

光果甘草二体雄蕊的发育及其适应意义

田润炜¹ 陆嘉惠^{1,2,3*} 李学禹³ 余 营¹ 谢良碧¹ 秦忠立¹

¹石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832003; ²新疆兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832003; ³石河子大学甘草研究所, 新疆石河子 832003

摘 要 甘草属(*Glycyrrhiza*)植物具“9 + 1”二体雄蕊, 其中9枚合生雄蕊的上部花丝分离, 分离的花丝在发育过程中存在由早期长、短交错的二组排列方式转变为后期以雄蕊管最长的1枚雄蕊为中心向两边渐次缩短的倒“V”形排列。为了解这种雄蕊发育动态、分化现象及发育成熟后的适应意义, 该文以光果甘草(*G. glabra*)为实验材料, 比较了雄蕊发育过程中的形态变化、成熟花粉的理化性质及在传粉中的作用。结果显示: 雄蕊发育早期长、短两组雄蕊在花药大小与形状上存在分化, 但后期伴随着花丝的快速生长与花粉的成熟、散出, 花药大小与形状趋于一致; 花粉组织化学成分及授粉成功率无差异, 但成熟花粉的数量和花粉活力存在差异; 去雄处理虽然使访花者在一天内的两个访花高峰期的访花频次降低, 但结实率高于自然对照, 说明以异交为主的花去除雄蕊后, 降低了雌、雄蕊间的功能干扰, 提高了传粉昆虫的授粉率; 发育早期长、短交错排列的二组雄蕊到成熟期时发生的倒“V”形排列的转变, 使不同数量与活性的花粉分布在花内不同空间, 最大化接触访花者, 实现了资源节约, 提高了雄蕊的雄性适合度, 即在有限的空间内用最节约的雄性资源投入、使传粉空间与传粉几率最大化的方式, 来提高雄性功能。

关键词 排列方式, 雄性功能, 传粉, 资源分配, 雄蕊发育

Diadelphous stamens in *Glycyrrhiza glabra*: their development and adaptive significance

TIAN Run-Wei¹, LU Jia-Hui^{1,2,3*}, LI Xue-Yu³, YU Ying¹, XIE Liang-Bi¹, and QIN Zhong-Li¹

¹College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; ²The Key Laboratory of Oasis Eco-agriculture Xinjiang Production and Construction Group, Shihezi, Xinjiang 832003, China; and ³Institute of Licorice in Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China

Abstract

Aims The stamens of *Glycyrrhiza* species are diadelphous, with nine staminal filaments united at the base as a staminal sheath and separated in the upper portion of the staminal sheath. The arrayal shape of the nine stamens changes from two rows at an early stage to an inverted “V”-shaped arrangement at a later stage. Our objectives were to (1) describe development of the stamens in *G. glabra* (from the bud stage to full bloom) to determine differences in shape development, timing and position of stamens and (2) determine the functional role of long- and short-level stamens in the pollination processes and its adaptive significance.

Methods The development of stamens (measurement of the filament, anther, and style lengths at five developmental stages) and variability of timing and position of stamens were observed under a dissecting microscope. Scanning electron microscopy recorded pollen morphology. The vitality, quantity and chemical composition of pollen were counted and detected. In addition, the number of seeds following each pollination treatment and the pollinator behavior of insects on different stamen removal treatments were compared to examine differentiation of long- and short-level stamens.

Important findings There were differences between the long- and short-level stamens in filament length, anther size and shape early in development, but the differences disappeared when filaments elongated and mature pollen was released. The numbers of pollen grains and pollen vitality between the long- and short-level stamens were different later in development. However, no significant differences were observed in chemical composition of pollen and seed sets among different treatments. Emasculation of the long- and short-level stamens induced reductions in the visiting frequency, but the seed sets of emasculation were higher than without emasculation, which indicates that emasculation reduces the interference between stamens and stigma and improves the pollination rate. The arrayal shape of stamens changed from two rows early in time to an inverted “V”-shaped arrangement at a later stage and resulted in different quantity and vitality of pollen. This indicates that the flower of *G. glabra*

uses fewer male resources to obtain the highest pollination efficiency and to improve male functionality.

Key words arrangement, male function, pollination, resource allocation, stamen development

植物花的主要形态学性状都是作用于雄性功能(把花粉散发到可受柱头)的选择压力下进化而来的(Morgan & Schoen, 1997; Barrett, 2002, 2003; 张大勇, 2004; Muchhala *et al.*, 2010; Weigend *et al.*, 2010; Dai & Galloway, 2011; 任明迅等, 2012)。作为雄性功能的直接参与部位, 雄蕊的形态与结构也在这种选择压力下表现出一定的变化, 甚至在同一朵花内出现了雄蕊与雄蕊之间在形态上的显著分化(任明迅, 2009)。任明迅(2009)将花内雄蕊的分化划分为5种主要形式: 花丝的分化; 花药的分化; 雄蕊合生的分化; 雄蕊运动的分化; 退化雄蕊(含变态雄蕊)。目前雄蕊分化中某些具体类型如异型雄蕊已受到了较多的关注(Darwin, 1877; Forbes, 1882; 罗中莱和张奠湘, 2005; Luo *et al.*, 2008), 但是其他大部分类型的适应意义与进化还没有得到明确的揭示。

