

玉叶金花种内性状置换的初步研究

赖明^{1,2}, 罗中莱¹, 张奠湘^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过对茜草科玉叶金花属植物玉叶金花传粉生物学及种内形态分化和分布特点的初步研究, 发现该种的两个变种玉叶金花和白花玉叶金花在形态和生境适应上都有一定的规律。研究表明, 楠藤与开黄花的玉叶金花原变种的传粉者主要是鳞翅目昆虫, 而玉叶金花的白花变种的有效传粉者是膜翅目昆虫。认为变种白花玉叶金花居群的出现与同属植物楠藤的同域分布及避免相互竞争传粉者有关。白花玉叶金花变种的出现属于性状置换现象。

关键词: 性状置换; 玉叶金花属; 传粉者转移; 竞争传粉者

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)06-0724-05

Character displacement in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae)

LAI Ming^{1,2}, LUO Zhong-Lai¹, ZHANG Dian-Xiang^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Based on the primary studies of the pollination biology, intra-species morphological differentiation and distribution of *Mussaenda pubescens* var. *pubescens* and *M. pubescens* var. *alba*, the relationships between the morphological differentiation and environmental adaptation were elucidated. Our observations indicated that the occurrence of *M. pubescens* var. *alba* was related to the sympatric distribution of *M. erosa*, which has yellow flowers and thus compete with *M. pubescens* var. *pubescens* for the same pollinators. Our studies suggested that *M. erosa* and *M. pubescens* var. *pubescens* share the same Lepidoptera pollinators, while the effective pollinators of *M. pubescens* var. *alba* are Hymenoptera. Primary conclusions could be drawn that the emergence of *M. pubescens* var. *alba* is a phenomenon of reproductive character displacement.

Key words: character displacement; *Mussaenda*; pollinator shift; competition for pollinator

当今植物学家最关心的问题莫过于植物物种的形成。种这个具有重大意义的等级是构成植物间特殊性的基础。种的形成标志是植物个体之间实现了生殖隔离。系统进化的研究方兴未艾, 各种新的进化理论也层出不穷。其中, 由 Brown 和 Wilson 提出的性状置换 (character displacement) 和强化作用 (reinforcement) 是近年来进化生物学家们的研究热点 (Dayan & Simberloff, 2005)。根据 Brown 和 Wilson 的定义, “性状置换”可表述为“生态型性状置换” (Ecological character displacement), 反映的是在生态结构中, 以竞争为核心作用力下, 具有重叠生态位的物种将无法共

存的概念。两个具有性状置换可能性的物种群如果在地理分布上有重叠区, 则同域内的种间差异将加大, 而异域相对的性状差异将减小, 甚至有可能消除。性状置换最可能在两个新进化的同源种出现分离后第一次接触时产生。随着两者的相互影响, 当再一次接触时, 差异则更加明显 (Chiba, 1996; Dayan & Simberloff, 2005; Giannasi 等, 2000; Michael, 2001)。但目前这方面的研究对象大部分还只限于动物 (Jonathan, 2000; Katie & Therese, 2005; Mcnaught & Owens, 2002; Tynkkyne 等, 2004)。而在植物中, 由于生命的进化周期长, 性状的改变慢, 难以在短时间内得到

收稿日期: 2008-10-08 修回日期: 2009-01-27

基金项目: 国家自然科学基金 (30570314); 中国科学院知识创新工程 (KSCX2-YW-Z-027) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (30570314); Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Science (KSCX2-YW-Z-027)]

作者简介: 赖明 (1979-), 男, 福建龙岩人, 硕士, 主要从事传粉生物学研究, (E-mail) MLai@scbg. ac. cn.

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: dx-zhang@scbg. ac. cn)

结果,以至较难获得可靠的数据来证明这些结论,因而缺少相关的研究报道。

我们在前期研究中,发现玉叶金花属的玉叶金花在其分布区内有明显的分化,其中有些居群明显不同,具有高度退化的花叶、相对粗短的花冠管、以及白色的花冠,该类型的居群被作为一个新的变种——白花玉叶金花(*M. pubescens* var. *alba*)发表(邓小芳等,2004)。后来通过深入的野外调查发现,白花玉叶金花的分布与同属的楠藤(*M. erosa*)的分布密切相关。前期研究同时表明,玉叶金花与楠藤同属于蝶类传粉植物。因此初步判断,与楠藤同域分布的玉叶金花出现了明显的性状置换,而产生性状置换的进化动力可能与两者竞争传粉者有关。

