

毛姜花原变种花寿命对两性适合度的影响

高江云 杨自辉 李庆军

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要 植物的花寿命被认为是由雌、雄适合度的增长和维持花开放的花费之间的平衡来决定的。姜花属 (*Hedychium*) 是姜科唯一一个从热带到高海拔地区分布的大属, 属内不同种类植物的花寿命差异很大。毛姜花原变种 (*H. villosum* var. *villosum*) 的花寿命为5 d, 显著长于其它同域分布的姜科植物。通过人工剪除毛姜花原变种的柱头来使花朵具雌性功能的时间缩短, 结果显示: 在不同的处理中, 结实率随花朵具雌性功能时间的延长而增加, 开花1 d后剪除柱头的结实率为 $1.85\% \pm 1.59\%$, 极显著低于对照的结实率 $20.96\% \pm 4.13\%$, 说明其较长的花寿命能显著地增加传粉的成功率和结实率, 长达5 d的花寿命有利于雌性适合度的提高。同时, 毛姜花原变种开花1 d后, 剩余的平均花粉数和总平均花粉数没有显著差异, 而开花后2、3和4 d后剩余的平均花粉数则极显著少于总平均花粉数, 说明随着花寿命的延长, 花粉输出量也显著增加, 其长达5 d的花寿命也有利于其雄性适合度的提高。较长的花寿命在毛姜花原变种拓展新的生境、向更高海拔地区的扩散中也许起着重要的作用。姜科植物有着极其多样性的传粉和繁育系统, 花寿命在姜科植物传粉和繁育系统的多样性形成及其进化中起着重要作用, 同时, 较长的花寿命有效地提高了雌性适合度和雄性适合度, 从而使姜科植物能脱离热带生境, 向更高海拔的地区扩散, 花寿命在姜科植物从热带地区到高海拔地区的分布过程中也起着重要作用。

关键词 花寿命 雄性适合度 雌性适合度 毛姜花原变种 姜科

EFFECTS OF FLORAL LONGEVITY ON MALE AND FEMALE FITNESS IN *HEDYCHIMUM VILLOSUM* VAR. *VILLOSUM*

GAO Jiang-Yun, YANG Zi-Hui, and LI Qing-Jun

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

Abstract Aims Floral longevity is assumed to reflect a balance between the benefit of increased pollination success and the cost of flower maintenance. *Hedychium* is the only large genus distributed from the tropics to high elevations in the Zingiberaceae. Members of this genus vary greatly in floral longevity. The floral longevity of *H. villosum* var. *villosum* is 5 days, which is much longer than other sympatric gingers. Our objective was to assess the effects of floral longevity on male and female fitness of *H. villosum* var. *villosum* through manipulated experiments.

Methods We reduced the functional floral longevity for female function by clipping stigmas and measured the fruit-set of different treatments to test whether long flowering duration increased female fitness. We compared the pollen grain number of flowers in different stages to determine if long floral longevity benefited pollen dispersal.

Important findings Fruit-set increased with increased female functional duration. Flowers with functional floral longevity of 1 day had only $1.85\% \pm 1.59\%$ fruit-set, which was significantly lower than $20.96\% \pm 4.13\%$ fruit-set of control flowers with natural longevity. Mean pollen grain number was similar in unopened flowers and flowers 1 day after anthesis, but less in flowers 2, 3 and 4 days after anthesis. These results indicate that long floral longevity is advantageous to both female and male fitness in *H. villosum* var. *villosum*. Long floral longevity may contribute to exploring new habitats and spreading toward high elevation areas from tropical areas in the Zingiberaceae.

收稿日期: 2008-06-06 接受日期: 2008-09-10

基金项目: 中国科学院“西部之光”、国家自然科学基金(30400055)和云南省自然科学基金(2007C108M)

感谢罗燕江博士帮助分析数据, 张志强先生和任盘宇先生在野外试验中提供帮助

E-mail: gjy@xtbg.org.cn

Key words floral longevity, male fitness, female fitness, *Hedychium villosum* var. *villosum*, Zingiberaceae