豆科植物中存在多种不同形式的雄蕊分化现象, 其中异型雄蕊的现象主要分布于云实亚科(Caesalpinioideae)的几个属中(Proctor *et al.*, 1996; Torres *et al.*, 2007; Albert *et al.*, 2009; Barrett, 2010; de Almeida *et al.*, 2013), 蝶形花亚科(Papilionoideae)中报道较少(罗中莱和张奠湘, 2005), 如在巴西亚马逊河发现铁木豆属(*Swartzia*)的*S. trimorphica*具有3种不同形态的雄蕊(de Freitas Mansano & de Souza, 2005)。我们在研究蝶形花亚科甘草属(*Glycyrrhiza*)光果甘草(*G. glabra*)的繁育系统时发现光果甘草也存在一定的雄蕊分化现象(廖云海等, 2010), 根据任明迅(2009)的划分方式, 可同时归属于雄蕊合生分化(9枚雄蕊花丝下部联合呈管状包围雌蕊生长, 1枚雄蕊离生)和花丝分化(长短存在差异)。光果甘草繁育系统为兼性异交, 以异交为主(廖云海, 2011; 田润炜等, 2012), 其雄蕊发育早期, 合生的9枚雄蕊中5枚花丝较长, 其余4枚与离生的1枚雄蕊花丝较短, 长短雄蕊交错排列, 发育后期花丝以雄蕊管状结构最下方的1号长雄蕊(图1C、E)为中心向两边渐次缩短呈倒“V”形排列, 这种排列方式的转变是如何发生的, 其适应意义是什么? 早期呈交错排列的长、短雄蕊到了后期发育成熟时是否存在花粉活力、传粉效率、吸引昆虫传粉等雄性功能上的分化? 这些问题尚不明确。揭示光果甘草雄蕊

发育动态、分化现象及其适应性意义将为豆科植物花器官的适应性进化研究积累具有科学价值的原始资料。因此本研究对光果甘草雄蕊发育过程中的形态变化、花粉理化性质及成熟后在传粉过程中的作用进行了研究, 旨在探讨以下问题: (1)雄蕊在花的不同发育时期形态结构、空间位置如何变化? 发育成熟后花粉活力、数量和化学组成是否存在差异? 这种变化和差异对传粉功能有无影响? 其适应意义是什么? (2)雄蕊发育成熟后在传粉者的传粉行为和传粉效率中的作用是否存在分化? 这种分化对实现异交传粉、提高结实率是否具有进化意义?

1 材料和方法

1.1 研究地点和研究材料

试验地位于石河子大学实验农场, 地处44°45' N, 123°45' E。年平均气温2.4–2.7 °C, ≥ 10 °C年有效积温3 000–3 500 °C, 年降水量300–500 mm, 主要集中在6–8月; 年蒸发量1 500–2 000 mm; 供试材料为种植30年左右处于半野生状态的光果甘草居群。

1.2 研究方法

1.2.1 花内雄蕊形态发育、花粉理化性质的观察与测定

根据刘淑明(1996)、廖云海(2011)对甘草花蕾发育状态的划分, 我们将光果甘草的花蕾发育期也划分为5个时期, 如图1A所示。

1.2.1.1 雄蕊形态及花药开裂时间观察 采摘从花蕾到花盛开的不同时期的花, 在体视解剖镜(OLYMPUS SZX12, COLYMPUS Co., Tokyo, Japan)下解剖观察花形态发育动态变化及雄蕊花药开裂情况, 记录拍照, 通过Digimizer软件进行雌雄蕊长短、花药大小(长度、宽度)的测量。

1.2.1.2 花粉形态观察 分别采集长、短雄蕊的成熟花粉, 用硫酸纸袋包裹放入变色硅胶干燥, 然后将花粉直接散布在贴有双面胶的样品台上真空喷金镀膜后在扫描电镜(JSM-6490LV, JEOL Ltd., Tokyo, Japan)下观察拍照, 使用Digimizer软件进行花粉粒大小的测量。

1.2.1.3 花粉组织化学检测 将光果甘草花内长、

短雄蕊的新鲜成熟花粉分别置于载玻片上, 分别滴加I₂-KI、苏丹III染色液, 在显微镜下观察花粉粒的染色情况。若I₂-KI染色后花粉呈现蓝黑色, 则显示有淀粉存在; 若苏丹III染色后花粉呈橘红色, 则显示有脂质存在。

1.2.1.4 花粉数量测定 随机采取将要开放的小花10朵, 分别剥出每朵花的长、短雄蕊的花药, 用10%的HCl溶解花药壁, 制成1 mL的悬浮液。用微量进液器取5 μL, 重复10次, 制片, 在显微镜(OLYMPUS BX51, OLYMPUS Co., Tokyo, Japan)下观察统计花粉数。统计每朵花的长、短雄蕊的花粉数, 最后计算10朵小花长、短雄蕊的花粉平均数。

1.2.1.5 花粉活力测定 于盛花期在实验地选取一块10 m × 10 m的小样地。每天12:00左右采集处于不同花蕾时期的花粉检测花粉活性, 确定长、短雄蕊是否同熟及哪一时期花粉活力最强; 开花当天8:00–20:00分别采集长、短雄蕊的花粉检测花粉活力, 确定一天中何时花粉活力最强, 测定花粉活力采用TTC法(廖云海等, 2010)。

