杂地形,2007 年 8 月在研究地点选取了 3 株开花植株,每植株上分别设置了如下六个处理进行实验: 1) 自然对照,不作任何处理,挂牌直至果实成熟,检测自然条件下的结实率; 2) 开花前套袋,不去雄,检验是否存在自花授粉; 3) 同株异花授粉: 去雄后套袋,用同株处于盛花期的不同花授粉,检测自交亲和性; 4) 异株异花授粉: 去雄后套袋,用不同植株(至少相距 100 m 以上) 上处于盛花期的花粉进行授粉,检测结实率; 5) 去雄后套袋,不授粉,检测是否存在无融合生殖; 6) 去雄后套网,检测风媒传粉效果(陈香等,2008) 。其中,每株每个处理 30 朵花,每个处理合计共 90 朵花。

2007 年 12 月底在种子成熟而果实未裂开时采收种子,按植株分别采集 6 个处理的到果实,放在纸袋内让果实自然裂开,室内统计每个处理的结实率(结实率 = 果实数/花数 ×100%) 和每个处理下平均每个果实的结籽率(结籽率 = 饱满种子数/总胚珠数 ×100%) (肖宜安等,2004; 张金菊等,2008) 。

1.5 统计分析

采用 SPSS 软件(SPSS 15.0,SPSS Inc.) 中的

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

one-way ANOVA 分析人工控制授粉实验中自然状况，人工同株异花授粉和异株异花授粉 3 个处理间的结实率、每果平均结籽率，以及主要传粉昆虫在不同时间段访花频率的差异。方差分析之前，对所有数据进行正态分布检验和方差齐性检验，结实率和每果平均结籽率等百分率数据进行反正弦转换以满足方差分析中对数据的要求(Zar，1996)。

2 结果与分析

2.1 开花生物学特征

2.1.1 开花物候、单花花期和花部形态特征 在法斗的观察表明，滇桐的花期主要从 8 月中旬至 9 月下旬，单个成年植株在盛花期可着生数千朵以上的花。聚伞花序腋生，每个花序可开 2～9 朵。在盛花期(9 月，平均温度 19.1 ℃，平均降水量 125.2 mm，光照时间 13 h)，一个花序能持续 5～14 d。

滇桐的单花花期为 3～4 d，依据开花进程单花发育过程可分为 5 个时期(图 1)：1) 花蕾期(开花前 1 天)：花蕾成椭圆形，去花萼镜检，柱头呈浅绿色不裂，上无花粉；各组可育雄蕊均紧包于 2 枚退化雄蕊中，花药未开裂。2) 始花期(持续 1 d)：花萼片逐步张开呈钟形，柱头浅绿色，镜检，柱头未裂无粘液；各组可育雄蕊仍包于 2 枚退化雄蕊中，但随着退化雄蕊的展开远离柱头，靠近外面的少数花药开始开裂并散出少量花粉，颜色为浅黄色。3) 盛开期(持续 1～2 d)：花萼完全展开并分泌花蜜，柱头白色有粘液，开始 5 裂并逐渐外翻，花药均裂开并开始散粉，花药呈黄色，但花药通常散落在 2 枚退化雄蕊合抱的花瓣状包片中。4) 末花期(持续 1 d)：柱头深黄色仍有粘液，深度 5 裂并全部外翻，在每 2 枚退化雄蕊中合抱的 4 枚可育雄蕊中，最早开裂的花药已枯萎，颜色呈深黄色。5) 凋谢期：花药全部萎焉并随同其外退化雄蕊包片一起脱落，柱头开始枯萎，花萼片也开始从花托上脱落。

2.1.2 杂交指数的估算 根据 Dafni 的标准，滇桐花朵平均直径为(2.37 ±0.04) cm，记为 3；花为两性花，花药散粉初期雌蕊尚未成熟，记为 1；雌雄蕊空间分离，开花时每4枚可育雄蕊均包于2枚花瓣状

