

华凤仙花部特征和传粉系统研究

肖乐希 刘克明*

(湖南师范大学生命科学学院植物学系,长沙 410081)

摘 要 研究了华凤仙(*Impatiens chinensis* L.)的花部特征和传粉系统,结果表明华凤仙单花期为2.3 d,雄性期是雌性期的6.8倍。花蜜量和花蜜可溶性糖含量分别为0.56 μ L和28.2%。开花当天柱头即具有可授性,花粉活力在花朵刚开放时最高(95%)至花朵凋谢之前仍保持较高的活力(55%)。花粉胚珠比($5\,730.3 \pm 2\,941.1$)和套袋实验的结果表明华凤仙属于自交亲和但以异交为主的繁育系统,传粉过程需要传粉者。蜜蜂、熊蜂、蝶类和几种芦蜂是华凤仙的主要访花者,最有效的传粉者为三条熊蜂。考氏无垫蜂作为盗蜜者,可能是除正常访花者之外,对华凤仙的有性繁殖影响最大的生物因素。

关键词 华凤仙;花部特征;传粉系统;三条熊蜂;考氏无垫蜂

中图分类号:Q944.43 文献标志码:A 文章编号:1673-5102(2009)02-0164-05

Floral Traits and Pollination System of *Impatiens chinensis*(Balsaminaceae)

XIAO Le-Xi LIU Ke-Ming*

(Botanical Department, College of Life Science, Hunan Normal University, Changsha 410081)

Abstract The floral traits and pollination system of *Impatiens chinensis* were studied. Individual flowers bloom for 2.3 days and the male phase was 6.8 times as long as female phase. The nectar quantity and sugar concentration is 0.56 μ L and 28.2%, respectively. Stigma is receptive on the day of anthesis. Pollen viability is highest on the moment of corolla displaying(95%), thereafter decreases gradually and maintains a considerable level until the flower drops(55%). The results of P/O detection($5\,730.3 \pm 2\,941.1$) and bagging treatments suggest that *I. chinensis* is self-compatible with facultative xenogamy breeding system, its outcross-pollination require pollinators. *I. chinensis* is mainly visited by honey-bees, butterflies, bumble-bees and several species in ceratina (Apidae). *Bombus trifasciatus* is the dominant pollinator. The nectar robber *Amegilla caldwelli* may be the most important biological factor which influences the sexual reproduction of *I. chinensis* except for the legitimate visitors.

Key words *Impatiens chinensis*; floral traits; pollination system; *Bombus trifasciatus*; *Amegilla caldwelli*

凤仙花属(*Impatiens* L.)是被子植物中一个极大的属,隶属于凤仙花科(Balsaminaceae),全世界共有900多种^[1],中国作为世界凤仙花属的分布中心之一,拥有该属240多个物种。凤仙花属家族庞大,花朵娇嫩多汁,花部结构复杂,压制标本不易再现花部原貌,所以 Grey-Wilson^[2]认为该属是“分类学上的困难类群”。该属引起了许多植物分类学家的注意,也作为比较理想的研究材料而被传粉生物学家重视。

凤仙花属植物的传粉生物学研究,前人仅对*I. capensis*、*I. pallida*等少数种类有过比较深入的

报道^[2~8]。*I. capensis*是北美少数几种凤仙花属植物中分布较为广泛的物种,Rust^[3]对*I. capensis*和*I. pallida*的传粉生物学进行了比较研究。*I. capensis*的同一植株上具有两种类型的花:闭花受精花(CL)和开放受精花(CH),Schemske^[4]探讨了这一现象的进化意义,Waller^[5]认为*I. capensis*通过产生两种形态和功能上不同的花,进而改变异交率以适应当地环境。此后的研究涉及到两种类型花的适合度差异^[6],种子散布效应的差异^[7]等。Randall和Hilu^[8]认为*I. capensis*与*I. pallida*之间

基金项目:国家自然科学基金项目(30470130),中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX-SW-122);“十一五”国家科技基础平台建设专项(2005DKA21403,2005DKA21006)

