

# 安徽羽叶报春的有效传粉昆虫及花朵密度和种群大小对传粉效果的影响

<sup>1,2</sup>邵剑文 <sup>1,3</sup>张小平\* <sup>1</sup>张中信 <sup>1,3</sup>朱国萍

<sup>1</sup>(安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000)

<sup>2</sup>(生物环境与生态安全安徽省高校重点实验室 芜湖 241000)

<sup>3</sup>(安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室 芜湖 241000)

## Identification of effective pollinators of *Primula merrilliana* and effects of flower density and population size on pollination efficiency

<sup>1,2</sup>Jian-Wen SHAO <sup>1,2</sup>Xiao-Ping ZHANG\* <sup>1</sup>Zhong-Xing ZHANG <sup>1,3</sup>Guo-Ping ZHU

<sup>1</sup>(College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

<sup>2</sup>(The Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety in Anhui Province, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

<sup>3</sup>(The Key Laboratory of Conservation and Employment of Biological Resources of Anhui, Wuhu 241000, China)

**Abstract** In order to make a scientific and practical plan for conservation of an endangered species, it is indispensable to identify the kind of insects effective in legitimate pollination and to clarify the main factors on their pollination behavior. *Primula merrilliana*, a small biennial rosette herb with distylous flowers, is an endangered and endemic species of China. In this study, the effective pollinators and the effects of flower density and population size on pollination efficiency were investigated. The results indicated that the primary effective pollinators of this distylous herb were two bee flies, *Bombylius major* and *Anastoechus chinensis* rather than *Thrips* sp., which was previously considered as an effective pollinator for the plant. The density of flowers and the population size were the two main factors that influenced pollination efficiency of *P. merrilliana*. Flowers with higher density attracted more pollinator visits, particularly in low dense populations. The number of pollinators and flowers visited per day and the average time of a flower visited per day were significantly positively correlated to the density of flowers in the samples. Legitimate pollination and its percentage of total stigmatic pollen loads were higher in larger populations. The biased ratio of short-styled and long-styled flowers and pollinator limitation might be responsible for pollination disadvantages in small populations.

**Key words** flower density, pollination efficiency, pollinator, population size, *Primula merrilliana*.

**摘要** 对濒危植物有效传粉昆虫种类及其传粉行为的主要影响因素进行研究是科学合理地制订保护措施, 从而对该物种实施有效保护的一个前提条件。安徽羽叶报春 *Primula merrilliana* 为二年生草本, 具二型花, 是我国特有的珍稀濒危物种。本文对其有效传粉昆虫种类、传粉行为及花朵密度和种群大小对传粉效果的影响进行了研究。结果表明安徽羽叶报春的有效传粉昆虫为截形蜂虻 *Bombylius major* 和中华雏蜂虻 *Anastoechus chinensis*, 而不是先前认为的蓟马 *Thrips* sp.。花朵密度和种群大小对传粉效果均有显著的影响。高密度的花朵可以提高对有效传粉昆虫的吸引力, 传粉昆虫数/天、被访花朵数/天和平均每花的被访次数/天与样方花朵的密度呈正相关关系。柱头所接受的正配花粉数和总花粉数及正配花粉数所占的比例均随种群中植株数目的增加而增加。型比的偏离和传粉昆虫的缺乏可能是导致小种群中传粉不利的主要因素。

**关键词** 花朵密度; 传粉效果; 传粉昆虫; 种群大小; 安徽羽叶报春

安徽羽叶报春为两年生小草本, 10–30枚羽状复叶簇生, 花两型(长柱花: 花柱长, 柱头位于花筒口, 花粉囊位于花筒中部; 短柱花: 花柱短, 柱头位于花筒中部, 花粉囊位于花筒口), 现仅零星分布于皖

南山区及浙江与安徽接壤的部分山区, 喜生长在海拔50–1000 m的落叶阔叶林下、林缘的沟谷或岩壁上(陈封怀, 胡启明, 1990; 钱啸虎, 郭新弧, 1991; 苏小菱, 2006)。它是报春花科 Primulaceae 中少有的具散孔型花粉、羽状复叶、短命植物的典型代表, 对报春花科植物的系统演化研究具有较高的学术价值。另外, 该植物具多数白色或淡紫色的花朵, 每

2007-10-30 收稿, 2008-02-25 收修改稿。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: pinghengxu@sina.com.cn)。