1.2.2 雄蕊雄性功能的比较

野外条件下对光果甘草进行人工授粉实验, 设置如下3个处理: (1)对照: 不做任何处理, 用以检测自然状态下的传粉情况; (2)人工自花授粉套袋: 开花前去雄套袋(A, 只去短雄蕊; B, 只去长雄蕊; C, 不去雄), 开花当天授以自花花粉(A, 去短雄蕊的授长雄蕊花粉; B, 去长雄蕊的授短雄蕊花粉; C, 授长、短雄蕊混合花粉)后套袋, 比较雄蕊人工授粉下的自交能力有无差异; (3)异株异花授粉套袋: 开花前去全部雄蕊后套袋, 开花当天授以异株异花花粉(A, 只授短雄蕊花粉; B, 只授长雄蕊花粉; C, 授长、短雄蕊混合花粉)后套袋, 比较雄蕊异交能力有无差异。

1.2.3 雄蕊分化对传粉者及其行为的影响

在光果甘草居群中随机选取10株, 在每株上标记4朵即将开放的花分别做如下处理: 不做任何处理的对照、去长雄蕊、去短雄蕊、去全部雄蕊, 然后挂牌进行访花昆虫种类、日活动规律、访花频率、停留时间等的观察与统计。

1.3 数据统计分析

获得的数据使用SPSS 17.0中的独立样本t检验和单因素方差进行分析, 用平均值±标准偏差表示。

2 结果

2.1 雄蕊形态及发育动态特征比较

光果甘草具(9 + 1)式二体雄蕊, 在花蕾发育的1、2、3时期, 合生的9枚雄蕊中5枚花丝较长, 其余4枚与离生的1枚雄蕊花丝较短, 长雄蕊花丝于中下部分离, 短雄蕊近中部分离, 花丝长短交错, 剥离展开后花药呈二型排列(图1C); 长雄蕊花药卵形, 短雄蕊花药肾形; 长、短雄蕊花药均为底着药, 开裂方式均为纵裂式; 未成熟时花药颜色为黄绿色, 花丝为浅黄色; 成熟时花药为黄色, 花粉散尽后花药萎缩变干成为褐色, 花丝变为白色。

长、短雄蕊花丝长度随着花蕾发育从第1时期到第5时期有逐渐伸长的趋势(图1A; 表1), 但在第1–3时期, 长雄蕊花丝长度显著长于短雄蕊, 花药显著大于短雄蕊(表1); 从第4时期开始2、3号短雄蕊花丝开始迅速伸长, 花蕾发育至第5时期即花完全开放时, 2、3号短雄蕊长度仅次于最长的1号长雄蕊(图1C、E), 此时将雄蕊剥离展开后, 花药已由最初的二型排列变为倒“V”形排列(图1E); 长、短雄蕊花药在第3–4时期开始均有部分开裂, 至花完全开放时花药全部开裂, 花粉散出后, 长、短花药开始萎蔫, 大小差异性也随之降低。雌蕊与雄蕊间始终存在一定的异位距离(廖云海等, 2010), 但从第3时期开始雌蕊柱头上部向靠近龙骨瓣的方向逐渐卷曲(图1A)。

2.2 两种雄蕊花粉形态、化学成分及花粉数量的比较

通过扫描电镜观察, 光果甘草长、短雄蕊的花粉单粒赤道面观均为大小均匀的椭球形, 极面观为3裂圆形, 具三孔沟, 表面具穴状-细网状纹饰(图2A–D), 长雄蕊花粉平均大小为(32.28 ± 1.48) μm × (24.43 ± 0.31) μm, 短雄蕊花粉平均大小为(31.24 ± 0.75) μm × (23.41 ± 0.77) μm, 长、短雄蕊花粉粒大小差异不显著($n = 10; t = 1.93; p > 0.05$)。

组织化学染色结果表明, 长、短雄蕊花粉对I₂-KI、苏丹III染色均呈阳性反应, 说明两种雄蕊花药内花粉的组织化学成分没有差异, 都贮藏有营养物质淀粉和脂质(图2E–H)。

我们分别检测了长、短两组雄蕊的花粉量, 数据统计显示, 长雄蕊的平均花粉数量为5 078 ± 336.79; 短雄蕊的平均花粉数量为2 544 ± 175.90, 两组雄蕊的花粉量存在极显著差异($n = 10; t = 6.67$;