第一作者简介:肖乐希(1983—),男,硕士研究生,主要从事植物系统学研究。

* 通讯作者 E-mail: lkm8@yahoo.com.cn

收稿日期:2008-06-03

的花粉干扰造成了两种植物结籽率的下降。

中国的凤仙花属植物种类丰富,但国内有关该属的传粉生物学研究报道极少^[9]。华凤仙(*Impatiens chinensis*)为一年生草本,分布于华南和东南亚。作者对华凤仙的传粉生物学研究,旨在探讨花部特征和传粉者种类和访花特性的关系,以及昆虫盗蜜行为的生物学意义,丰富我国凤仙花属植物的传粉生物学资料。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点

研究地点位于2007年5月1日~10月25日,在湖南省江华县大锡乡(24°47'04.7"N,111°54'51.1"E,海拔470 m),属低纬度中亚热带湿润季风气候区,年平均气温17.8~18.3℃,年平均降雨量1513 mm,无霜期308 d。选择3个各自相距100~500 m的小居群,分别编号A、B、C进行野外观测和实验。

1.2 研究方法

1.2.1 花部特征和物候期观察

单花期观察:在3个小居群中各随机选取10朵即将开放的花进行标记,每3 h观察1次开花物候,记录花冠形态变化、花药散粉时间、雄蕊群脱落和花瓣凋谢时间等。

记录居群中第一朵花开放到最后一朵花凋谢的时间即为居群花期。

1.2.2 花蜜量和花蜜糖含量

随机选取10个尚未开放的花蕾套袋,开花24 h后取下花朵,用微量进样器(1 μL)吸尽距中的花蜜,记录单花花蜜量。花蜜可溶性糖含量直接用手持式折光仪测量获得。

1.2.3 花粉活力和柱头可授性

依据 Dafni^[10]的方法使用 TTC(0.5%)分别于开花当日9:00和15:00和开花第2 d 9:00各测定1次花粉活力,每次测量5朵花。

柱头可授性检验:随机标记30朵即将开放的花朵,编号1、2、3组,套尼龙网袋杜绝昆虫访问,第1组花朵在开放当日上午人工去雄授异源花粉后套袋,第2、3组分别在开花第2天和第3天实施相同处理,经处理的雌蕊都在12 h后取下保存于FAA中,带回实验室用荧光显微镜检测柱头上花粉萌发和花粉管生长情况。

1.2.4 花粉胚珠比(P/O)

取20朵花瓣未展开,花药即将开裂的花朵浸

泡于FAA中。带回室内用镊子夹取雄蕊群,置于1.5 mL离心管中,滴入数滴50%酒精,夹碎花药,50%酒精定容至1 mL。将花粉悬液用滴管吸打混匀后,使用血球计数板测定花粉粒数目。体视镜下解剖子房统计胚珠数。每花花粉数除以子房中胚珠数,得P/O值。

1.2.5 繁育系统

为检测华凤仙的繁育系统类型,在野外试验地点实施如下几组处理(1)将尚未开放的花蕾用细孔尼龙网袋套袋(2)去雄授自花或同株异花花粉,套袋(3)去雄授相隔5 m以上个体的花粉,套袋(4)去雄套袋(5)对照,自然授粉。每组处理12朵花,果实成熟后统计座果率和结籽率。

1.2.6 访花昆虫观察

于华凤仙开花盛期的2007年7月11日~20日,连续10天观察3个小居群内的昆虫访花情况。统计每30 min内,访花昆虫的种类和数量,记录每种昆虫访花时长,访花频率,注意不同天气状况下昆虫的种类和访花频率等有无差异。对昆虫访花行为进行摄影或摄像,不定时捕捉访花昆虫作凭证标本。华凤仙花期的其他阶段则进行不定时观察。

2 结果

2.1 花部特征及开花物候

观察地点的华凤仙居群2007年花期为5月3日~10月21日,开花盛期则为6月下旬~9月中旬。

华凤仙多在凌晨4:00~6:00开花,花紫红色,无香味,花瓣展开时花药已开裂散粉。华凤仙侧生萼片2,唇瓣漏斗状,基部渐狭成内弯或旋卷的距,距长31.8 mm(Mean, $n=12$)。旗瓣圆形,翼瓣无柄,2裂。雄蕊5枚,上部联合,形成的帽状结构覆盖柱头并包裹花柱上部。雄蕊群整体脱落之前,自花或异花花粉均不能到达柱头,表现为雄性先熟。根据雄蕊群脱落与否,可将华凤仙单花期分为雄性期和雌性期两个阶段。单花期为2.3 d,雄性期为1.9 d,雄性期和雌性期时间之比约为6.8(Mean, $n=10$)。