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.01.010

作为被子植物的繁殖器官,花表现出极其高度的变异性。有花植物进化出如此多样的性表达方式只是为了达到最基本的目的——交配成功,其交配对策和性别多样性起源与维持的选择力量,尤其是避免自交和避免雌雄功能干扰,一直是进化生物学家关注的焦点(Barrett, 1998, 2002; 2003; 张大勇, 2004)。植物之间花粉的有效传递在很大程度上取决于传粉者的种类和植物对传粉者觅食行为的操纵,花部特征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度有密切关系(陈家宽和杨继, 1994)。花部特征可分为两个层次,即花设计(Floral design)和花展示(Floral display),花设计是指花的结构、颜色、气味和给访花者提供的报酬(花蜜和花粉等)等所有单花特征,而花展示是指花在某一时刻开放的数量和在花序上的排列方式,可看作花在群体水平上表现出的特征(Barrett, 1998; 黄双全和郭友好, 2000)。长期以来,把花生物学和交配对策联系在一起的研究工作大多集中在花设计方面,尤其是花内性器官的配置策略,但对花展示的进化生态学研究相对很少(Schoen & Dubuc, 1990; Fishbein & Venable, 1996; 张大勇, 2004)。花展示包括花开放速率、花寿命和花朵在花序内的空间排列等几个方面的内容,但很少有人对它们进行全面的综合研究(张大勇, 2004)。

被子植物的花寿命(Floral longevity)指花保持开放和具功能的时间长短。不同植物的花寿命具有显著的差异(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994)。有的植物花寿命长达数周(如一些兰科植物),有的不到一天(如一些姜科植物),为了解释这种差异, Ashman和Schoen发展出了一个进化稳定对策的理论模型,认为植物的花寿命是由雌、雄适合度的增长和维持花开放的花费之间的平衡来决定的(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995),也就是说,花寿命较长的种类异交率较高,且维持花开放的花费较少;而花寿命较短的植物异交率较低,同时花开放的花费较高。Ashman和Schoen(1994)根据这个模型预测了11种植物的花寿命,发现和它们实际观察的花寿命有极显著的正相关。在传粉生物学的研究中,

对于确保传粉成功的花部特征或机制,很多研究关注于通过增加诱物和回报等来吸引传粉者(Bell, 1985; Caruso, 2000)和增加花粉传递的有效性、精确性(Campbell *et al.*, 1996)的花部特征,对花寿命在保证交配成功及提高两性适合度方面所起的作用研究很少。一些研究认为,较长的花寿命是在缺乏传粉者或传粉者不可靠的情况下确保传粉成功的一个重要因素(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994; Khadari *et al.*, 1995),关于高山植物的很多研究也支持此观点,认为高海拔地区的植物,由于传粉者稀少、不稳定,比低海拔地区的植物具有较长的花寿命(Arroyo *et al.*, 1981; Stratton, 1989; Bingham & Orthner, 1998)。Rathcke(2003)对杜鹃花科植物山月桂(*Kalmia latifolia*)的研究认为,其较长的花寿命是避免对传粉者的竞争和繁殖保障的一个有效机制。

长期以来一直认为,姜科植物和姜目其它科的植物一样,花寿命都少于1 d (Endress, 1994; Kubitzki, 1998)。例如,姜属(*Zingiber*)一些种类的花在中午开放,仅持续数小时(Holttum, 1950);山姜属(*Alpinia*)的种类,花在早晨开放,傍晚凋谢,约开花12 h (Li *et al.*, 2001); Sakai (2000)在对姜科11属45种植物的生殖物候的观察研究中发现,这些姜科植物一般早晨开放,少数中午开放,都在24 h内凋谢。对大叶拟姜黄(*Curcumorpha longiflora*)的观察发现,其具有2 d的花寿命,这也是首次报道花寿命大于1 d的姜科植物,大叶拟姜黄通过2 d的花寿命来实现雄性先熟(Gao *et al.*, 2004)。

姜花属(*Hedychium*)是姜科的一个大属,有50余个种,也是姜科中从热带到高海拔地区分布的唯一一个属,地理跨度极大。我们对姜花属一些种类的初步观察研究却发现,其花寿命均长于1 d,且各不相同。红姜花(*H. coccineum*)花期在6月至8月,花寿命为2 d;圆瓣姜花(*H. forrestii*)花期在9月和10月,花寿命约3 d;而毛姜花(*H. villosum*)的2个变种,原变种毛姜花(*H. villosum* var. *villosum*)和小毛姜花(*H. villosum* var. *tenuiflorum*),前者花期在2月至3月,花寿命为5 d,而后者花期在10月到11月,花寿命为4 d。为什么姜花属植物

的花寿命比其它姜科植物长得多?其较长的花寿命对交配成功和两性适合度有何影响?在姜花属植物从热带向高海拔地区扩散的过程中,花寿命起着怎样的适应作用?本研究以毛姜花原变种为例,通过人工操控试验,研究其较长的花寿命对雌、雄适合度的贡献,试图探讨花寿命的适应意义和进化含义。