年2月底陆续绽放,花期可延至5月中旬,具较高的园艺开发价值(郭新孤,1992;张小平,陈明林,2003)。近几年由于人类活动的影响,其野生种群的数量、个体数量及分布范围日趋减少,且大多分布于人类活动较多的路边或耕地边(陈明林,张小平,2002),其野生种群亟待保护,已被将要出版的《中国植物红皮书》第二卷收载([http://bd.brim.ac.cn/copyof/159\\_226\\_89\\_44/consult/chenys/Search\\_Form.asp](http://bd.brim.ac.cn/copyof/159_226_89_44/consult/chenys/Search_Form.asp)),是我国特有的珍稀濒危(VU级)物种。

安徽羽叶报春具两型花,有效传粉离不开传粉昆虫的参与,没有无性繁殖系统,仅能通过有性生殖完成繁殖,因此对其有效传粉昆虫及其传粉行为的主要影响因素进行深入研究是科学合理地制订保护措施的一个前提条件;对该物种的种群生殖特性和种群动态的研究也具有十分重要的意义(祖元刚等,1999;Huang & Guo, 2000)。然而,迄今为止有关安徽羽叶报春传粉生态学的研究还很少,仅陈明林和张小平(2002)推测缨翅目Thysanoptera蓟马*Thrips* sp.是其主要传粉昆虫,但蓟马喜啃食花粉,常停于花冠上,很少在花间飞行,不符合有效传粉昆虫的特点,其有效传粉昆虫的种类尚待进一步研究。

影响传粉昆虫访花行为的因素很多,如在单花特征上有花朵的大小、颜色和报酬等,在群体特征上有种群大小、花朵密度、花序大小、花的排列方式、开花动态等(Barrett & Harder, 1996;唐璐璐,韩冰,2007)。近几年,人们越来越认识到花的群体特征在传粉过程中的重要性(唐璐璐,韩冰,2007)。而在群体特征上,种群大小和花朵密度是最易受人类活动影响而发生显著变化的。有研究表明由于人类活动的影响导致安徽羽叶报春适宜的生境破坏严重,其现有种群大小日趋减小,过半数的种群植株不到100株,这样的小种群还常常伴随着花朵密度的下降(Shao et al., 2008),这些变化(种群大小和花朵密度的下降)对有效传粉昆虫的访花行为及传粉效果影响至今还不清楚。

因此,本文拟通过野外观察和人工套袋等实验,以期了解:(1)安徽羽叶报春的有效传粉昆虫种类;(2)种群大小和花朵密度对传粉昆虫的访花行为及传粉效果的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 传粉昆虫种类及访花行为

2005和2006年3、4月份,选择安徽省石台县六都乡(K种群)、太平县郭村乡(G种群)、黄山温泉(J种群)和休宁齐云山(I种群)4个种群进行传粉昆虫种类观察(表1)。每个种群观察2个以上的晴天,详细记录传粉昆虫种类和传粉行为(主要包括访花时的停落方式、访花过程、在花上停留时间及每次的访花数等)。并捕捉部分访花后的昆虫做成标本带回,在解剖镜下观察携带花粉情况,昆虫标本保存在安徽师范大学植物标本馆。昆虫种类请中国农业大学杨定教授和姚刚博士帮助鉴定。

### 1.2 人工套袋试验

为了判断野外观察到的访花昆虫对安徽羽叶报春传粉贡献的大小,2006年3月初,在K和J种群中选择部分植株(花朵未开放),标记较大花朵后整株套密网袋(100目,排除所有传粉昆虫)或整株套疏网袋(24目,仅排除较大型的传粉昆虫,蓟马可以自由进出)。标记附近植株部分未开放的花朵作为不套袋对照。5月初,统计标记花朵结果数和每果结籽数。

### 1.3 花朵密度对传粉者访花行为的影响

2006年3月底至4月初,在K种群中设立了三个不同花密度梯度样方(表3),这三个样方均位于林缘的荒地内侧,坡向、日照时间和强度及其他植物种类基本相同。根据样方内开放花朵数/样方面积计算花朵平均密度。再在每个样方的花朵最密处设0.2 m × 0.2 m小样方各1个,统计其花朵数。同时对3个样方进行观察,连续3个晴天,时间从9:00–16:00,记录每天样方中有效传粉昆虫的来访次数及每次访花数,统计昆虫来访时首次访花是否为最密处小样方内的花朵(Huang et al., 2006)。