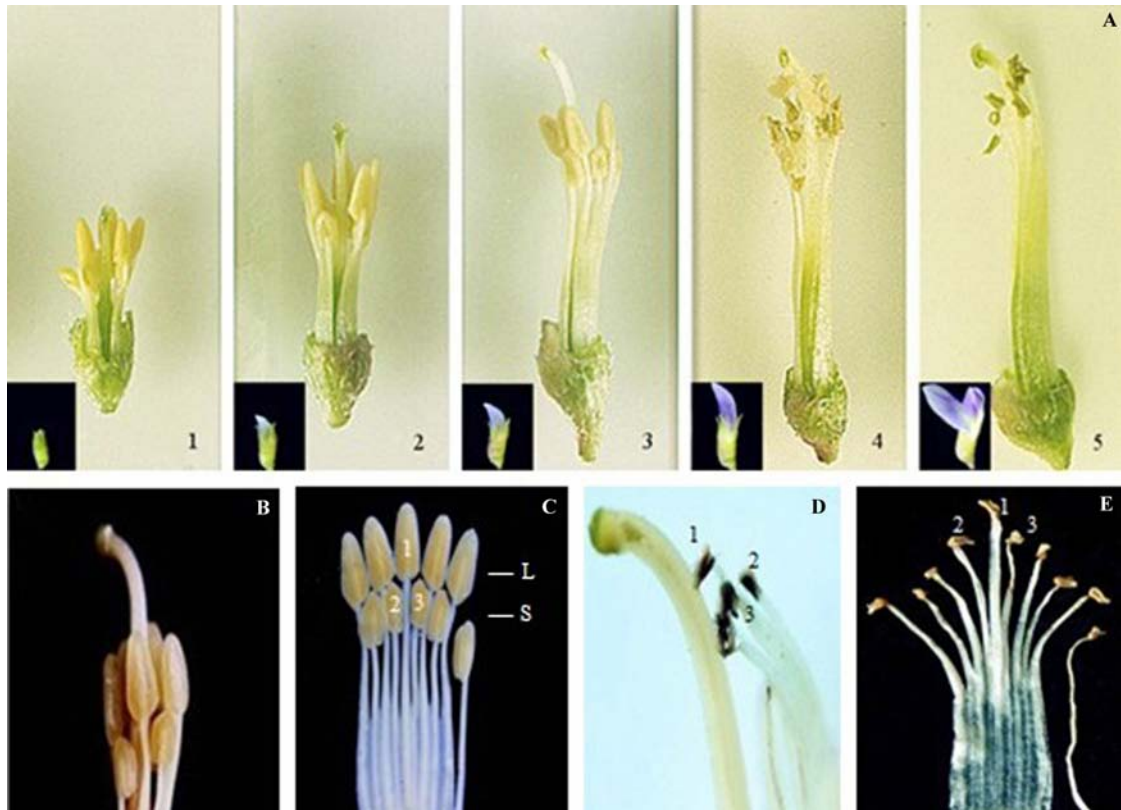


图1 光果甘草花发育的不同时期。**A**, 雄蕊发育的5个不同时期。**B**, 未散粉雄蕊。**C**, 未散粉雄蕊剥离展平后的形态(L, 长雄蕊; S, 短雄蕊; 1, 长雄蕊; 2, 3, 短雄蕊)。**D**, 散粉后雄蕊(1, 长雄蕊; 2, 3, 短雄蕊)。**E**, 已散粉雄蕊剥离展平后的形态(1, 长雄蕊; 2, 3, 短雄蕊)。

Fig. 1 Different flowering stages of *Glycyrrhiza glabra*. **A**, Stamens on five different developmental stages. **B**, No loose powder stamens. **C**, Peel and flattened form of no loose powder stamens (L, longer stamens; S, shorter stamens; 1, longer stamens; 2, 3, shorter stamens). **D**, Loose powder stamens (1, longer stamens; 2, 3, shorter stamens). **E**, Peel and flattened form of loose powder stamens (1, longer stamens; 2, 3, shorter stamens).

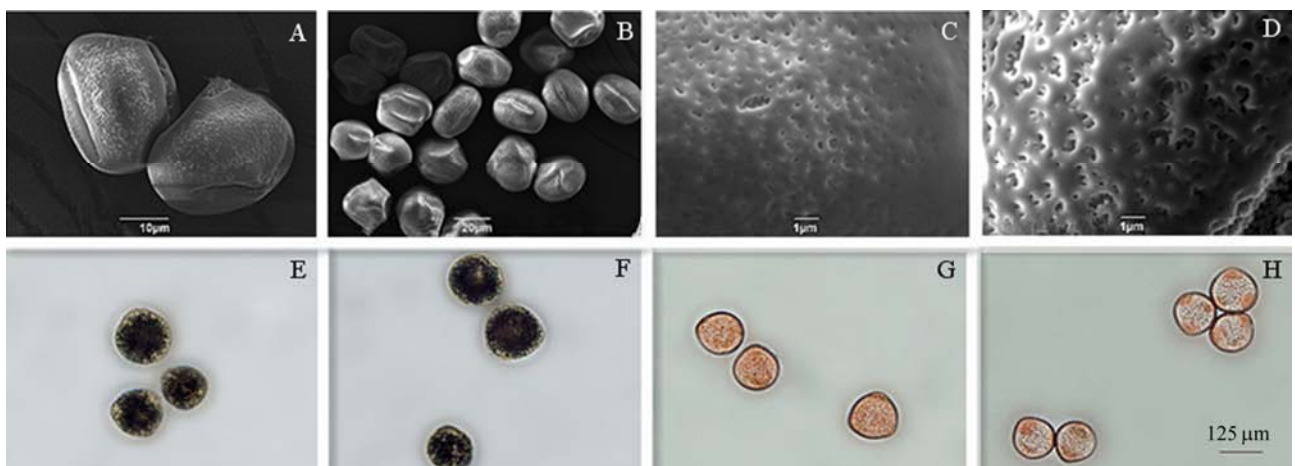


图2 光果甘草长/短雄蕊花粉电镜扫描及组织化学检测图。**A, B**, 长、短雄蕊花粉赤道面。**C, D**, 长、短雄蕊花粉表面纹饰。**E, F**, 长、短雄蕊花粉 I_2 -KI染色。**G, H**, 长、短雄蕊花粉苏丹III染色Sudan III。

Fig. 2 Morphology of pollen grains in longer/shorter stamen under scanning electron microscopy and histochemical staining of *Glycyrrhiza glabra*. **A, B**, Equatorial view of pollen grains from longer and shorter stamens. **C, D**, Surface ornamentation of pollen grains from longer and shorter stamens. **E, F**, I_2 -KI staining of longer and shorter stamens pollen grains. **G, H**, Sudan III staining of longer and shorter stamens pollen grains.