2.2 花蜜量和花蜜糖含量

华凤仙开花24 h的单花花蜜量为 0.56 ± 0.18 μL(Mean \pm SD, $n=10$),花蜜可溶性糖含量为 $28.2 \pm 2.78\%$ (Mean \pm SD, $n=10$)。

2.3 花粉活力和柱头可授性

花朵开放当天9:00的花粉活力为 $94.92 \pm 2.02\%$ ($n=5$),15:00的花粉活力下降到 $80.48 \pm 10.34\%$ ($n=5$),开花第2天9:00的花粉活力为

54.78 ± 14.86%($n = 5$),开花第 2 天下午花朵的雄蕊群大多已脱落,未测量花粉活力。

荧光显微镜下检测花粉在柱头上的萌发和花粉管生长情况,表明华凤仙花朵开放当天、花后第 1 天和第 2 天的柱头可授率分别为 82.8%(9/11)、100%(10/10)、90%(9/10)。

华凤仙在单花期内,保持着较高的花粉活力。雄蕊群脱落前,柱头已具较高的可授性,但其雌雄蕊群的特殊构造导致两性功能的实现呈阶段性,与北美产的 *I. capensis* 和 *I. pallida* 相一致^[3],仍属于雄性先熟物种。

2.4 P/O 值

华凤仙每朵花的花粉粒和胚珠数分别为 85 000 和 14.5 (Mean , $n = 10$),花粉胚珠比为 5 730.3 ± 2 941.1 (Mean ± SD , $n = 10$)。Cruden^[11]认为 P/O 可反映植物的繁育系统类型,依据他的建议,华凤仙属于专性异交的交配系统。

2.5 繁育系统类型

用于风媒传粉检测的载玻片,在显微镜下没有观察到花粉,表明华凤仙不存在风媒传粉。华凤仙去雄套网袋和不去雄套袋处理的花朵均未产生种子,座果率和结籽率为零。人工自交和异交处理的花朵,结籽率没有显著差异($t = 1.011$, $p > 0.05$)。人工异交和自然授粉的结籽率,差异不显著($t = 0.082$, $p > 0.05$)(表 1),可推断华凤仙在自然条件下不存在传粉限制,其

有性繁殖是比较成功的。而人工自交和异交都可产生种子,表明华凤仙自交亲和,但不存在自动自交和无融合生殖,必须依赖昆虫传粉实现异花授精。

2.6 传粉昆虫

共有 13 种隶属于鞘翅目、鳞翅目和膜翅目的昆虫访为华凤仙的访花者(表 2)。其中,跳甲一种、玉斑美凤蝶、切叶蜂一种为偶见种,在 3 个小居群中仅观察到有 1 ~ 3 个个体访花。蜜蜂(中华蜜蜂和西方蜜蜂)、芦蜂(芦蜂一种、光泽芦蜂一种、黄芦蜂)为主要的采粉蜂,带弄蝶为常见的蝶类访花者,三条熊蜂为华凤仙访花昆虫中体型最大的蜂类。

蜜蜂和芦蜂因吻长小于华凤仙花朵距的长度(Mean = 28.8 mm , $n = 12$),无法吸食到花蜜而只能采集花粉。它们访花时,在花药刚开裂散粉的花朵上停留的时间,明显长于雄蕊群已落的花朵,而且大多数情况下不访问雄性期已结束的花朵。因此蜜蜂和芦蜂虽然是主要访花昆虫,但不属于高效率的传粉者。

三条熊蜂行动迅速(表 3),在 3 个小居群中均有较高的访花频率,访花时快速而准确地停落在翼瓣上,用长吻吸食花蜜,同时头部深入花冠内部,在此过程中头部粘附大量花粉。三条熊蜂体型较大,飞翔能力极强,在一个访花周期中能访问大量花朵,花蜜和花粉都是其访花酬物。因此,三条熊蜂是华凤仙最重要的传粉者。