本研究旨在考察野外玉叶金花居群内可能发生的种内性状置换,结合传粉生物学上的特点进行分

析,最终得出玉叶金花和白花玉叶金花存在种内差异,为下一步遗传结构分析提供形态学和传粉学上的证据,并对野外观察到的种内分化做出恰当解释。

1 材料与方 法

1.1 材 料

本研究选取分布于广东省肇庆市鼎湖山九坑水库的楠藤,鼎湖山马尾松样地附近的白花玉叶金花,以及中科院华南植物园的玉叶金花,进行花部结构的测量并开展传粉生物学观察。

玉叶金花两变种和楠藤居群在广东省内分布广泛,而且三者往往共存于同一山头或一个区域,使得三者的生态位产生重叠。在鼎湖山、南昆山、罗浮山和象头山分别发现了三者的同域存在,而龙洞和火

表 1 玉叶金花、白花玉叶金花和楠藤的分布

Table 1 Distribution of *Mussaenda pubescens* var. *pubescens*, *M. pubescens* var. *alba* and *M. erosa*

种类	广东省肇庆市鼎湖山	广东省惠州市南昆山	广东省惠州市罗浮山	广东省惠州市象头山	广西桂林广西植物所附近	广东省广州市龙洞	广东省广州市火炉山
玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i> var. <i>pubescens</i>	+	+	+	+	+	+	+
白花玉叶金花 <i>M. pubescens</i> var. <i>alba</i>	+	+	+	+	+	+	-
楠藤 <i>M. erosa</i>	+	+	+	+	?	?	-

炉山以及广西植物所未发现有楠藤的存在(表 1)。

1.2 方 法

1.2.1 花部特征 用游标卡尺测量花冠展幅、花冠管最窄处宽度、花冠管长、花药基至喉部的距离、花柱长、柱头长、子房宽、子房高以及花萼裂片的长度。每个数据至少 5 个重复(每一植株取花一朵),并计算平均值和标准差。由于这三个种的种内分雌株和雄株,因此各取一部分测量。

1.2.2 花蜜量和花蜜浓度的测定 从 8:00~18:00 间,每隔 2~3 h 用 0.5 或 1 μ L 的微吸管(Sigma, PA, U. S. A)分别测量 5~10 朵开花前套袋处理花的花蜜,每次采摘新的花测量。同时用手持式折光仪直接测定花蜜含糖量(%)。

1.2.3 访花昆虫的访花频率统计 在植物的开花高峰期内分别于 2004 年 4 月 29 至 5 月 2 日对楠藤(肇庆九坑);2008 年 5 月 15~17 日(7:00~18:00)对中科院华南植物园的玉叶金花传粉者的访花行为进行观察,记录其访花频率。并于 2004 年 5 月 23~26 日及 2008 年 5 月 19~20 日(7:00~18:00)对鼎湖山马尾松样地的白花玉叶金花传粉者的访花行为和访花频率进行观察和记录。

1.2.4 访花昆虫体表花粉的扫描电镜观察 截取传粉昆虫的口器,粘于铜样品台上,在 JFC-1100 真空镀膜仪下喷金镀膜,然后在 JSM-6360LV 扫描电镜(SEM)下观察并拍照。

2 结果和讨论

2.1 玉叶金花、白花玉叶金花和楠藤的形态学差异

玉叶金花、白花玉叶金花和楠藤的花部结构数据如表 2 所示。三个种的花冠展幅各不相同,其中楠藤的最大,为(15.23 \pm 1.418) mm,与玉叶金花的(8.29 \pm 0.969) mm,以及白花玉叶金花的(7.80 \pm 0.994) mm 相比差异显著。这说明楠藤花形更大,且白色苞叶相对于玉叶金花来说更为发达,花色更为艳丽,植株也更为繁茂,这些都导致蝶类传粉者将更多地趋向于访问楠藤,从而造成传粉者竞争,使得玉叶金花与白花玉叶金花之间有了选择压力。为了避免这种选择压力,花形较小,白色苞叶退化的白花玉叶金花由于其花冠筒长度较短(10.84 \pm 1.301) mm,相对于玉叶金花的(16.4 \pm 0.656) mm,楠藤的(19.99 \pm 1.096) mm,蜂类成