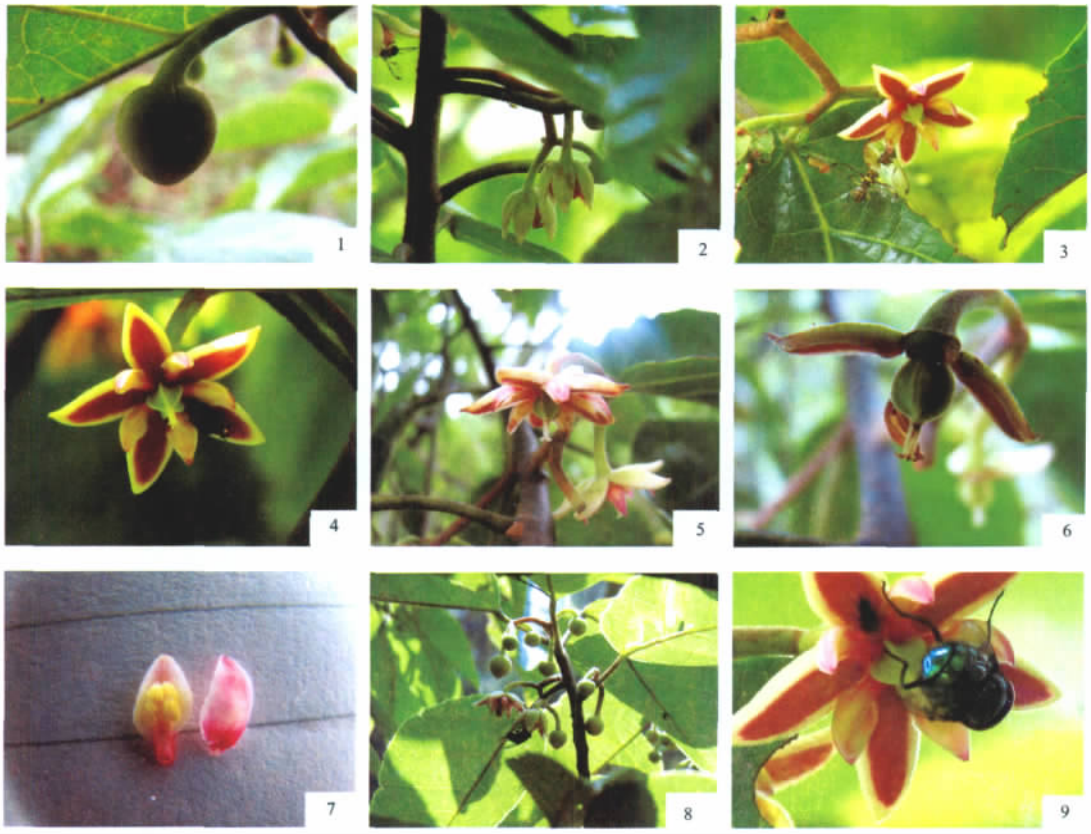

图 1 滇桐的单花发育过程及其主要访花昆虫

Fig. 1 Flowering process and main pollinator of *Craigia yunnanensis*

1，花蕾期；2，初开期；3、4，盛开期；5，末花期；6，凋谢期；7，包于 2 枚退化雄蕊中的 4 枚可育雄蕊；8、9，主要传粉昆虫大头丽蝇(*Chrysomyia megacephala*)。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

退化的雄蕊中，且柱头高于花药，记为 1，由此得出滇桐的杂交指数(*OCI*) >4。根据 Dafni 提出的标准，初步评定其繁育系统为异交、部分自交亲和、需要传粉者。

2.1.3 花粉-胚珠比(P/O) 滇桐单花平均花粉数为 40720 ±1586，胚珠数为 29.53 ±0.34，计算的平均花粉-胚珠比(P/O)为 1381 ±53.29。依据 Cruden (1977)的标准，该物种的繁育系统属于兼性异交类型。

2.1.4 花粉活力、柱头可授性及柱头的形态特征 花粉活力检测表明，滇桐花粉散出后其活力逐渐升高，散粉后 8 ~12 h 花粉活力即达到 85% 以上(表 1)。此后花粉活力逐渐下降，至散粉后 48 h，花粉活力降至 5.67%。滇桐的花粉活力在散粉后 4 ~24 h 均在 50% 以上，最高可达 91% 以上。