表 1 繁育系统检测
Table 1 Test of breeding system

	自动自交 Autonomous self-pollination	无融合生殖 Apomixis	人工自交 Hand self-pollination	人工异交 Hand cross-pollination	自然授粉 Open pollination
座果率 Fruit set(%)	α($n = 12$)	α($n = 12$)	50($n = 12$)	66.7($n = 12$)	83.3($n = 12$)
结籽量 Seeds per fruit	0	0	6.17 ± 2.32($n = 6$)	10.75 ± 3.81($n = 8$)	10.40 ± 2.67($n = 10$)

表 2 华凤仙访花昆虫种类
Table 2 The insects visitors of *I. chinensis*

目 Order	科 Family	种 Species	目的物 Aim
鞘翅目 Coleoptera	跳甲科 Halticidae	跳甲一种 <i>Podagricomela</i> sp.	花粉 Pollen
鳞翅目 Lepidoptera	弄蝶科 Hesperidae	带弄蝶 <i>Lobocla bifasciata</i>	花蜜 Nectar
		小弄蝶 <i>Leptalina</i> sp.	花蜜 Nectar
		么纹稻弄蝶 <i>Parnara naso</i>	花蜜 Nectar
		玉斑美凤蝶 <i>Papilio helenus</i>	花蜜 Nectar
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科 Apidae	芦蜂 <i>Ceratina</i> sp.	花粉 Pollen
		光泽芦蜂 <i>Ceratina</i> (<i>Enceration</i>) sp.	花粉 Pollen
		黄芦蜂 <i>Ceratina</i> (<i>Ceratinidia</i>) <i>flavipes</i>	花粉 Pollen
		中华蜜蜂 <i>Apis cerana cerana</i>	花粉 Pollen
		西方蜜蜂 <i>Apis apis mellifera</i>	花粉 Pollen
		三条熊蜂 <i>Bombus trifasciatus</i>	花蜜和花粉 Pollen & Nectar
		考氏无垫蜂 <i>Amegilla caldwelli</i>	花蜜 Nectar
	切叶蜂科 Megachilidae	切叶蜂 <i>Megachile</i> sp.	花蜜 Nectar

表 3 主要访花昆虫的访花时长和每分钟访花数

Table 3 The visiting time of main visitors and number of flowers visited per minute

	蜜蜂 Apis	芦蜂 <i>Ceratina</i>	三条熊蜂 <i>B. trifasciatus</i>	带弄蝶 <i>L. bifasciata</i>	考氏无垫蜂 <i>A. caldwelli</i>
访花者类型 Visitor type	传粉者 Pollinator	传粉者 Pollinator	传粉者 Pollinator	传粉者 Pollinator	盗蜜者 Nectar robber
访花时间 Visiting time(s)	2. 6(n = 18)	5. 7(n = 16)	1. 1(n = 8)	10. 8(n = 12)	2. 7(n = 8)
每分钟访花数 Flowers visited in a minute	10 - 15	7 - 11	18 - 27	3 - 5	8 - 14