### 1.4 种群大小对传粉效果的影响

2006年4月中旬选择了13个大小不同的种群(表1)进行传粉效果的调查,每个种群随机挑选即将凋谢的花约30朵,小心撕开花冠使柱头露出,在显微镜下统计柱头上正配(长柱花接受短柱花花粉或短柱花接受长柱花花粉,即不同花型间传粉)和错配(长柱花接受长柱花花粉或短柱花接受短柱花花粉,即同型花间传粉)花粉数。长柱花和短柱花的花粉粒

表1 调查传粉效果的种群特征

Table 1 The traits of the populations examined for pollination efficiency

种群 Population	地点 Locality	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)	种群大小 Population size
A	安徽, 黄山, 猴谷 (30°05.791' N; 118°08.001' E) Hougu, Mt. Huangshan, Anhui	路边 roadside	500	9
B	安徽, 太平, 郭村 (30°07.385' N; 117°56.741' E) Guocun, Taiping, Anhui	路边 roadside	155	13
C	安徽, 黄山, 剪刀峰 (30°05.875' N; 118°08.015' E) Jiandaofeng, Mt. Huangshan, Anhui	林下, 溪边 under forest, brook-side	842	29
D	安徽, 黄山, 剪刀峰 (30°05.426' N; 118°08.222' E) Jiandaofeng, Mt. Huangshan, Anhui	林下, 溪边 under forest, brook-side	709	40
E	安徽, 休宁, 齐云山 (29°48.898' N; 118°02.427' E) Mt. Qiyunshan, Xiuning, Anhui	耕地边 tilth-side	200	58
F	安徽, 黄山, 温泉 (30°06.167' N; 118°10.173' E) Wenquan, Mt. Huangshan, Anhui	林下, 溪边 under forest, brook-side	673	95
G	安徽, 太平, 郭村 (30°07.478' N; 117°56.831' E) Guocun, Taiping, Anhui	河边 riverside	170	107
H	安徽, 休宁, 齐云山 (29°48.909' N; 118°02.348' E) Mt. Qiyun, Xiuning, Anhui	路边 roadside	166	119
I	安徽, 休宁, 齐云山 (29°48.601' N; 118°01.499' E) Mt. Qiyun, Xiuning, Anhui	路边 roadside	395	211
J	安徽, 黄山, 温泉 (30°06.174' N; 118°09.989' E) Wenquan, Mt. Huangshan, Anhui	路边 roadside	741	256
K	安徽, 石台, 六都 (30°19.302' N; 117°50.610' E) Liudu, Shitai, Anhui	林缘 edge of forest	152	970
L	安徽, 石台, 蓬莱洞 (30°14.067' N; 117°32.468' E) Penglaidong, Shitai, Anhui	林缘 edge of forest	77	1693
M	安徽, 太平, 潭家桥 (30°06.167' N; 118°10.106' E) Tanjiaqiao, Taiping, Anhui	林下, 溪边 under forest, brook-side	303	4431

大小分别约为19  $\mu\text{m}$ 和30  $\mu\text{m}$ , 根据花粉粒的大小较易判断花粉的来源。

### 1.5 数据分析

用单因素方差分析检验不同花密度样方中每天的传粉昆虫数、被访花朵数、平均每花被访次数和传粉昆虫平均每次访花数的差异; 用卡方检验分析有效传粉昆虫首次访花在最密处小样方内几率是否明显高于随机概率, 以及套袋处理和对照的结果率有无显著差异; 用Pearson相关性分析不同梯度花密度与样方内传粉昆虫数/天、被访花朵数/天、平均每花被访次数/天和平均访花数/次的关系, 以及种群大小与柱头上所接收的总花粉数、正配花粉数及占总花粉数比例的关系。所有分析均在SPSS (10.0)中完成, 做图在Excel (2003)中完成。