为了主要传粉者。

表 2 玉叶金花、白花玉叶金花和楠藤的花部形态特征
Table 2 Floral morphometric characters of *Mussaenda pubescens* var. *pubescens*, *M. pubescens* var. *alba* and *M. erosa*

	玉叶金花 (N=10)	白花玉叶金花 (N=10)	楠藤 (N=10)
花冠展幅(mm)	8.29±0.969	7.80±0.994	15.23±1.418
花冠管最窄处(mm)	1.85±0.420	1.716±0.416	2.051±0.412
花冠管长(mm)	16.4±0.656	10.84±1.301	19.99±1.096
基至喉部(mm)	7.19±0.541	3.89±0.685	9.24±0.828
花柱(mm)	17.04±0.762	10.77±1.216	14.71±1.038
柱头(mm)	5.33±0.559	3.15±1.049	6.09±0.983
子房宽(mm)	2.52±0.460	2.05±0.637	3.17±0.537
子房高(mm)	3.50±0.635	2.95±0.807	4.21±0.659

表 3 玉叶金花、白花玉叶金花、楠藤的花蜜含量和含糖量
Table 3 Nectar volume and sugar concentration of *Mussaenda pubescens* var. *pubescens*, *M. pubescens* var. *alba* and *M. erosa*

	玉叶金花 (N=10)	白花玉叶金花 (N=10)	楠藤 (N=10)
花蜜量(μL)	1.05±0.48	1.84±0.64	4.92±1.82
含糖量(%)	25.4±1.5	24.0±1.83	29.0±1.4

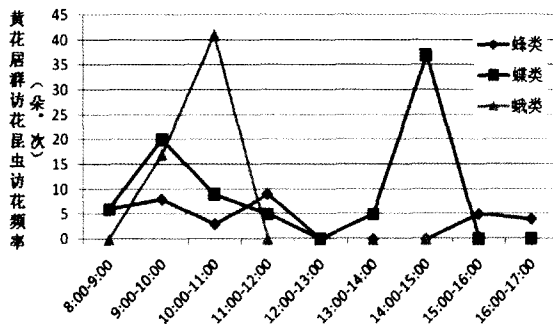


图 1 华南植物园展览区黄花玉叶金花居群访花昆虫访花频率

Fig. 1 Visiting frequency of bees and butterflies on *Mussaenda pubescens* var. *pubescens*

2.2 玉叶金花、白花玉叶金花和楠藤的花蜜量、含糖量比较

花蜜量和含糖量可以反映花朵对传粉者的吸引力,其中楠藤每朵花的花蜜量是(4.92±1.82) μL,含糖量为(29.0±1.4)%;玉叶金花的每朵花的花蜜量是(1.05±0.48) μL,含糖量为(25.4±1.5)%;白花玉叶金花每朵花的花蜜量是(1.84±0.64) μL,含糖量为(24.0±1.83)% (表 3)。可以看出楠藤的花蜜量远大于玉叶金花和白花玉叶金花,如果作为传

粉者报酬的花蜜量是吸引传粉者的一大因素,那么对传粉昆虫的吸引楠藤要大于后两者。三者的含糖量相似,没有明显的差异。

2.3 楠藤与玉叶金花不同花型的传粉昆虫以及玉叶金花种内性状置换

楠藤的访花昆虫主要是凤蝶与天蛾,偶尔也有熊蜂访问。对访花昆虫体表花粉和处女花经访后柱头表面的电子显微镜检测表明,熊蜂体表无楠藤花粉,柱头表面亦无花粉,表明其不是有效的传粉昆虫。经凤蝶与天蛾访问过的处女花柱头有大量花粉,昆虫口器亦携带有大量花粉,表明其为有效传粉者。