1 材料和方法

1.1 植物种类和研究地点

本研究以毛姜花原变种为材料,其为多年生附生草本植物,生长于树干或岩石上,具有发达的块状根茎,由具叶茎形成的植株高1~2 m,顶生穗状花序由多个短的蝎尾状聚伞小花序组成,每个小花序有2~3朵花,依次开放。毛姜花原变种广泛分布于东南亚地区,在我国的海南、广西、云南和西藏都有分布。毛姜花原变种为完全自交亲和植物,依靠蝴蝶或天蛾进行传粉,自然居群存在着严重的花粉限制(高江云,2008)。

研究地点为云南省西双版纳州景洪市勐宋乡的一个热带山地雨林(21°27' N、100°25' E,海拔1 500 m),主要优势植物为云南拟单性木兰(*Parachmeria yunnanensis*)、云南裸花(*Gymnanthes remota*)、八蕊单室茱萸(*Mastixia euonymoides*)、大萼楠(*Phoeba megacalyx*)等(朱华等,2004)。毛姜花原变种在这里都是附生在高大的乔木上,为了使环境条件一致和便于操作,本研究所有操控试验都是在一株倒伏大树上的12个毛姜花原变种个体上进行的。凭证标本存于中国科学院西双版纳热带植物园标本馆内(HITBC)。

1.2 花寿命的界定和观察,花粉活力和柱头可受性的检测

我们定义毛姜花原变种的花寿命为花瓣完全打开,同时花药散粉直到花瓣完全萎蔫这段时间。对6个植株上随机选择的28朵花进行花寿命的观察,花蕾时进行标记,在花瓣开始展开时每隔1 h观察1次,花瓣完全打开并散粉后,在每天8:00、12:00和18:00进行观察,花瓣开始萎蔫时同样每隔1 h观察1次,每次观察详细记录花瓣的状态和颜色、花药是否散粉、柱头是否有萌发液。为了验证授粉和去除花粉对花寿命是否有影响,对另外的25朵花在开放后立即进行异花授粉和去除花粉,然后进行同样的花寿命观察。

在花寿命内,分别检测不同时期花的花粉活性和柱头可受性。花粉活性检测:采用MTT法(Rodriguez-Riano & Dafni, 2000),分别在12:00和18:00随机采集处于不同时期的花粉,均匀置于载玻片上,加入一滴MTT溶液,充分混匀,风干后重复加入一滴0.5%四甲基偶氮唑盐(MTT)溶液,在显微镜下观察并统计着色花粉粒和未着色花粉粒的数目,花粉粒变为蓝黑色为有活性,未变色或黄褐色为无活性,每次检测12朵花,各重复3次。柱头可受性检测:人工异交授粉后2 h时检测柱头上花粉萌发情况,分别在12:00和18:00随机授粉12朵此前已套袋的花,2 h后采下,把花柱立即用FAA(甲醛:冰醋酸:70%的乙醇为5:5:90(v/v))固定于指管中,24 h后转移到70%的酒精中,随后转入冰箱保存。花粉管的观察参照Dafni(1992)的方法,保存的花柱先在8 mol·L⁻¹的氢氧化钠溶液中软化12 h,再用流水冲洗1 h,用0.1%苯胺蓝的0.1 mol·L⁻¹乙酸钾溶液染色4 h,用载玻片将花柱压碎,在荧光显微镜下即可清晰地观察到花粉萌发和花粉管的生长情况。花粉萌发则表明柱头可受性好,无花粉萌发则表明柱头可受性差,以萌发的花数来估测柱头可受性。

1.3 操控试验

1.3.1 花寿命对雌性适合度的影响

本操控试验的原理是当毛姜花的柱头具有可受性后,在花寿命内通过人工剪除毛姜花的柱头来使花朵具雌性功能的时间人为地缩短为设定的时间,比较不同处理花朵和对照花朵的结实率来探讨毛姜花较长花寿命对结实率(雌性适合度)的影响。2006年2月22日至3月6日,对12个毛姜花个体上随机选择的50个花序进行了以下5个处理,每个处理各为10个花序:1)开花后1 d剪去柱头,使雌性功能缩短为24 h;2)开花后2 d剪去柱头,使雌性功能缩短为48 h;3)开花后3 d剪去柱头,使雌性功能缩短为72 h;4)开花后4 d剪去柱头,使雌性功能缩短为96 h;5)对照:标记不做任何处理,雌性功能的时间即为花寿命(120 h)。此外,为了验证剪去柱头是否会对已授粉的花造成伤害或对正常的胚珠和种子生长发育造成伤害,进行了以下附加实验:对3个花序共85朵花在开花后就进行异交授粉,1 d后同样剪去柱头。因毛姜花原变种的开花时间约在18:00,剪去柱头的操作都在相应天数的18:00点左右进行,以上所有处理