柱头可授性实验表明，滇桐单花在开花后 24 h 内(散粉前期和初期)，柱头呈浅绿色未裂，无黏液分泌，不具可授性; 24 ~36 h(散粉盛期)，柱头呈乳白色，开始 5 裂并分泌大量黏液，同时柱头在联苯胺-过氧化氢溶液中产生大量气泡，说明柱头具有强的过氧化物酶活性，并具有明显的过氧化物酶活性。开花后 48 h(散粉末期)，柱头呈白色深 5 裂且仍分泌大量黏液，柱头在联苯胺-过氧化氢溶液中仍能产生大量气泡，表现出明显的过氧化物酶活性。60 h 后，柱头呈黄褐色，柱头深 5 裂伞状且有黏液分泌，柱头在联苯胺-过氧化氢溶液中产生少量气泡，其过氧化物酶活性减弱; 72 h 后，柱头变成褐色且黏液分泌减少，柱头在联苯胺-过氧化氢溶液中产生非常少量的气泡，过氧化物酶活性较弱; 84 h 后，随着花萼的枯萎，柱头变成深褐色，黏液分泌基本停止，柱头在联苯胺-过氧化氢溶液中无气泡产生，完全检测不到过氧化物酶活性(表 2)。

表 1 滇桐的花粉活力检测

Table 1 Pollen viability of *Craigia yunnanensis*

散粉后时间(h)	花粉活力(%)
1	19.09 ±0.02)
2	39.51 ±0.03
4	50.31 ±0.02
8	85.26 ±0.01
12	91.39 ±0.01
24	62.73 ±0.02
36	13.99 ±0.01
48	5.67 ±0.01

平均值 ±标准误。

表 2 滇桐柱头可授性，黏液分泌情况及其形态特征

Table 2 Stigma receptivity, mucus secretion and its morphology of *Craigia yunnanensis*

开花后时间(h)	柱头可授性[1)]	分泌黏液[2)]	柱头形状	柱头颜色
1	-	-	柱头未裂	浅绿色
12	-	-	柱头未裂	浅绿色
24	+ / -	+ / -	柱头微 5 裂	浅黄色
36	+ +	+ +	柱头浅 5 裂	乳白色
48	+ +	+ +	柱头深 5 裂	黄色
60	+	+	柱头深 5 裂，伞状	黄褐色
72	+ / -	+ / -	柱头深 5 裂，伞状	褐色
84	-	-	枯萎	深褐色

1) + 具可授性; + / - 部分具可授性; + + 具强可授性; - 不具可授性。2) - 无黏液分泌; + 柱头分泌黏液; + + 有大量黏液分泌; + / - 有很少黏液分泌。

2.2 主要传粉昆虫及其行为

在法斗的野外实验中，共捕捉到滇桐的访花昆虫 21 种，包括蝇类、蜂类和甲虫类。其中，活动最频繁的主要是蝇类中的大头丽蝇(*Chrysomyia megacephala*)。蜂类中主要是黄脚虎头蜂(*Vespa velutina*)，但它只是偶尔访问滇桐的花，不是主要的传粉昆虫。

在连续 2 年的野外实验中，大头丽蝇(*Chrysomyia megacephala*)不仅访花频率高，而且镜检发现其口器、胸部、腹部和腿部均携带有花粉，观察发现其能将携带的花粉带到柱头的表面，是滇桐最主要的传粉昆虫(图 1)。大头绿蝇主要吸取花萼片上的花蜜，不仅在一朵花上停留较长时间来回吸取花蜜，有时也在同时开放多朵花的一个花序上面来回飞行，口器几乎舐遍每朵花(吸取花蜜)，而且常常访问同一植株上的多个花序。单花花期调查发现，滇桐在散粉后，其花粉通常包于花瓣状退化的雄蕊中。大头丽蝇吸蜜的时候在花萼上面来回爬行，尤其是在吸取子房基部蜜腺分泌的花蜜时，不断触动这 2 枚花瓣状退化的雄蕊，进而将其中的花粉散出并接触到花粉，成为花粉携带者，当它到其他花朵上访花的时候，身体腹面与侧面都能接触柱头，从而完成传粉过程。

在晴天，大头丽蝇是最主要的传粉昆虫，平均访花频率为(3.00 ±0.35)次·h^{-1}，不同时间段的访花频率差别很大(ANOVA，$F_{10,22}$ = 5.362，P < 0.01)，最高访花频率在 14:00—15:00 这一时间段(图 2)。在阴天，大头丽蝇依然是最主要的访花昆虫，平均访花率为(0.49 ±0.06)次·h^{-1}，不同时间段的访花频率差别也很大(ANOVA，$F_{10,22}$ = 9.886，P < 0.01)，最高访花频率在 12:00—13:00(图 2)。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