表1 光果甘草长、短雄蕊特征参数(mm) (平均值±标准偏差)

Table 1 Longer and shorter stamens' attributes of *Glycyrrhiza glabra* (mm) (mean ± SD)

雄蕊特征	Stamen attributes	花药宽度	Anther width	花药长度	Anther length	雄蕊长度	Stamen length
第1时期 Stage 1	长雄蕊	Longer stamen	0.39 ± 0.02	0.74 ± 0.05	2.16 ± 0.12		
	短雄蕊	Shorter stamen	0.35 ± 0.02	0.49 ± 0.02	1.52 ± 0.12		
	<i>t</i> 检验	<i>t</i> -test	4.18*	14.12	11.95**		
第2时期 Stage 2	长雄蕊	Longer stamen	0.45 ± 0.03	0.81 ± 0.08	2.66 ± 0.24		
	短雄蕊	Shorter stamen	0.41 ± 0.03	0.52 ± 0.03	1.99 ± 0.21		
	<i>t</i> 检验	<i>t</i> -test	3.70**	10.80**	6.53**		
第3时期 Stage 3	长雄蕊	Longer stamen	0.46 ± 0.03	0.74 ± 0.10	3.90 ± 0.41		
	短雄蕊	Shorter stamen	0.41 ± 0.03	0.55 ± 0.06	3.23 ± 0.43		
	<i>t</i> 检验	<i>t</i> -test	3.79**	5.08**	3.55**		
第4时期 Stage 4	长雄蕊	Longer stamen	0.22 ± 0.03	0.40 ± 0.04	5.23 ± 0.47		
	短雄蕊	Shorter stamen	0.21 ± 0.02	0.32 ± 0.05	4.87 ± 0.53		
	<i>t</i> 检验	<i>t</i> -test	0.59	4.23**	1.63		
第5时期 Stage 5	长雄蕊	Longer stamen	0.21 ± 0.03	0.39 ± 0.05	5.48 ± 0.46		
	短雄蕊	Shorter stamen	0.19 ± 0.02	0.31 ± 0.04	5.44 ± 0.33		
	<i>t</i> 检验	<i>t</i> -test	1.04	4.37**	0.25		

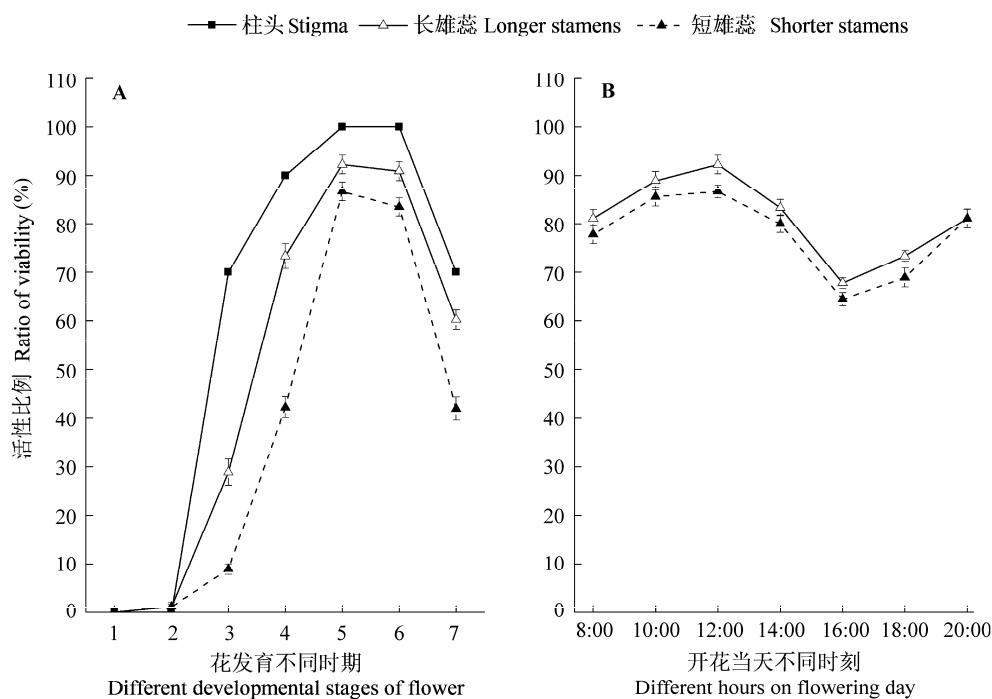
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

图3 光果甘草花发育不同时期与开花当天花粉活力的变化(平均值±标准偏差)。A, 花发育不同时期花粉活力的变化(1, 2, 3 ..., 5为花发育的5个不同时期; 6, 开花第2天; 7, 开花第3天)。B, 开花当天花粉活力变化。

Fig. 3 Changes of pollen viability of *Glycyrrhiza glabra* in different developmental stages of flower and on the first day of anthesis (mean ± SD). A, Viability of pollen in different developmental stages of flower (1–5, five developmental stages of flower; 6, second day of anthesis; 7, third day of anthesis). B, Viability of pollen on the first day of anthesis.