在约4周后(4月2日)统计结实率。

以上5个处理的结实率进行多个独立样本非参数检验(Kruskal Wallis' nonparametric test, SPSS ver. 13.0), 比较5组样本之间的差异显著性。同时, 对处理1)和处理5)进行2个独立样本非参数检验(Friedman's nonparametric *t* test, SPSS ver. 13.0)。之所以进行这两组样本的比较, 是因为本地区大多数姜科植物的花寿命为1 d, 而处理1)的花具雌性功能的时间也为1 d, 和对照进行比较。

1.3.2 花寿命对雄性适合度的影响

本试验通过检验毛姜花原变种在花寿命内, 花粉的输出量是否随着开花时间的延长而增加, 来估测花寿命对雄性适合度的影响。较长的花寿命有利于花粉的输出, 从而使雄性适合度得以提高。随机标记120朵花, 在开花后的24、48、72和96 h, 分别采摘30朵花, 把整个花药立即用FAA溶液固定于指管中, 随后在实验室用血球计数板按Dafni (1992)的方法对花药里剩余的花粉进行计数, 同时对另外各30朵未开花的花粉计数。所得的各组花粉数和未开花的花粉数进行单因素方差分析(One-way ANOVA, SPSS ver. 13.0), 比较各组数据之间的差异性。

2 研究结果

2.1 毛姜花原变种的花寿命、花粉活力和柱头可受性

观察结果表明, 毛姜花原变种的花寿命为5 d, 在开花当天的上午, 花蕾从小花序中抽出, 并不断伸长; 同时, 花瓣开始松开, 花柱和花丝不断伸长, 远远伸出花冠之外, 到下午花瓣已处于半开状态, 花完全开放时间约在18:00~20:00, 同时花药开始散粉, 花进入完全开放状态。观察发现毛姜花原变种并不存在雌雄异熟的现象。其花可持续开放5 d, 在开花的第5天上午花瓣开始变色、萎蔫, 到18:00左右, 整朵花已萎蔫, 结束花寿命。但如遇到阴雨天气, 整个开花的节律都有所推迟, 花寿命也有所延长, 可达6 d。同时, 对另外的25朵花在开放后立即进行异花授粉和去除花粉的花寿命观察表明, 授粉和去除花粉对毛姜花原变种的花寿命没有影响。

在毛姜花原变种5 d的花寿命内, 花粉都具有较高的活性, 检测前3 d上午和下午的花具有活性的花粉均在90%以上, 后2天的花的花粉活性略有下降(表1; 图1)。而柱头在整个花寿命内都保持100%的可受性(图1)。

表1 毛姜花原变种不同时期花的花粉活性
Table 1 Pollen viability of *Hedychium villosum* var. *villosum* at different flowering stages

检测时的花朵寿命 Floral longevity (h)	平均具活力的花粉数 Pollen viability (mean \pm SD) (%)	波动范围 Range (%)	检测花数 <i>n</i>
18	96.47 \pm 18.52	94~99	12
24	96.22 \pm 3.74	89~100	12
42	92.63 \pm 6.28	74~98	12
48	94.21 \pm 22.12	92~98	12
66	91.68 \pm 6.67	76~97	12
72	84.57 \pm 8.79	69~96	12
90	82.61 \pm 5.99	70~89	12
96	78.33 \pm 14.15	53~90	12
114	88.07 \pm 4.13	82~91	12

2.2 花寿命对雌性适合度的影响

在附加试验中, 异交授粉后1 d剪去柱头的平均结实率为92.59% ($n=3$, 85朵花), 和同时开展的人工异交授粉的结实率91.58% \pm 1.51% ($n=23$)相当(高江云, 2008), 说明本试验中剪除柱头并不会对已授粉的花造成伤害或对正常的胚珠和种子的生长发育造成伤害。