## 2 观察结果

### 2.1 传粉者种类及行为

在对安徽羽叶报春4个种群近100 h的观察中, 发现早春昆虫种类很多, 但仅见5种昆虫访问安徽

羽叶报春, 它们是: 一种蝶类访花1次1朵, 欧洲熊蜂*Bombus* sp.访花2次5朵, 一种蓟马*Thrips* sp.常见于花冠上或花筒内(图1: E), 截形蜂虻*Bombylius major* L. (图1: A, C)和中华雏蜂虻*Anastoechus chinensis* Paramonow (图1: B, D)常飞行于花间。因此可以初步判断前两者不是安徽羽叶报春的主要传粉者, 是误访花的昆虫。一种蓟马常见停于花冠上, 或见从花筒口钻入钻出, 但很少在花间飞行。截形蜂虻和中华雏蜂虻访花行为相似, 访花时用纤细的长足钩住平展的花瓣, 同时不停地扇动翅膀以减少对花朵的压力, 快速将长口器伸入花筒中吸食花蜜, 平均每花访问时间截形蜂虻为 $3.14 \pm 0.26$  s (Mean $\pm$ SE,  $n=20$ ), 中华雏蜂虻为 $3.35 \pm 0.30$  s (Mean $\pm$ SE,  $n=20$ ), 两者无显著差异( $t_{2,38}=0.627$ ,  $P=0.534$ )。两者一般访花数朵后离开或在附近的枯叶及其他植物上停息数秒后再访花, 一次不间断访花数截形蜂虻为 $16.60 \pm 1.94$ 朵(Mean $\pm$ SE,  $n=20$ ), 中华雏蜂虻为 $49.46 \pm 20.98$ 朵(Mean $\pm$ SE,  $n=13$ ), 两者间无明显差异( $t_{2,38}=1.940$ ,  $P=0.062$ )。两者均具有一个细长的口器, 前者长 $5.78 \pm 0.40$  mm (Mean $\pm$ SE,



图1 安徽羽叶报春的主要访花昆虫 A, C. 截形蜂虻。B, D. 中华雏蜂虻。E. 一种蓟马。  
 Fig. 1 Main visitors of *Primula merrillina*. A, C, *Bombylius major* L. B, D, *Anastoechus chinensis* Paramonow. E, *Thrips* sp.  
 Scale bars = 5 mm.

$n=6$ ), 短于后者的  $7.90 \pm 0.18$  mm (Mean $\pm$ SE,  $n=3$ ) ( $t_{2,7}=3.546$ ,  $P=0.009$ ), 两者访花一般在9:00–16:00, 高峰期一般在10:00–14:00。

### 2.2 花朵密度对有效传粉昆虫活动的影响

对K种群中3个不同花密度样方中传粉昆虫的观察发现, 除昆虫平均每次访花数不受花密度影响外, 传粉昆虫数/天、被访花朵数/天和平均每花被访次数/日均明显受花朵的密度影响(表2), 传粉昆虫数/天( $n=9$ ,  $r=0.951$ ,  $P<0.001$ )、被访花朵数/天( $n=9$ ,  $r=0.928$ ,  $P<0.001$ )和平均每花被访次数/天( $n=9$ ,  $r=0.909$ ,  $P<0.01$ )均与花朵密度有正相关关系。在高密度样方K<sub>1</sub>中, 从10:00–16:00可见有效传粉昆虫活动, 而低密度样方K<sub>3</sub>仅在13:00–15:00才有传粉昆虫的活动。另外, 在低密度样方K<sub>2</sub>和K<sub>3</sub>中, 有效传粉

昆虫首次访问的花朵是最密处小样方内的花朵的概率已明显高于随机概率(表3)。

### 2.3 种群大小对传粉效果的影响

种群大小对传粉效果影响很大, 除错配花粉数( $n=13$ ,  $r=0.219$ ,  $P=0.472$ )外, 柱头上所接受的正配花粉数( $n=13$ ,  $r=0.791$ ,  $P=0.001$ )、正配花粉数占总花粉的比例( $n=13$ ,  $r=0.857$ ,  $P<0.001$ ), 以及总花粉数( $n=13$ ,  $r=0.608$ ,  $P=0.028$ )均与种群大小有明显的正相关关系(图2)。

### 2.4 人工套袋试验

整株套密网袋和整株套疏网袋的结果率和籽数/果均显著低于不套袋对照(表4)。整株套密网袋和整株套疏网袋的每果结籽数(LSD:  $P=0.522$ )和结果率( $\chi^2=2.565$ ,  $df=1$ ,  $P=0.109$ )均没有显著的差异。

表2 K种群中三个花密度梯度样方中传粉活动的观察结果

Table 2 Observation of pollinator behavior from three samples of different floral density in the K population