$p < 0.01$), 长雄蕊的花粉量约是短雄蕊的2倍。

2.3 两种雄蕊花粉活力比较

图3A、B分别显示了花发育不同时期及开花当

天不同时刻花粉活力的变化情况, 从图3A可以看出长、短雄蕊的花粉发育成熟趋势一致, 从第3时期开始, 花粉与柱头已具有部分活力和可授性, 随着

花发育成熟活性逐渐升高; 光果甘草单花花期为2天, 第5时期即开花当天花粉活力与柱头可授性都达到最强, 从图3B可以看出开花当天长、短雄蕊的花粉活力从8:00开始逐渐增强, 12:00达到最强, 长、短雄蕊花粉活力分别为92.22%和86.67%, 之后开始逐渐降低, 至16:00达最低, 以后又逐渐增强; 开花后第2、3天, 花药萎蔫花粉散尽, 而柱头仍然保持高的可授性并继续伸长, 最后靠近龙骨瓣上方, 开花第4天柱头开始萎蔫, 可授性迅速减弱, 有的柱头已经完全丧失可授性(廖云海等, 2010)。从图3A、B还可看出无论是发育的不同时期还是开花当天的不同时刻, 长雄蕊花粉活力始终略强于短雄蕊。

2.4 两种雄蕊雄性功能的比较

我们分别采用长、短雄蕊及两种雄蕊的混合花粉进行了人工自交和异交的授粉实验, 比较了两种雄蕊的花粉雄性功能。结果如表2所示, 无论是自交还是异交, 分别授以长雄蕊花粉和短雄蕊花粉的结

实率间均无显著性差异, 表明长、短雄蕊雄性功能没有显著差异; 但单个类型花粉的结实率普遍低于对照及混合花粉异株异交的结实率。结实率由高到低依次为: 混合花粉异株异交、自然对照、单个类型花粉异株异交、单个类型花粉自交, 说明长、短雄蕊的分化对繁育系统无影响, 混合花粉异交更有利于光果甘草异交结实。

2.5 雄蕊分化对传粉者及其行为的影响

通过观察发现, 主要传粉者花黄斑蜂(*Anthidium florentinum*)、宽板尖腹蜂(*Coelioxys afra*)、意大利蜂(*Apis mellifera*)和紫木蜂(*Xylocopa valga*), 在不同处理下的访花行为与对照组基本一致(廖云海, 2011; 田润炜等, 2012), 但访花昆虫在一天内的两个访花高峰期10:00–12:00、18:00–20:00去雄处理的访花频次均低于对照(图4)。光果甘草花开放时龙骨瓣闭合一般不能自动弹开, 此时花内雌蕊、雄蕊均被雄蕊包裹, 花粉已堆积至柱头下方(图1A-4),

表2 光果甘草人工授粉试验结果
Table 2 Results of artificial pollination experiments in *Glycyrrhiza glabra*

处理 Treatment	处理花朵数(结实花朵数) No. of treatment flowers (fruit flowers)	结实率 Seed set (%)
对照 Control	72 (31)	43.06 ± 0.50 ^b
长雄蕊花药花粉自交 Experimentally selfed by pollen of longer stamen	34 (1)	2.94 ± 0.17 ^a
短雄蕊花药花粉自交 Experimentally selfed by pollen of shorter stamen	36 (0)	0.00 ± 0.00 ^a
两种雄蕊花药花粉混合自交 Experimentally selfed by two styles of stamen pollen of mixture	52 (1)	1.92 ± 0.14 ^a
长雄蕊花药花粉异交 Experimentally out-crossed by pollen of longer stamen	30 (3)	10.00 ± 0.31 ^a
短雄蕊花药花粉异交 Experimentally out-crossed by pollen of shorter stamen	35 (4)	11.43 ± 0.32 ^a
两种雄蕊花药花粉混合异交 Experimentally out-crossed by two styles of stamen pollen of mixture	34 (18)	52.94 ± 0.51 ^b

同列不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$).
Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

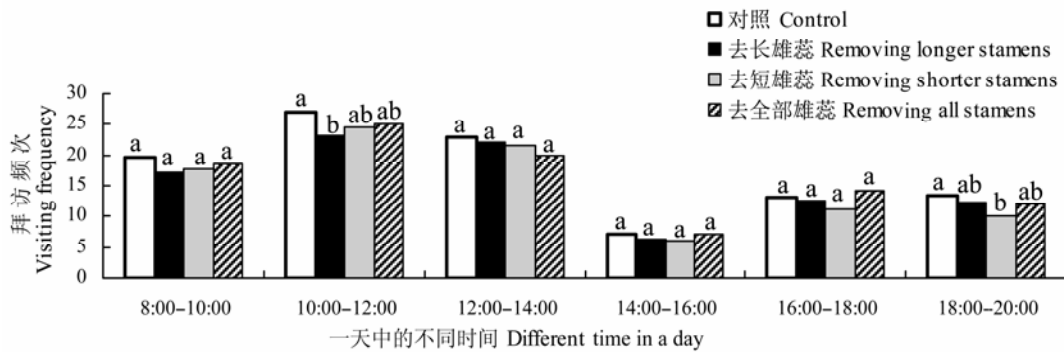


图4 昆虫访花频次。不同字母表示此时段不同处理间差异显著。
Fig. 4 Visiting frequency of insect pollinators. Different letters indicate significant difference of this period in different treatments.

表3 不同处理下光果甘草的结实率

Table 3 Seed sets of *Glycyrrhiza glabra* under different treatments

处理 Treatment	处理花朵数 No. of treatment flowers	结实数 No. of seed	结实率 Seed set (%)
去长雄蕊 Removing longer stamen	40	22	55.00 ± 0.51 ^{ab}
去短雄蕊 Removing shorter stamen	42	30	71.43 ± 0.46 ^a
去全部雄蕊 Removing all of stamens	42	30	71.43 ± 0.46 ^a
对照 Control	72	31	43.06 ± 0.50 ^b

同列不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different letters in the same column indicate significant difference ($p < 0.05$).