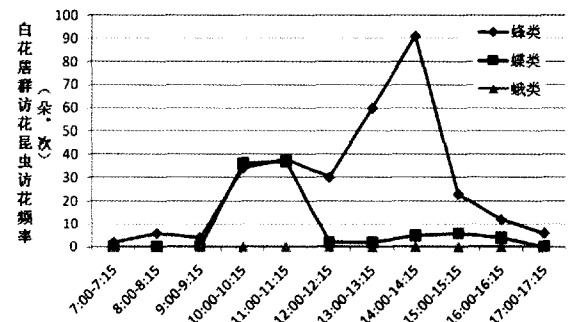


图 2 肇庆鼎湖山马尾松样地附近白花玉叶金花居群访花昆虫访花频率

Fig. 2 Visiting frequency of bees and butterflies on *M. pubescens* var. *alba*

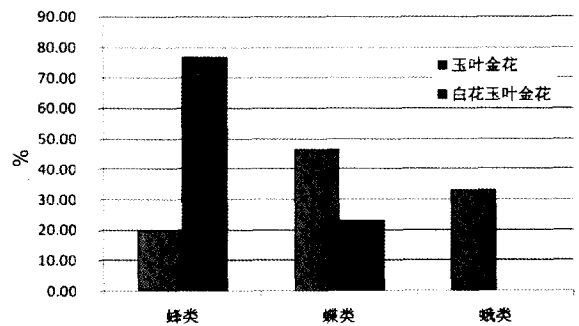


图 3 黄花玉叶金花与白花玉叶金花居群的不同传粉者访花总数所占百分比

Fig. 3 Percentage of the sum of insect-visits by bees, butterflies, and moths on flowers of *M. pubescens* var. *pubescens* and *M. pubescens* var. *alba*

玉叶金花和白花玉叶金花的昆虫访花频率有明显不同(图 1,图 2)。在玉叶金花中,蝶类和蛾类一次访花量可达 30 朵以上,而蜂类在一天的各时段访花频率均较低(图 3)。在白花玉叶金花中,蜂类的单次访花量可达 90 朵,而蝶类为 30 朵左右,但是蜂

类在所有时段都有较高水平的访花量(图 2, 图 3)。由图 1 看出, 对于玉叶金花, 蝶类和蛾类的访花频率高于蜂类, 蝶类和蛾类为主要传粉者。蝶类一次访问的花朵数也远远多于蜂类。相反的, 对于白花玉叶金花, 蜂类的总体曲线高于蝶类, 未发现有蛾类传粉, 蜂类为主要传粉者(图 2)。如图 3 表明, 蝶类在

玉叶金花上的访花百分比远大于白花玉叶金花上的访花百分比, 而蜂类在白花玉叶金花上的访花百分比远大于玉叶金花上的访花百分比。由此说明, 如果存在竞争传粉者因子(比如楠藤), 那么白花玉叶金花受到的影响会非常小, 与之相比, 玉叶金花受到的影响则会很大。