	样方号No. of samples			F
	K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	
每天的有效传粉昆虫数 (Mean±SE)	17.00±3.61 <sup>a</sup>	7.33±2.08 <sup>b</sup>	2.00±1.00 <sup>c</sup>	28.382 <sup>**</sup>
Number of effective pollinators per day	(n=3)	(n=3)	(n=3)	
每天的被访花朵数 (Mean±SE)	800.67±183.92 <sup>a</sup>	367.00±179.28 <sup>b</sup>	47.00±27.79 <sup>c</sup>	19.380 <sup>**</sup>
Number of visited flowers per day	(n=3)	(n=3)	(n=3)	
平均每花每天的被访次数 (Mean±SE)	0.89±0.04 <sup>a</sup>	0.46±0.05 <sup>b</sup>	0.08±0.04 <sup>c</sup>	16.142 <sup>**</sup>
Visits to a flower per day	(n=3)	(n=3)	(n=3)	
有效传粉昆虫每次访问花朵数 (Mean±SE)	47.10±55.29 <sup>a</sup>	49.64±37.92 <sup>a</sup>	28.20±13.48 <sup>a</sup>	0.389 <sup>n.s.</sup>
Average flowers per visitation of pollinators	(n=51)	(n=22)	(n=5)	

单因素方差分析的结果, a > b > c; \*\*, P<0.01; n.s., P>0.05.

Results of One-Way ANOVA, a > b > c; \*\*, P<0.01; n.s., P>0.05.

表3 样方特征及有效传粉昆虫首次访问花朵的观察结果

Table 3 The effects of sample size and flower number on times of the first visits by effective pollinators

样方号 No. of sample	样方长×宽 Length × width of plot area (m)	总花朵数 No. of total flowers	小样方中的花朵数 No. of flowers in small sample	第一天 访问次数 First day visits		第二天 访问次数 Second day visits		第三天 访问次数 Third day visits		访问次数 总和 Total first visits		x <sup>2</sup>	P
				Y <sup>(1)</sup>	N <sup>(2)</sup>	Y <sup>(1)</sup>	N <sup>(2)</sup>	Y <sup>(1)</sup>	N <sup>(2)</sup>	Y <sup>(1)</sup>	N <sup>(2)</sup>		
				K <sub>1</sub>	1.0×0.5	895	98	3	14	6	21		
K <sub>2</sub>	2.0×0.5	805	63	3	5	4	8	4	9	11	22	5.802	0.016
K <sub>3</sub>	4.0×0.5	603	28	4	3	1	1	0	1	5	5		0.033 <sup>3)</sup>

1)有效传粉昆虫首次访问的花朵是最密处小样方内的花朵; 2)有效传粉昆虫首次访问的花朵不是最密处小样方的花朵; 3) Fisher确切概率。

1) The first visits to the densest flowers in small plots; 2) Other visits; 3) Fisher's Exact test.

表4 套袋实验结果

Table 4 Results of bagging experiments

	花朵数 No. of flowers	结果数 No. of fruits	每果籽数 Filled seeds per fruit (Mean±SE)
套密网 Bagged by dense nets	82	10	1.41±0.40 <sup>b</sup>
套疏网 Bagged by sparse nets	157	36	3.69±0.64 <sup>b</sup>
对照 Open-pollinated	367	187	33.78±3.53 <sup>a</sup>
	x <sup>2</sup> =30.295 <sup>***</sup>		F <sub>2,40</sub> =56.979 <sup>***</sup>

单因素方差分析的结果, a>b; \*\*\*, P<0.001。

Results of One-Way ANOVA, a>b; \*\*\*, P<0.001.

### 3 讨论

#### 3.1 有效传粉昆虫种类的确认

对一物种有效传粉昆虫种类的确认是了解其生殖生物学特点的重要内容,也是理解该物种稀有和濒危机制的前提(洪德元等, 1995; Washitani et al., 1995)。报春花属 *Primula* L. 植物多数具两型花,有效传粉限于异型花间,传粉过程易受环境的影响而使物种生存受到威胁,该属植物的传粉生态学已受到广泛关注(Byers, 1995; Matsumura & Washitani, 2000)。膜翅目 Hymenoptera 熊蜂属 *Bombus* 和双翅目 Diptera 蜂虻属 *Bombylius* 昆虫是该属植物的主要传

粉者,少数蝶类和蛾类也能进行少量的传粉,但不同物种的有效传粉昆虫种类存在较大的差异(Woodell, 1960; Boyd et al., 1990; Washitani et al., 1995)。安徽羽叶报春同绝大多数报春花属植物一样,具两型花,需传粉昆虫的参与才能完成有效传粉,再加上它为二年生草本,仅能通过有性生殖繁殖,因此,对其有效传粉昆虫种类的确认显得尤为重要。