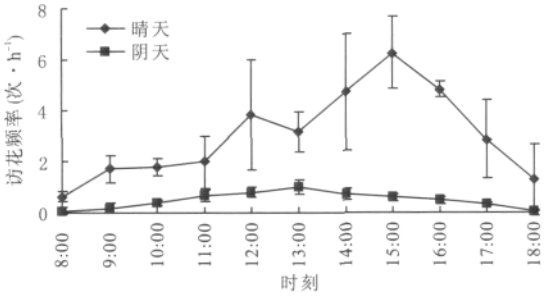

图2 滇桐主要传粉昆虫大头丽蝇(*Chrysomyia megacephala*)的访花频率

Fig. 2 Visiting frequency of main pollinator *Chrysomyia megacephala* (in both fine and cloudy day) on flowers of *Craigia yunnanensis* in Fadou

2.3 控制授粉实验

经过套袋和人工授粉实验后表明:在自然状况下,滇桐的结实率为56.67% ±3.85%,单个果实的平均结籽率为6.26% ±0.75%;开花前套袋,不去雄,隔离传粉昆虫的结实率为0,表明滇桐的生殖需要传粉者;人工同株异花授粉可以结实,但结实率仅为33.33% ±1.93%,单个果实的平均结籽率为5.98% ±0.44%;人工异株异花授粉结实率可达78.89% ±2.22%,单个果实的平均结籽率为30.73% ±0.67%;去雄后套袋,不授粉处理的的结果率为0,表明滇桐不存在无融合生殖现象;去雄套网的结实率为0,表明滇桐风媒授粉的几率较小(表3)。

其中,在自然状况、人工同株异花授粉和人工异株异花授3种处理下得到的结实率和每个果实的平均结籽率均有显著差异(ANOVA,结实率:$F_{2,6}$ = 63.560,P < 0.01;每个果实的平均结籽率:$F_{2,6}$ = 308.852,P < 0.01)。相对于自然状况和人工同株异花授粉处理,人工异株异花授粉处理不仅可以显著提高结实率,还可以显著提高每个果实的平均结籽率。

表3 不同人工授粉方式下滇桐的座果率和结籽率

Table 3 Mean fruit set and seed set of *Craigia yunnanensis* under different treatments

处理	座果率(%)	结籽率(%)
自然对照	56.67 ±3.85	6.26 ±0.75
不去雄套袋	0	0
去雄,套袋,人工授同株异花花粉	33.33 ±1.93	5.98 ±0.44
去雄,套袋,人工授异株花粉	78.89 ±2.22	30.73 ±0.67
去雄,套袋,不授粉	0	0
去雄,套网袋	0	0

平均值±标准误。

3 讨 论

3.1 滇桐花的生物学特征与繁育系统

对植物花部结构和繁育系统的了解是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究所需的基本背景知识(王崇云和党常林,1999)。从滇桐的单花生物学特征来看,花在开放的整个过程中各组可育雄蕊均包于2枚退化雄蕊中,花药开裂后,花粉散落于2枚退化雄蕊中,这不利于自花花粉散落于柱头上。同时,滇桐在单花水平上为雌雄异熟,表现为花药刚散粉时,雌蕊柱头还未成熟,不具可授性。因此,滇桐的花部综合特征促进异交,雌雄蕊在时空上有一定的隔离,避免了单花的自交。套袋隔离传粉昆虫的实验(座果率为0)也证实了此结论。

然而,在单株水平上,滇桐植株在盛花期可同时存在大量发育时期不同的花。同时,滇桐的一个花序能持续开4~5 d。对滇桐的访花昆虫观察表明,其主要的传粉昆虫大头绿蝇会在一个花序或同一个植株上访问多朵花,故滇桐不可避免地会发生自花或同株异花传粉。根据Dafni(1992)的标准得到的滇桐杂交指数(*OCI*) >4,表明两性花植物滇桐的繁育系统属于异交,部分自交亲和,需要传粉者。按照Cruden(1977)花粉-胚珠比(P/O)标准划分,滇桐的繁育系统属于兼性异交类型。套袋实验进一步表明,传粉昆虫是滇桐完成生殖过程所必需的。同时,滇桐不存在无融合生殖。与自然状况相比较,人工同株异花授粉的结实率和结籽率最低,而人工异株异花授粉的结实率和平均每个果实的结籽率最高。由此可以推断,滇桐的繁育系统属于异交类型,需要传粉者,该物种存在部分自交亲和性。