在前4个剪除柱头的处理中, 结实率随花朵具雌性功能时间的延长而增加, 但都低于对照的结实率(表2), 5个处理的结实率之间有显著差异(Kruskal Wallis' nonparametric test, $p=0.006 < 0.05$)。对处理1)和处理5)进行2个独立样本非参数检验的结果表明, 开花1 d后剪除柱头的结实率显著低于自然结实率(Friedman's nonparametric

t -test, $p=0.003<0.05$ 。

2.3 花寿命对雄性适合度的影响

毛姜花原变种总的平均单花花粉数为 $4\ 786.87\pm 292.21$ (变化范围为 $2\ 800\sim 8\ 234$, $n=30$)。在开花1 d后剩余的平均单花花粉数为 $4\ 624.27\pm 257.50$ (变化范围为 $1\ 834\sim 7\ 550$, $n=30$)，和总平均单花花粉数没有显著差异，而开花后2、3和4 d后，

剩余的平均单花花粉数则极显著少于总平均单花花粉数(One-way ANOVA on pollen grains, $F_{4,145} = 25.87$, $p<0.001$; 图2)，分别为 $2\ 434.80\pm 2\ 587.08$ (变化范围为 $884\sim 5\ 634$, $n=30$)， $2\ 767.50\pm 188.58$ (变化范围为 $750\sim 5\ 100$, $n=30$)和 $2\ 314.80\pm 217.37$ (变化范围为 $617\sim 4\ 417$, $n=30$)。

表2 毛姜花原变种剪除柱头处理后的结实率和对照的结实率(平均值 \pm 标准误差)

Table 2 Fruit sets of *Hedychium villosum* var. *villosum* flowers with reduced functional longevity created by clipping stigmas and with natural floral longevity (means \pm SE)

处理 Treatments	花寿命(具雌性功能的时间) Floral longevity	样本量 n	结实率 Fruit set (%)
1)	花后1天去柱头 Reduced longevity to 24 h	10 (305)	1.85 \pm 1.59
2)	花后2天去柱头 Reduced longevity to 48 h	10 (289)	3.69 \pm 1.43
3)	花后3天去柱头 Reduced longevity to 72 h	10 (216)	7.69 \pm 2.79
4)	花后4天去柱头 Reduced longevity to 96 h	10 (209)	10.90 \pm 4.14
5)	正常花寿命 Natural longevity, 120 h	10 (378)	20.96 \pm 4.13

Fruit set = (fruit/flowers) \times 100% n : 花序数 No. of inflorescences (花朵数 No. of flowers)

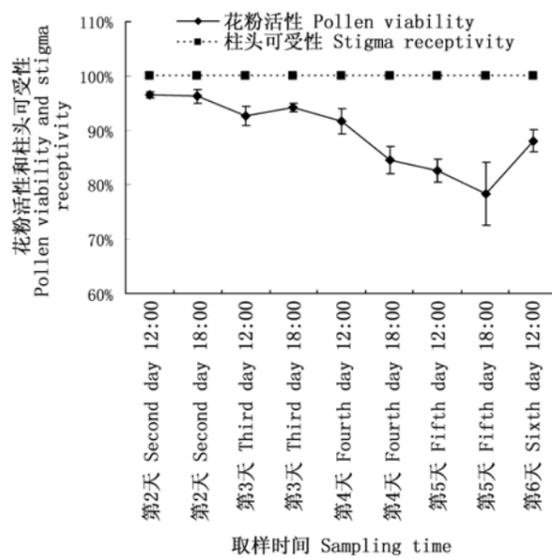


图1 毛姜花原变种的花粉活性和柱头可受性
Fig. 1 Pollen viability and stigma receptivity of *Hedychium villosum* var. *villosum*

3 讨论

由于整个操控试验是在1株倒伏大树上的12个毛姜花原变种个体上进行的，不同处理具有相同的环境条件，同时，整体花展示的大小也是一致的，每一朵花具有等同的被传粉者访问的机会，也就是说，花寿命可能是影响花朵结实和花粉输

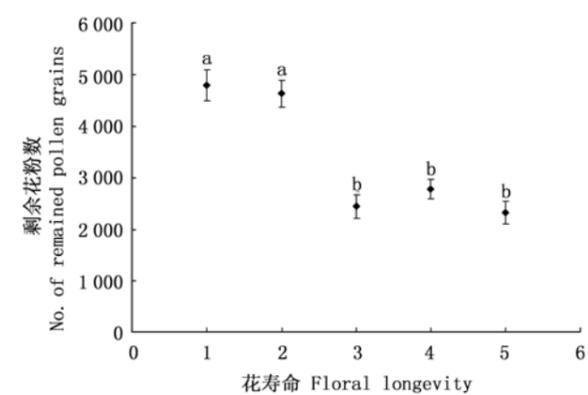


图2 毛姜花原变种开花不同天数后的剩余花粉数
Fig. 2 Residual pollen grains of *Hedychium villosum* var. *villosum* with different flowering times