当访花者的中足和后足停在翼瓣和龙骨瓣上时,它们利用自身重量使龙骨瓣打开,暴露出雌雄蕊;访花者在伸长喙取食花蜜的同时,雌蕊卷曲的柱头从雄蕊的包裹中弹出(图1A-5、D)从而更易接受传粉昆虫携带的异花花粉。结实率统计结果显示(表3),去除长雄蕊与去除短雄蕊后的结实率间无显著性差异,但均显著高于对照的结实率。

3 讨论

异型雄蕊是指一朵花内的雄蕊在形态、大小、颜色等方面有显著的区别,并存在不同程度分工的现象(Darwin, 1877; Forbes, 1882; 罗中莱和张莫湘, 2005),即“给食型”与“传粉型”雄蕊。光果甘草作为蝶形花亚科植物,雄蕊具一定程度的花丝合生,发育早期花丝长短存在差异的两组雄蕊的花药在大小与形状上存在分化,但发育成熟后,花药的大小与形状趋于一致,花粉组织化学成分、人工控制授粉实验结实率均无差异,但成熟花粉的数量和花粉活力存在差异性;初步说明两组雄蕊发育成熟后不存在功能上的分化,两组雄蕊均为“传粉型”雄蕊。早期雄蕊花丝长、短的差异可能是花丝发育的起始和终止时间不同引起的,离生的那枚雄蕊主要是由于蜜腺着生和发育上的原因造成的(Foerste, 1888)。

光果甘草的二体雄蕊在发育过程中,两组雄蕊中的短雄蕊2、3在发育后期花丝迅速伸长,至第5时期即花完全开放时长度仅次于1号长雄蕊(如图1D、E),使花药在成熟时呈现倒“V”形排列,这种雄蕊排列方式的转变能使花药最大程度接触传粉者。因为雄蕊围绕雌蕊形成的管状结构下方的雄蕊较长,上方的雄蕊短,才能都接触到传粉者,而观察

发现1、2、3号雄蕊正是位于管状结构下方的雄蕊(图1D)。另外,数量众多的雄蕊可能在花内资源分配调整下发生分化(任明迅等, 2012),因为花粉的数量和质量会影响植物果实和种子的成熟(Medrano *et al.*, 2000; Klüber & Eckert, 2004; 王晓娟等, 2010)。本实验中花粉活力和数量统计结果表明,长短雄蕊的成熟花粉的数目和活性存在差异,可能是雄蕊资源的分配调整。这使得花能够在多个不同空间位置存在不同数量与活性花粉的花药,不仅提高了传粉昆虫的携粉几率,使异交授粉率增大,而且实现了资源节约和繁殖最大化,即在有限的空间内,用最节约的雄性资源投入使传粉空间及传粉几率最大化,提高雄性功能,具有一定的适应意义。

雄蕊分化对访花昆虫及其行为影响的研究中,在一天内的两个访花高峰期,去除长雄蕊、去除短雄蕊与去除全部雄蕊处理下的访花者的访花频次均低于对照(图4),说明去雄处理对访花者的访花行为具有一定影响,但去雄处理与对照相比结实率均有提高,可能是去除部分或全部雄蕊后降低了雌、雄蕊间的功能干扰,增大了自身柱头接受异花花粉的可能性,即增加了异交的可能性而使结实率提高。因为在娇小的两性花内,不仅存在着雌蕊与雄蕊之间的性别干扰(Barrett, 2002, 2003),而且众多的雄蕊之间也可能存在“性别内干扰”(任明迅, 2010),观察发现访花者访花前,光果甘草花内雌蕊是被包裹在雄蕊中的,花粉此时已散出堆积至柱头下方紧挨柱头,自身的花粉与柱头间是可能存在相互干扰的;且雄蕊发育成熟时,前期存在长短差异的两组雄蕊此时差异性减小,散粉时雄蕊与雄蕊间的相互干扰也可能存在;同时也可能是去雄处理减少了自身花粉与外源花粉竞争落置柱头的机会;除此之外,在观察中发现有小的蝇类访花者,去雄操作使得花的龙骨瓣宽松,而能够被这些小的传粉者打开使柱头接收到更多的花粉,可能也是造成结实率提高的原因。

豆科的化石发现很早,它的3个亚科在上白垩纪已分化出来,第三纪以后科、属不断加多,皆为木本类型,以后又逐渐演化出草本类型,如甘草属、苜蓿属等。豆科植物花中存在雄蕊群由不定数到定数、由分离到结合、花冠由整齐趋向不整齐的演化趋势,其中蝶形花亚科的蝶形花冠是进一步向虫媒方向演化的结果,雄蕊也开始以不同方式结

合, 相对于云实亚科植物分布范围更广泛, 面临更多不同环境(吴国芳等, 1992), 据此推测光果甘草花内雄蕊的分化现象可能处于向功能分化的过渡阶段, 其中离生的那枚雄蕊以及围绕雌蕊形成的管状结构最下方的那枚长雄蕊是否具有特殊功能, 还有待后续研究。