对滇桐的花部综合研究还表明,滇桐的单花在开放的整个过程中,各组可育雄蕊均包于2枚退化雄蕊中,这在避免两性冲突方面具有重要作用,因为它们并没有完全避免株内自交,但这还需要进行更多的实验来证明。

3.2 片断化生境中影响滇桐生殖成功的因素

在自然状况下,判断有性生殖成功与否的一个重要标准是结籽率的高低(奇文清等,1998)。当前,滇桐在自然条件下的结实率虽然超过了50%,但是结籽率较较低(6.19%),说明法斗分布的滇桐植株有性生殖能力低下。鉴于法斗分布区中的滇桐自然生境已严重片断化,种群正在急剧减小中,许多原因可以导致该种群生殖能力的下降。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

生境片断化对植物种的传粉和繁殖成功率的影响是普遍的(Aguilar *et al.*,2006; 李俊兰等,2011),会造成物种生殖的传粉限制和近交程度的增强(何亚平和刘健全,2003)。本研究表明,滇桐在残存生境中的传粉昆虫种类有限且传粉效率不高。在法斗分布区滇桐植株的主要有效传粉昆虫是大头丽蝇。虽然大头丽蝇在晴天的访花频率是比较高的,但是相对于其他传粉昆虫,蝇类自身的生理结构(口器较短、身体上缺少大量体毛等便于携带花粉的结构)和行为习性(飞行距离短、喜欢来回飞)导致其传粉能力较低(Larson *et al.*,2001; 李永泉等,2007)。套袋实验也表明,相对于自然状况,人工异株异花授粉可以显著地提高滇桐的座果率和结籽率(表3)。其次,法斗分布区中滇桐开花植株数量少且呈散生状,密度不高,这会影响种群内植株个体接受外来有效花粉的数量及质量,从而影响个体的结实率。通常,在同一植株上大量的花同时盛开将导致传粉者在一个植株内访花频率的增加,这将不可避免地增加同株异花授粉的发生(Hirayama *et al.*,2007; 张金菊等,2008)。套袋实验表明滇桐具有一定的自交亲和性。访花昆虫的观察表明,法斗种群中滇桐主要访花昆虫(大头丽蝇)的访花特点是习惯于在同株的不同花间移动。因此,尽管滇桐在单花水平上可以避免自交,但由于滇桐这一昆虫传粉的乔木在盛花期可同时存在大量发育时期不同的花,这将有可能增加同株异花授粉而发生自交,使得成熟植株自身产生的花粉量在其接触的花粉总量中所占比率可能会较高,加上开花植株数少,也容易发生近交,降低了成熟植株接受到的花粉质量,因此也可能会由于近交及近交衰退导致滇桐个体生殖成功率的下降。因此,传粉限制(传粉昆虫,花粉数量/质量)及近交可能是导致当前片断化生境中滇桐植株座果率和结籽率不高的一个重要原因。此外,当前较低的结籽率,尤其是种群内异株异花得到的结籽率仍未超过50%,可能还与植物生殖发育的其他过程,如大小孢子发生,雌雄配子体发育等有关系。

对法斗分布区的滇桐种群结构调查中也发现,在生长季其更新层中发现了大量的幼苗,这表明短期内滇桐不存在严重的生殖障碍(Gao *et al.*,2010)。当前,即使在种子结籽率很低的情况下,滇桐较大的单株开花量保证了一定数量的果实和种子产量。滇桐在自然状态下的座果率,尤其是每个果实的结籽率不高,表明生境片断化和种群的减小正在对植株的一些早期生殖特征产生影响了。套袋实验(同株异花授粉)表明滇桐具有一定的自交亲和性。在当前种群急剧减小和隔离加大,自然生境严重片断化的情况下,一定程度的自交亲和对滇桐可能是有益处的,如实现生殖保障等。然而,自交(同株异花授粉)得到的座果率和结籽率明显比异交(异株异花授粉)低,这是否会对后代的适合度有影响尚需进一步研究。同时,有必要从分子水平上对滇桐的交配系统进行研究。

致谢 感谢云南大学生命科学院王丽珍教授对传粉昆虫进行种类鉴定,感谢两位审稿人和编辑部的中肯意见和建议,感谢西南林业大学赵林森教授对文章摘要的认真修订。

参考文献

陈 香,胡雪华,肖宜安,等. 2008. 紫茉莉的花部综合特征与繁育系统. 生态学杂志,**27**(10): 1653 – 1658.