1: 未开的花 Flower buds 2: 开花1天的花 Flowers 1 day after anthesis 3: 开花2天的花 Flowers 2 days after anthesis 4: 开花3天的花 Flowers 3 days after anthesis 5: 开花4天的花 Flowers 4 days after anthesis 误差线上方相同的字母(a或b)表示单因素方差分析中没有显著统计差异的组 Statistically homogeneous grouping based on a one-way analysis of variance are indicated by the same letter (a or b) above the bars

出的唯一因素。在4个剪除柱头的处理中，结实率随花朵具雌性功能时间的延长而增加(表2)。在居群水平上毛姜花原变种的自然结实率为 $18.59\%\pm 2.29\%$ ，存在着严重的花粉限制(高江云，

2008), 对照处理的结实率为 $20.96\% \pm 4.13\%$, 而开花1 d后剪除柱头的结实率仅为 $1.85\% \pm 1.59\%$, 极显著低于对照的结实率(表2)。这些结果表明了毛姜花原变种较长的花寿命能显著增加传粉的成功率和结实率, 其长达5 d的花寿命有利于雌性适合度的提高。在对雄性适合度的影响方面, 开花1 d后剩余的平均花粉数和总平均花粉数没有显著差异, 而开花后2、3和4 d后剩余的平均花粉数则极显著少于总平均花粉数(图2), 即随着花寿命的增加, 花粉输出量也显著增加, 毛姜花原变种长达5 d的花寿命同时也有利于其雄性适合度的提高。

和毛姜花原变种同域分布的姜科植物也有很多, 如山姜属、豆蔻属(*Amomum*)和姜属的一些种类, 这些姜科植物的花寿命都少于1 d。山姜属植物一般花寿命为12 h左右, 清晨开放, 傍晚凋谢, 其独特的花柱卷曲性(Flexistily)机制能有效地促进异交和减少雌、雄功能的干扰(Li *et al.*, 2001; 张玲和李庆军, 2002); 豆蔻属植物和山姜属植物极为相似, 一些种类同样具有花柱卷曲性机制(Ren *et al.*, 2007); 姜属植物则仅有数小时的花寿命(Holtum, 1950), 对姜属植物*Zingiber chrysanthum*的观察发现, 其花在上半开放, 午后就凋谢了, 仅有数小时的花寿命, 在开花后不久, 其强壮的药隔附属体向下卷曲, 使被包裹的柱头向下弯曲伸到花药上而完成自花授粉, 温室内盆栽植株有极高的结实率(高江云, 2008)。澜沧舞花姜(*Globba lancangensis*)为雄全同株植物, 雄花的花寿命为10 h左右, 两性花的花寿命为24~27 h, 其自然居群中的开花格局使整个居群中形成了一定程度的功能性雄花两性花异株现象, 从而增加了异交的比例(刘志秋等, 2004)。大叶拟姜黄(*Curcumorpha longiflora*)则通过2 d的花寿命实现雄性先熟, 并配合自然居群中个体每隔1 d开1朵花的特性, 有效地促进了异交(Gao *et al.*, 2004)。和这些同域分布的姜科植物显著不同的是, 毛姜花原变种附生于高大的树干上, 居群密度相对较小, 同时蝴蝶和天蛾的传粉精确性相对较低, 使得毛姜花原变种自然居群存在着严重的花粉限制。植物的花寿命是由雌、雄适合度的增长和维持花开放的花费之间的平衡来决定的(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995), 毛姜花原变种通过较长的花寿命显著增加了雌性和雄性

的适合度。姜科植物有着极其多样性的传粉和繁育系统, 具有不同花寿命的不同类群的姜科植物有其各自独特的传粉和繁育系统, 花寿命在姜科植物传粉和繁育系统的多样性形成及其进化中也许起着重要作用。