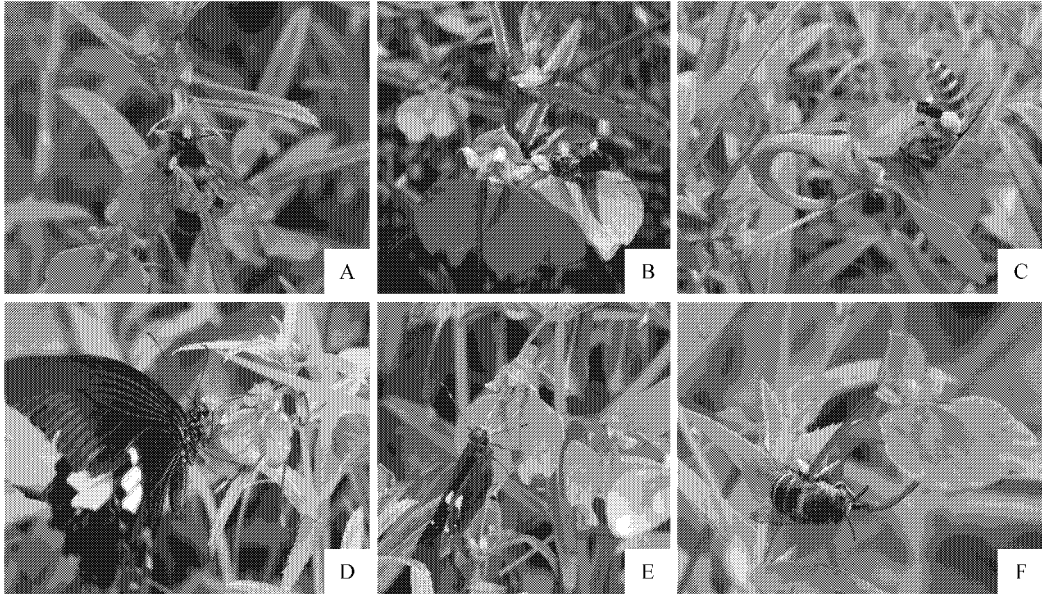


图 1 华凤仙的主要访花昆虫 A. 三条熊蜂访花 ,B. 芦蜂一种采集花粉 ,C. 中华蜜蜂采集花粉 ,D. 玉斑美凤蝶觅食花蜜 ,E. 带弄蝶吸食花蜜 ,F. 考氏无垫蜂盗蜜

Fig. 1 *I. chinensis* and main visitors A. *Bombus trifasciatus* visiting *I. chinensis* ; B. *Ceratina* sp. collecting pollen ; C. *Apis cerana* collecting pollen ; D. *Papilio helenus* sucking nectar ; E. *Lobocla bifasciata* sucking nectar ; F. *Amegilla caldwelli* robbing nectar from spur

在开花盛期 ,盗蜜者考氏无垫蜂在居群中的活动较频繁 ,其直接用口器在距上打孔 ,然后将吻伸进距中吸食花蜜。捕捉到的考氏无垫蜂个体 ,后足没有花粉篮 ,身体任何部位都未携带华凤仙花粉。访花时其总是从旗瓣上方降落 ,不采食花粉 ,也不从花冠开口处进入取食花蜜。其访花行为呈现一定的规律性 ,居群开花前期 ,考氏无垫蜂不在华凤仙居群中活动 ,但在开花数量较大的开花盛期和后期 ,有较高的访花频率 ,但同一小居群内一般不同时出现两个以上的访花个体。考氏无垫蜂的访花行为及其作用值得探究。

3 讨论

3.1 华凤仙花部特征和传粉者种类的关系

动物传粉的植物中 ,植物与传粉者的相互作用

被认为是被子植物花部进化的重要推动力 ,花部特征和传粉者行为有着内在的联系^[12]。Faegri 和 Pijl^[13]认为 ,蜂媒花的特征一般表现为 :两侧对称 ,色泽艳丽 ,具花蜜 ,味清香而不浓烈 ;蝶类视觉敏锐但嗅觉不灵敏 ,倾向于访问色泽鲜艳但气味极淡的花朵。华凤仙具两侧对称的紫红色花 ,唇瓣末端特化成细长而弯曲的距 ,花无香味 ,但分泌花蜜 ,野外观察结果表明 ,华凤仙的优势传粉者为熊蜂类和蝶类 ,没有观察到夜间有蛾类访花 ,支持了 Faegri 和 Pijl^[13]的上述观点。

Fenster^[14]等认为花部特征反映了植物对某一类群传粉者的适应。凤仙花属植物一般能够吸引较多的访花者 ,其传粉者包括熊蜂、蜜蜂、蝴蝶、天蛾和蜂鸟等^[2,3,9,15,16]。华凤仙雄性先熟 ,无自动自交 ,不通过风媒传粉。为了吸引昆虫传粉 ,华凤仙

演化出色泽鲜艳的翼瓣和唇瓣,唇瓣末端特化成长而弯曲的距。从花部特征推断,具长吻的熊蜂和蝶类应是华凤仙最有效的传粉昆虫。华凤仙每花花粉数、胚珠数和 P/O 均高于匍匐凤仙花(*I. reptans*),同时比后者吸引了更多访花者^[9]。TIAN 等^[9]推断种子萌发力低和生境缺失可能是匍匐凤仙花特有的原因。作者认为,华凤仙较高的 P/O,多种传粉昆虫的活动,以及较高的自交可育性等,都可能是华凤仙较为广布的原因,而分布在中国的凤仙花属植物,大多为地方特有或狭域分布种。