陈小勇. 2000. 生境片断化对植物种群遗传结构的影响及植物遗传多样性保护. 生态学报,**20**(5): 884 – 892.

龚 洵,张启泰,陶国达,等. 2006. 中国云南珍稀濒危植物. 昆明: 云南科技出版社.

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

李俊兰,潘 斌,格日勒,等. 2011. 濒危植物柄扁桃的传粉者及其访花行为. 生态学杂志,**30**(7): 1370 – 1374.

李永泉,罗中莱,张奠湘. 2007. 叶下珠科花粉组织化学、花粉数和胚珠数及其与传粉者关系的研究. 生物多样性,**15**(6): 645 – 651.

罗晓莹,唐光大,莫罗坚,等. 2011. 杜鹃红山茶的传粉生物学. 生态学杂志,**30**(3): 552 – 557.

奇文清,尤瑞麟,陈晓麟. 1998. 濒危植物南川升麻传粉生物学的研究. 植物学报,**40**(8): 688 – 694.

汪 松,解 焱. 2004 中国物种红色目录(第1卷). 北京: 高等教育出版社.

王崇云,党承林. 1999. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应. 武汉植物学研究,**17**(2): 163 – 172.

王立龙,王广林,刘登义,等. 2005. 珍稀濒危植物小花木兰传粉生物学研究. 生态学杂志,**24**(8): 853 – 857.

肖宜安,何 平,李晓红. 2005. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性. 生态学报,**28**(3): 333 – 340.

徐祥浩. 1975. 中国梧桐科两新种. 植物分类学报,**13**: 107 – 110.

张金菊,叶其刚,姚小洪,等. 2008. 片断化生境中濒危植物黄梅秤锤树的开花生物学、繁育系统与生殖成功的因素. 植物生态学报,**32**(4): 743 – 750.

Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, *et al*. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, **9**: 968 – 980.

Aguirre A, Dirzo R. 2008. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, **141**: 375 – 384.

Aizen MA, Harder LD. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, **88**: 271 – 281.

Burd M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Reviews*, **60**: 83 – 139.

Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratio: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, **35**: 1 – 6.

Cunningham SA. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **267**: 1149 – 1152.

Dafni A. 1992. Pollination Ecology. New York: Oxford Unit Press.

Franceschinelli EV, Bawa KS. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity*, **84**: 116 – 123.

Gao ZR, Zhang CQ, Milne R. 2010. Size-class structure and variation in seed and seedling traits in relation to population size of an endangered species *Craigia yunnanensis* (Tiliaceae). *Australian Journal of Botany*, **58**: 214 – 223.

González-Varo JP, Arroyo J, Aparicio A. 2009. Effects of fragmentation on pollinator assemblage, pollen limitation and seed production of Mediterranean myrtle (*Myrtus communis*). *Biological Conservation*, **142**: 1058 – 1065.

Hirayama K, Ishida K, Setsuko S, *et al*. 2007. Reduced seed production, inbreeding, and pollen shortage in a small population of a threatened tree, *Magnolia stellata*. *Biological Conservation*, **136**: 315 – 323.

Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, *et al*. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **36**: 467 – 497.

Kolb A. 2005. Reduced reproductive success and offspring survival in fragmented populations of the forest herb *Phyteuma spicatum*. *Journal of Ecology*, **93**: 1226 – 1237.

Kolb A. 2008. Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation*, **141**: 2540 – 2549.

Kvaček Z, Manchester SR, Zetter R, *et al*. 2002. Fruits and seeds of *Craigia bronni* (Malvaceae-Tilioideae) and associated flower buds from the late Miocene Inden Formation, Lower Rhine Basin, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **119**: 311 – 324.

Larson BMH, Kevan PG, Inouye DW. 2001. Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist*, **133**: 439 – 465.

Lennartsson T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant: Pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology*, **83**: 3060 – 3072.

Tang Y, Michael GG, Laurence JD. 2007. Tiliaceae: Flora of China. Beijing: Science Press.

Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems// Real L, ed. Pollination Biology. Orlando: Academy Press: 51 – 95.

Zar J. 1996. Biostastical Analysis. New Jersey: Prentice-Hall Inc.: 1 – 662.

作者简介 高则睿,男,1980年生,博士,助理研究员,主要从事烟用植物资源开发与利用,植物保护等方面的研究。
E-mail: flysky77512002@yahoo.com.cn

责任编辑 李凤芹

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net