野外观察发现,安徽羽叶报春花柄细长柔弱,花朵具一细长的花筒,花蜜深藏于花筒基部,只有体型小可出入花筒或具细长口器且体重轻(或不断飞行以减轻体重)的昆虫才可以吸食到花蜜而完成



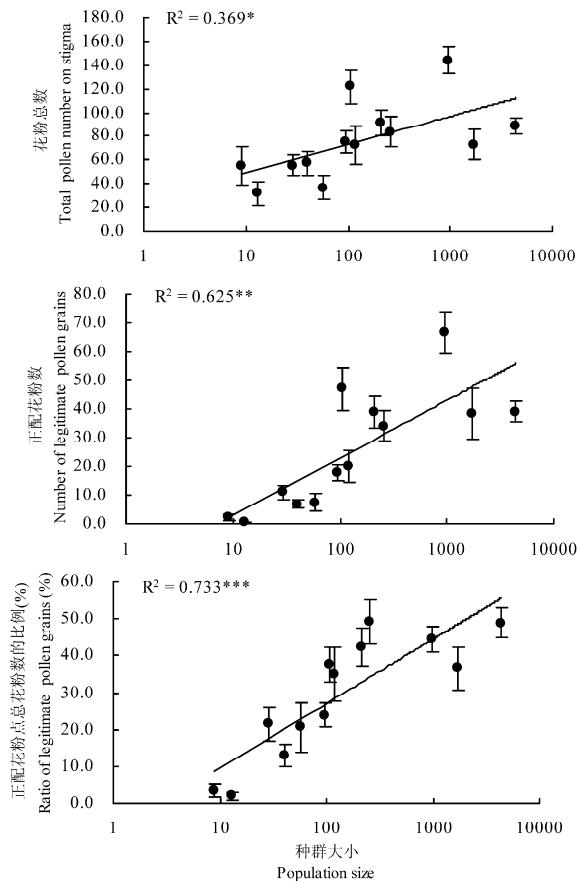


图2 种群大小与传粉效果的关系

Fig. 2. Relationship between number of individuals per population and legitimate pollination.

Note the log-scale in the X-axis; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ;  $n = 13$ ; Error bars=SE.

传粉。蝶类和欧洲熊蜂吸食花蜜时需完全停在被访花朵上,当这两种昆虫访问安徽羽叶报春时,花朵因无法承受其重量迅速下垂而使其无法停息,访花1-2朵后即离去,因此应是误访的昆虫。陈明林和张小平(2002)观察发现缨翅目蓟马是安徽羽叶报春常见的访花昆虫,而且可以从花筒口爬入爬出,认为蓟马是其主要传粉昆虫。但进一步观察发现,蓟马喜停于花冠上,很少在花间飞行,不符合有效传粉昆虫的特点。人工套袋试验结果显示,套密网和套疏网条件下结果率和每果籽数明显低于自然条件下的结果率和结籽率,而整株套密网和套疏网的每果结籽数(LSD:  $P=0.522$ )和结果率( $\chi^2=2.565$ ,  $df=1$ ,  $P=0.109$ )均没有显著的差异,表明蓟马并不是安徽羽叶报春的主要传粉昆虫。

截形蜂虻和中华雏蜂虻符合安徽羽叶报春对

传粉昆虫的这种特异性选择,两者均有一细长的口器,访花时不停地扇动翅膀悬浮在空中,以减少自身重量对花朵的压力,两者还具有纤细的长足,既能钩住平展的花瓣花冠裂片,又便于细长的口器在花筒中抽插(图1: A, B)。捕捉访花后的截形蜂虻和中华雏蜂虻在解剖镜下观察,能发现有大量的花粉附着在口器、前额和触角等部位。套袋排除两者传粉时,结果率和每果籽数均显著下降(表4),因此截形蜂虻和中华雏蜂虻是安徽羽叶报春的主要有效传粉昆虫。