Rathcke (2003)在对山月桂的研究中发现, 其最长可达21 d的花寿命在同域分布的同属甚至同科植物中都是独一无二的。Rathcke对此的解释是: *K. latifolia*仅产生了很少的花蜜, 在花展示和对传粉者的回报物上都不如其它同期开花的植物, 其显著较长的花寿命是避免和其它植物竞争传粉者, 同时又能增加繁殖保障的有效机制。Rathcke (2003)还认为, 由于其具有很强的近交衰退(Inbreeding depression), 这种低回报物、小花展示和较长花寿命的对策, 能在增加雌性适合度的同时有效地降低同株异花授粉的程度。毛姜花原变种的花期为2月下旬至4月上旬, 这在同域分布的姜科植物中也是独一无二的, 其它姜科植物的花期大多在4~9月, 毛姜花原变种显著较长的花寿命是否是对其不寻常开花期的适应或具有其它的适应意义还有待于继续研究。

姜花属是姜科唯一一个从热带到高海拔地区分布的大属, 对属内植物的花寿命从未有过报道和记录。我们的一些初步观察发现, 姜花属和其它属不一样, 不同种类的姜花属植物花寿命差异很大。分布于热带地区印度尼西亚爪哇岛的*Hedychium hasseltii*, 其花寿命为1.5 d, 开花后数小时, 由于花柱和花丝的伸长速率不同, 使得柱头嵌于花药中间, 而完成自花授粉, 温室内盆栽植株有极高的结实率。而同域分布的红姜花(*H. coccineum*)其花寿命为2 d, 花序上的每个蝎尾状聚伞小花序具3~4朵花, 小花序内的花依次开放, 因而一个小花序的寿命为6~8 d。由于红姜花小花序内花朵数的增加并没有起到增加繁殖保障的作用, 如果1个小花序只开1朵花, 同时花寿命增加为6~8 d, 则花展示大小不变的同时又能够节省用于开更多花的资源投入。红姜花并没有采用开少量花、长花寿命的策略, 而是采用这种在花序水平上大量开花, 花寿命较短的策略, 不仅增加了对传粉者的吸引, 同时有利于花粉的分散输出, 增加了花粉的供应, 提高了红姜花个体的雄性适合度(高江云, 2008)。

在姜花属植物从热带向高海拔地区扩散的过

程中,花寿命起着怎样的适应作用?一些研究认为,较长的花寿命是在缺乏传粉者或传粉者不可靠的情况下确保传粉成功的一个重要因素(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994; Khadari *et al.*, 1995),对于高山植物的很多研究也支持此观点,高海拔地区的植物,由于传粉者稀少、不稳定,比低海拔地区的植物具有较长的花寿命(Stratton, 1989; Bingham & Orthner, 1998)。Arroyo等(1981)对安第斯山低海拔地区和高海拔地区植物的花寿命进行了调查,发现低海拔地区(2 320 m)植物的平均花寿命为4.1 d,而高海拔地区(3 550 m)植物的平均花寿命为9.0 d。

在喜马拉雅山隆升后,从姜花属分化出来的衍生类群象牙参属(*Roscoea*)植物,分布于海拔2 000~3 000 m,最高可达雪线附近。张志强等(未发表论文)对云南西北部同域分布的3种象牙参属植物的繁殖生态学进行了详细研究,得到了极为有趣的结果。这3种象牙参的花寿命都比其它热带分布的姜科植物的花寿命显著较长,早花象牙参(*R. cautleoides*)的花寿命为7.7 d,大花象牙参(*R. humeana*)的花寿命约为6 d,这2个种的花期都是5月中旬至6月下旬,自然结实率都很低,野外观察也表明它们的传粉者访问频率很低。无柄象牙参(*R. schneideriana*)的花期为7月中旬至8月,花寿命仅为4 d,但自然结实率显著较高,具有主动自交机制,其柱头在开花过程中逐渐膨大生长,并逐渐向下弯曲,在花开放后20 h左右柱头触及开裂的花粉囊,从而完成自交。张志强等认为较长的花寿命可能是早花象牙参和大花象牙参在较低的传粉者访花频率和低传粉效率的生境中提高繁殖成功的策略,而无柄象牙参的花期正处于当地雨季的最高峰,传粉昆虫更为稀少,因而进化出了主动自交的机制来确保繁殖成功,自交并不需要很长的花寿命。象牙参属植物显著较长的花寿命和主动自交机制,可能是适应高山传粉环境的一种繁殖策略。

毛姜花的2个变种——二倍体的小毛姜花和四倍体的原变种具有不同的花寿命,毛姜花原变种的花寿命为5 d,而小毛姜花仅有4 d的花寿命。四倍体毛姜花原变种比二倍体小毛姜花具有较广的地理分布范围和多样化的生境适应性,同时,毛姜花原变种具有较强的有性繁殖能力(高江云, 2008),较长的花寿命有利于毛姜花原变种拓展