基金项目 国家自然科学基金(31260042、3076-0028)。

参考文献

- Albert S, Joshi A, Patel C (2009). Heteranthery in four tree species of *Cassia*. *Journal of Economic and Taxonomic Botany*, 33, 285–288.
- Barrett SCH (2002). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154–159.
- Barrett SCH (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358, 991–1004.
- Barrett SCH (2010). Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 351–368.
- Dai C, Galloway LF (2011). Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology*, 25, 271–278.
- Darwin C (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- de Almeida NM, de Castro CC, de Lima Leite AV, Novo RR, Machado IC (2013). Enantiostyly in *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): floral morphology, pollen transfer dynamics and breeding system. *Plant Biology*, 15, 369–375.
- de Freitas Mansano V, de Souza AL (2005). A new *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae) species with trimorphic stamens from Amazonian Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147, 235–238.
- Foerste AF (1888). Notes on structures adapted to cross-fertilization. *Botanical Gazette*, 13, 151–156.
- Forbes HO (1882). Two kinds of stamens with different functions in the same flower. *Nature*, 26, 386.
- Kliber A, Eckert CG (2004). Sequential decline in allocation among flowers within inflorescences: proximate mechanisms and adaptive significance. *Ecology*, 85, 1675–1687.
- Liao YH (2011). *A Study on Breeding System of Two Drug glycyrrhiza*. Master degree dissertation, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang. 6–29. (in Chinese with English abstract) [廖云海 (2011). 两种药用甘草繁育系统的研究. 硕士学位论文, 石河子大学, 新疆石河子. 6–29.]
- Liao YH, Lu JH, Zhang JZ, Liu J, Li XY (2010). A preliminary study on the characteristics of reproductive biology of *Glycyrrhiza glabra* L. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 30, 939–943. (in Chinese with English abstract) [廖云海, 陆嘉惠, 张继昭, 刘静, 李学禹 (2010). 光果甘草生殖生物学特性的初步研究. 西北植物学报, 30, 939–943.]
- Liu SM (1996). Study on flowering behaviour and crossbreeding technique of alfafa. *Grassland of China*, (2), 7–11. (in Chinese with English abstract) [刘淑明 (1996). 苜蓿的开花习性及其杂交技术的研究. 中国草地, (2), 7–10.]
- Luo ZL, Zhang DX (2005). A review of heteranthery in flowering plants. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 13, 536–542. (in Chinese with English abstract) [罗中莱, 张莫湘 (2005). 异型雄蕊的研究进展. 热带亚热带植物学报, 13, 536–542.]
- Luo ZL, Zhang DX, Renner SS (2008). Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology*, 22, 794–800.
- Medrano M, Guitián P, Guitián J (2000). Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancreatium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? *American Journal of Botany*, 87, 493–501.
- Morgan MT, Schoen DJ (1997). The role of theory in an emerging new plant reproductive biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 231–234.
- Muchhala N, Brown Z, Armbruster WS, Potts MD (2010). Competition drives specialization in pollination systems through costs to male fitness. *The American Naturalist*, 176, 732–743.
- Proctor MCF, Yeo P, Lack A (1996). *The Natural History of Pollination*. Harper Collins Publishers, London. 294–295.
- Ren MX (2009). Intrafloral stamen differentiations and their adaptive significances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 222–236. (in Chinese with English abstract) [任明迅 (2009). 花内雄蕊分化及其适应意义. 植物生态学报, 33, 222–236.]
- Ren MX (2010). Stamen movements in hermaphroditic flowers: diversity and adaptive significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 867–875. (in Chinese with English abstract) [任明迅 (2010). 两性花的雄蕊运动: 多样性和适应意义. 植物生态学报, 34, 867–875.]
- Ren MX, Jiang XH, Zhang DY (2012). Some important questions in plant reproductive ecology. *Biodiversity Science*, 20, 241–249. (in Chinese with English abstract) [任明迅, 姜新华, 张大勇 (2012). 植物繁殖生态学的若干重要问题. 生物多样性, 20, 241–249.]
- Tian RW, Lu JH, Xie LB, Qin ZL, Li XY (2012). Effect of

- flowering mode and pollination on reproductive success and the relationship between *Glycyrrhiza glabra* L. and *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32, 2004–2008. (in Chinese with English abstract) [田润炜, 陆嘉惠, 谢良碧, 秦忠立, 李学禹 (2012). 光果甘草与乌拉尔甘草开花与传粉方式对生殖及种间关系的影响. 西北植物学报, 32, 2004–2008.]
- Torres MW, Aximoff IA, Ferreira MHS, Guerra TJ (2007). Aspects of floral biology of buzz pollinated *Senna cana* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a rupestrian field in Mucugê, BA. <http://www.seb-ecologia.org.br/viiiiceb/pdf/1575.pdf>. Cited: Jan. 2013.
- Wang XJ, Zhang LC, Zhao ZG (2010). The pattern of seed reproduction and its response to resources in *Pedicularis semitoria* individuals. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 236–242. (in Chinese with English abstract) [王晓娟, 张龙冲, 赵志刚 (2010). 半扭卷马先蒿个体内的种子生产模式及其对资源的响应. 草业学报, 19, 236–242.]
- Weigend M, Ackermann M, Henning T (2010). Reloading the revolver-male fitness as a simple explanation for complex reward partitioning in *Nasa macrothyrsa* (Loasaceae, Cornales). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 124–131.
- Wu GF, Feng ZJ, Ma WL, Zhou XJ, Lang KC, Hu RL, Wang CZ, Li RG (1992). *Botany* 2nd edn. China Higher Education Press, Beijing. 272. (in Chinese) [吴国芳, 冯志坚, 马炜梁, 周秀佳, 郎奎昌, 胡人亮, 王策箴, 李茹光 (1992). 植物学. 第二版. 高等教育出版社, 北京. 272.]
- Zhang DY (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]

责任编辑: 李庆军 责任编辑: 李 敏