### 3.2 花朵密度和种群大小对传粉效果的影响

很多研究表明植株(花朵)密度会对传粉昆虫的区系组成(Kwak, 1987)、被访花朵数的比例(Dreisig, 1995; Kunin, 1997)、昆虫的每次访花数(Treuren et al., 1994)等产生一定的影响,从而影响到其生殖力(Bosch & Waser, 2001; Ishihama et al., 2006)。从本文的研究结果来看, K种群中3个密度梯度样方内每天的传粉昆虫数、被访花朵数和平均每花被访次数均与样方的花朵密度有明显的正相关关系。究其原因,这可能是由于安徽羽叶报春花花朵较小,主要通过提高花朵密度来增加花朵的显著度,从而有效地吸引传粉昆虫来访。在较低密度的样方K<sub>2</sub>和K<sub>3</sub>中,昆虫首次访花是该样方内最密处花朵的次数已明显超过随机概率,而高密度样方K<sub>1</sub>中这种现象并不存在(表3),这进一步说明了高密度花朵有助于远距离吸引传粉昆虫来访,尤其在小种群中。这使我们想到安徽羽叶报春种子散布能力很弱,绝大多数种子都是散落在母株附近,这虽对物种的扩散和基因流不利(Cahalan & Gliddon, 1985),也可能导致近交衰退,但却能显著提高植株和花朵的密度,特别是在小种群中传粉昆虫缺乏的情况下,更能有效地吸引传粉昆虫,使生殖成功的概率大大增加。

除花朵密度外,种群大小对安徽羽叶报春的传粉效果影响也很显著,柱头所接受的花粉总数、正配花粉数及占总花粉数的比例均与种群大小有明显的正相关关系(图2)。有研究表明小种群中由于近交衰退使花朵的雌雄性功能下降(Ellstrand & Elam, 1993; Ågren, 1996)、传粉昆虫不足(Ågren, 1996)、花型比的偏离(Nishihira et al., 2000; Watanabe et al., 2003)是导致小种群传粉不利的主要因素。从本文的研究结果来看,安徽羽叶报春的雄性功能(花粉数)与种群大小无明显的相关性( $n=13$ ,  $r=0.244$ ,

$P=0.422$ , 另文发表), 所以这种传粉不利并不是由于花粉不足所导致的。野外观察发现, 小种群仅在 11:00–13:00 左右才有少量传粉昆虫来访, 而大种群从 9:00–16:00 均有传粉昆虫活动, 小种群中柱头所接受的总花粉数和正配花粉数均数明显小于大种群(表2)。另小种群A–F中的结籽率(种子数/胚珠数 $\times 100\%$ )还不到50%, 并随着该植株花密度(吸引传粉昆虫的重要因素之一)增加而增加, 而大种群K–M中的结籽率均高于85%, 与该植株花密度关系不明显(Shao et al., 2008)。以上两点表明安徽羽叶报春小种群中的传粉昆虫缺乏, 它是导致小种群传粉不利的原因之一。此外, 几乎所有的小种群中长柱花和短柱花数目已明显偏离1:1, 而在大种群(K–M)中两者均大致相等, 偏离程度与种群大小有明显的负相关性(Shao et al., 2008)。因此, 小种群中这种花朵型比的偏离也是导致传粉不利的原因之一。综上所述, 小种群中传粉昆虫的不足和型比的偏离是引起小种群中总花粉数、正配花粉数及占总花粉数的比例明显低于大种群的主要原因。

此外, 截形蜂虻和中华雏蜂虻的传粉活动受气候条件的影响较大, 只有当气温达20 °C以上晴朗的天气条件下才出来活动, 具体原因尚不清楚。因此, 安徽羽叶报春在繁殖阶段即花朵开放期需要有较充足的光照, 才能有效地吸引截形蜂虻和中华雏蜂虻帮助其完成有性生殖的重要阶段——传粉, 但安徽羽叶报春是弱小草本, 根系不发达, 营养生长阶段需要一相对较阴湿的环境, 这一对矛盾使安徽羽叶报春对生境的要求比较苛刻, 仅分布于落叶阔叶林下水边或落叶阔叶林缘阴坡处。

**致谢** 感谢中国农业大学杨定教授和姚刚博士帮助鉴定传粉昆虫。国家自然科学基金(No. 30500300); 安徽省自然科学基金(No. 050430501); 教育部高等学校博士点学科专项科研基金(20060370001); 安徽师范大学博士启动基金资助。