新的生境,向更高海拔的地区扩散。

从姜科植物的地理分布情况来看,从热带地区到高海拔地区,花寿命呈增长的趋势,高海拔地区分布的类群或有着较广地理分布范围的类群比热带分布或地理分布范围狭小的类群具有显著较长的花寿命,较长的花寿命有效地提高了雌性适合度和雄性适合度,从而使姜科植物能脱离热带生境,向高海拔地区扩散。花寿命在姜科植物从热带地区到高海拔地区的分布过程中也起着重要作用。

参考文献

- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagran C (1981). Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *Journal of Ecology*, 69, 205-223.
- Ashman TL, Schoen DJ (1994). How long should flowers live? *Nature*, 371, 788-791.
- Barrett SCH (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335-341.
- Barrett SCH (2002). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3, 274-284.
- Barrett SCH (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 358, 991-1004.
- Bell G (1985). On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 224, 223-265.
- Bingham RA, Orthner AR (1998). Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238-239.
- Caruso CM (2000). Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 54, 1546-1557.
- Campbell D, Waser N, Price M (1996). Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 77, 1463-1472.
- Chen JK (陈家宽), Yang J (杨继) (1994). *Plant Evolutionary Biology* (植物进化生物学). Wuhan University Press, Wuhan, 232. (in Chinese)
- Dafni A (1992). *Pollination Ecology: a Practical Approach*. Oxford University Press, New York, 1.
- Endress PK (1994). *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, 358.
- Fishbein M, Venable DL (1996). Evolution of inflorescence design: theory and data. *Evolution*, 50, 2165-2177.
- Gao JY, Zhang L, Deng XB, Ren PY, Kong JJ, Li QJ (2004). The floral biology of *Curcumorpha longiflora* (Zingiberaceae): a ginger with two-day flowers. *American Journal of Botany*, 91, 289-293.

- Gao JY (高江云) (2008). *Study on the Reproductive Ecology of Zingiberaceae: Floral Longevity Does Matter* (姜科植物繁殖生态学研究——花寿命的适应意义). PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, 61–98. (in Chinese).
- Holtum RE (1950). The Zingiberaceae of the Malay Peninsula. *Garden's Bulletin Singapore*, 13, 1–250.
- Huang SQ (黄双全), GuoYH (郭友好) (2000). Advances in the studies of pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 45, 225–237. (in Chinese)
- Khadari B, Gibernau M, Anstett MC, Anstett F, Kjellberg F, Hossaert-McKey M (1995). When figs wait for pollinators: the length of fig receptivity. *American Journal of Botany*, 82, 992–999.
- Kubitzki K (1998). *The Families and Genera of Vascular Plants. IV. Flowering Plants, Monocotyledons: Alismataceae and Commelinaceae (Except Gramineae)*. Springer-Verlag, Berlin, 478.
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY, Bai ZL (2001). Flexible style that encourages outcrossing. *Nature*, 410, 432.
- Liu ZQ (刘志秋), Chen J (陈进), Bai ZL (白智林) (2004). Reproductive characteristics of *Globba lancangensis* and their evolutionary implications. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 1–8. (in Chinese with English abstract)
- Primack RB (1985). Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 15–37.
- Rathcke BJ (2003). Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 90, 1328–1332.
- Ren PY, Liu M, Li QJ (2007). An example of flexistly in a wild cardamom species (*Amomum maximum* (Zingiberaceae)). *Plant Systematics and Evolution*, 267, 147–154.
- Rodriguez-Riano T, Dafni A (2000). A new procedure to assess pollen viability. *Sexual Plant Reproduction*, 12, 241–244.
- Sakai S (2000). Reproductive phenology of gingers in a lowland mixed dipterocarp forest in Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 337–354.
- Schoen DJ, Ashman TL (1995). The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution*, 49, 131–139.
- Schoen DJ, Dubuc M (1990). The evolution of inflorescence size and number — a gamete-packaging strategy in plants. *The American Naturalist*, 135, 841–857.
- Stratton DA (1989). Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica*, 21, 308–318.
- Zhang DY (张大勇) (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing, 101. (in Chinese)
- Zhang L (张玲), Li QJ (李庆军) (2002). Flexistyle and its evolutionary ecological significance. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 385–390. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Li BG (李保贵) (2004). Plant diversity and physiognomy of the tropical montane rain forest in Mengsong, Southern Yunnan of China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 351–360. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 葛 颂 责任编辑: 王 葳