3.2 盗蜜者行为特点及其生物学意义

盗蜜者(也称花蜜窃取者)通常被认为是非正常传粉者,盗蜜是短喙型蜂类对长管型花最有效的一种掠食策略^[17]。凤仙花属植物具有由唇瓣末端特化而成的距,尽管其在各个物种中长短不一,但根据其花冠和距的特点,有可能存在普遍的盗蜜现象。已有的研究表明,在 *I. capensis* 以及 *I. reptans* 中均出现盗蜜蜂的活动,且盗蜜的蜂类以熊蜂为主^[3,9]。本文首次在凤仙花属植物的野外居群中,发现考氏无垫蜂盗取花蜜。

Zimmerman 和 Cook^[18]认为,盗蜜者的活动导致 *I. capensis* 开花受精花的花粉传送到更远的距离,在一定程度上促进远交,增加雌性适合度。花蜜窃取者在 *I. reptans* 开花末期的活动,可能加速了整个居群花期的结束^[9]。作者认为,考氏无垫蜂在华凤仙开花盛期和后期的活动,可能是作为一种“调度员”的身份发挥作用。因这两个时期华凤仙有较高的开花密度,传粉者活动频繁,发生同株自花授粉的几率相对增大。此时大量开放的花朵和访花昆虫繁忙访花的现象,作为一种视觉信号,可能诱使考氏无垫蜂盗取花蜜。而盗蜜者和被盗蜜植物之间,并不一定存在专一性的选择机制,盗蜜者选择长管型和花蜜量大的花,以及开花数多的居群,可能出自其本能,而其“本能行为”又恰好对被盗蜜植物(或居群)是有利的。

致谢 承蒙湖南师范大学动物学系胡自强教授帮助鉴定昆虫标本,特此致谢!

参 考 文 献

1. 陈艺林. 中国植物志:第 47 卷,第 2 分册[M]. 北京:科学出版社,2001.
2. Grew-Wilson C. *Impatiens* of Africa[M]. Rotterdam:Balke-

- ma,1980.
3. Rust R W. Pollination in *Impatiens capensis* and *I. pallida* (Balsaminaceae)[J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club,1977,104(4):361-367.
4. Schemske D W. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens*(Balsaminaceae):the significance of cleistogamy and chasmogamy[J]. Ecology,1978,59(3):596-613.
5. Waller D M. Environmental determinants of outcrossing in *Impatiens capensis*(Balsaminaceae)[J]. Evolution,1980,34(4):747-761.
6. Waller D M. Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis*[J]. Evolution,1984,38(2):427-440.
7. Schmitt J,David E,Daniel S. Differential dispersal of self-fertilized and outcrossed progeny in jewelweed(*Impatiens capensis*)[J]. The American Naturalist,1985,126(4):570-575.
8. Randall L J,Hilu W K. Interference through improper pollen transfer in mixed stands of *Impatiens capensis* and *I. pallida*(Balsaminaceae)[J]. American Journal of Botany,1990,77(7):939-944.
9. Tian J P,Liu K M,Hu G W. Pollination ecology and pollination system of *Impatiens reptans*(Balsaminaceae) endemic to China[J]. Annals of Botany,2004,93:167-175.
10. Dafni A. Pollination ecology:a practical approach[M]. Oxford:Oxford University Press,1992.
11. Cruden R. W. Pollen-ovule ratios:a conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. Evolution,1977,31(1):32-46.
12. 黄双全,郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报,2000,45(3):225-237.
13. Faegri K,Pijl van der L. The principles of pollination ecology,3rd edition[M]. Oxford:Pergamon Press,1979.
14. Fenster C B,Armbruster W S,Wilson P,et al. Pollination syndromes and floral specialization[J]. Annual reviews of ecology, evolution and systematics,2004,35:375-403.
15. Heinrich B. Resource heterogeneity and patterns of movements in foraging bumblebees[J]. Oecologia,1979,40:235-245.
16. Kato M,Itino T,Hotta M,et al. Pollination of four Sumatran *Impatiens* species by hawkmoths and bees[J]. Tropics,1991,1:59-73.
17. 张彦文,王勇,郭友好. 盗蜜行为在植物生殖生态学中的意义[J]. 植物生态学报,2006,30(4):695-702.
18. Zimmerman M,Cook S. Pollinator Foraging,Experimental Nectar-robbing and Plant Fitness in *Impatiens capensis*[J]. American Midland Naturalist,1985,113(1):84-91.