## 参考文献

- Ågren J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779–1790.
- Barrett SCH, Harder LD. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 73–79.
- Bosch M, Waser NM. 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* 126: 76–83.
- Boyd M, Silvertown J, Tucker C. 1990. Population ecology of heterostyle and homostyle *Primula vulgaris*: growth, survival and reproduction in field populations. *Journal of Ecology* 78: 799–813.
- Byers DL. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82: 1000–1006.
- Cahalan CM, Gliddon C. 1985. Genetic neighbourhood sizes in *Primula vulgaris*. *Heredity* 54: 65–70.
- Chen F-H (陈封怀), Hu C-M (胡启明). 1990. Primulaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 59 (2): 55–57.
- Chen M-L (陈明林), Zhang X-P (张小平). 2002. A study on the ecological features of *Primula merrilliana*, a rare and endangered plant species. *Journal of Anhui Normal University* (安徽师范大学学报) 25: 371–374.
- Dreisig H. 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. *Oikos* 72: 161–172.
- Ellstrand NC, Elam DR. 1993. Population genetic consequences of small population size implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217–242.
- Guo X-H (郭新弧). 1992. The history of discovery and research on the plants of *Primula* L. from Anhui, China. *Journal of Fuyang Normal College* (阜阳师范学院学报) 18 (2): 28–29.
- Hang S-Q, Guo Y-H. 2000. New advances in pollination biology and the studies in China. *Chinese Science Bulletin* 45: 1441–1447.
- Huang S-Q, Tang L-L, Sun J-F, Lu Y. 2006. Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism. *New Phytologist* 171: 417–424.
- Hong D-Y (洪德元), Ge S (葛颂), Zhang D-M (张大明), Wang X-Q (汪小全), Cheng S-Z (程树志). 1995. Principles and approaches to studying the mechanisms of plant rarity and endangerment. In: Qian Y-Q (钱迎倩), Zhen R-D (甄仁德) eds. *Advances in biodiversity research* (生物多样性研究进展). Beijing: Science and Technology Press of China. 125–133.
- Ishihama F, Ueno S, Tsumura Y, Washitani I. 2006. Effects of density and floral morph on pollen flow and seed reproduction of an endangered heterostylous herb, *Primula sieboldii*. *Journal of Ecology* 94: 846–855.
- Kunin WE. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225–234.
- Kwak MM. 1987. Pollination and pollen flow disturbed by honey-bees in bumblebee-pollinated *Rhinanthus* populations? In: Andel JV, Bakker JP, Snaydon RW eds. *Disturbance in grasslands*. Kordrecht: Junk. 273–283.
- Matsumura C, Washitani I. 2000. Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research* 15: 307–322.
- Nishihiro J, Washitani I, Thomson JD, Thomson BA. 2000. Patterns and consequences of stigma height variation in a

- natural population of a distylous plant, *Primula sieboldii*. *Functional Ecology* 14: 502–512.
- Qian X-H (钱嘯虎), Guo X-H (郭新弧). 1991. The Flora of Anhui (安徽植物志). Hefei: Anhui Science and Technology Press. 4: 33–35.
- Shao J-W, Zhang X-P, Zhang Z-X, Zhu G-P. 2008. Effects of population size on reproductive success of the endangered and endemic species *Primula merrilliana*. *Journal of Integrative Plant Biology*. doi:10.1111/j.1744-7909.2008.00655.x.
- Su X-L (苏小菱). 2006. New record of plants in Zhejiang: *Primula merrilliana* Schltr. *Journal of Zhejiang Forestry College (浙江林学院学报)* 23: 475–476.
- Tang L-L (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.
- Treuren RV, Bijlsma R, Ouborg NJ, Kwak MM. 1994. Relationships between plant density, out crossing rates and seed set in natural and experimental populations of *Scabiosa columbaria*. *Journal of Evolution Biology* 7: 287–302.
- Washitani I, Kato M, Nishihiro J, Suzuki K. 1995. Importance of queen bumble bees as pollinators facilitating inter-morph crossing in *Primula sieboldii*. *Plant Species Biology* 9: 169–176.
- Watanabe A, Goka K, Washitani I. 2003. Effects of population spatial structure on the quantity and quality of seeds set by *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Plant Species Biology* 18: 107–121.
- Woodell SRJ. 1960. What pollinates primulas? *New Scientist* 8: 568–571.
- Zhang X-P (张小平), Chen M-L (陈明林). 2003. A study of genetic diversity of *Primula merrilliana* and *P. cicutariifolia* with assessing new ornamental resources. *Journal of Plant Research Environment (植物资源与环境学报)* 12 (3): 1–5.
- Zu Y-G (祖元刚), Zhang W-H (张文辉), Yan X-F (阎秀峰), Ge S (葛颂). 1999. The research of conservation biology of *Adenophora lobophylla* Hong (濒危植物裂叶沙参保护生物学). Beijing: Science Press. 100–119.