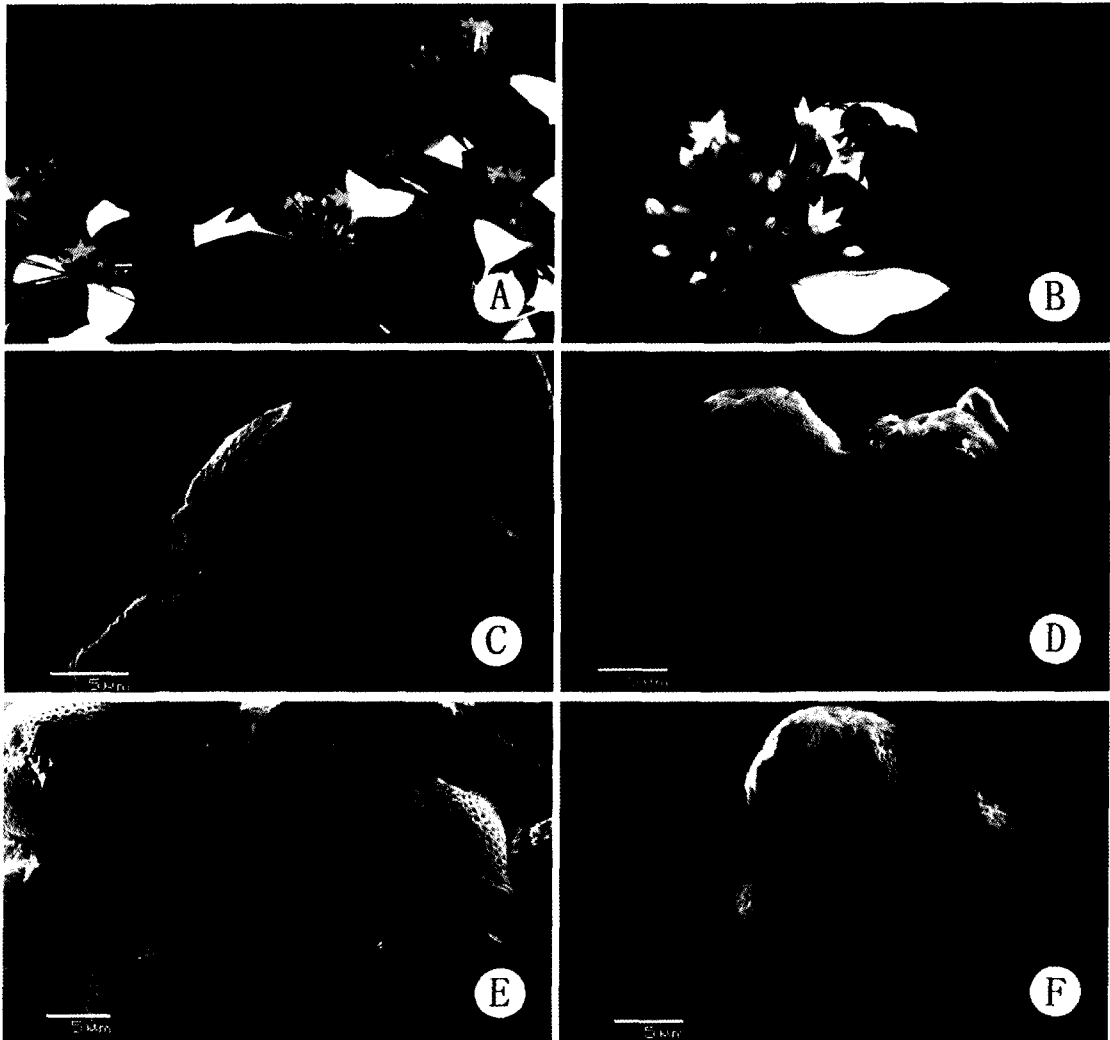


图 4 玉叶金花和白花玉叶金花的主要传粉昆虫 A. 蝶类在玉叶金上传粉; B. 蜂类在白花玉叶金上传粉; C. 蝶类口器上玉叶金花花粉; D. 蝶类口器上白花玉叶金花花粉; E. 蜂类口器上白花玉叶金花花粉; F. 蛾类口器上玉叶金花花粉。

Fig. 4 The main pollinators of *Mussaenda pubescens* var. *pubescens* and *M. pubescens* var. *alba* A. Butterfly pollinator (*Mussaenda pubescens* var. *pubescens*); B. Bee pollinator (*M. pubescens* var. *alba*); C. Pollens of *M. pubescens* var. *pubescens* on the mouth of butterfly pollinator; D. Pollens of *M. pubescens* var. *alba* on the mouth of butterfly pollinator; E. Pollens of *M. pubescens* var. *alba* on the mouth of bee pollinator; F. Pollens of *M. pubescens* var. *pubescens* on the mouth of moth pollinator.

扫描电镜观察表明, 传粉者的有效性在玉叶金花和白花玉叶金花上也有显著的差异。在玉叶金花的传粉者中, 蝶类身上发现有玉叶金花花粉(图 4: C), 而蜂类未发现有玉叶金花的花粉, 只有其它种的花粉。在白花玉叶金花的传粉者中, 蜂类的口器

上粘有大量的花粉, 而蝶类的口器上只有少量花粉(图 4: D, E)。蝶类的口器为虹吸式, 善于吸食花蜜, 所访问的花大多呈长管状(龚燕兵, 2007)。从花粉扫描可以看出, 对于具有长喙的蝶类来说, 它们都是玉叶金花和白花玉叶金花的有效传粉者。蛾类由

于有长喙,也是玉叶金花的有效传粉者(图4:F),但在白花玉叶金花种群内未发现有蛾类传粉,这可能和白花的颜色和退化的苞叶有关。蜂类由于喙不够长,无法成为玉叶金花的有效传粉者,并且蜂类在玉叶金花上的访花频率低,原因之一可能是无法吸收到花蜜。花粉电镜扫描结果证明了白花玉叶金花主要依靠蜂类传粉,而且无论是从访花频率,还是传粉效率,蜂类对白花传粉的贡献巨大。综上所述,如果玉叶金花的传粉竞争者楠藤存在于居群内,蝶类和蛾类传粉者将被吸引至楠藤,而蜂类不是有效的传粉者,因此造成玉叶金花的传粉者缺乏,影响了它的繁殖,从而造成花冠筒较短的白花受到优先选择,也就形成了种内的性状置换。

致谢 李世晋、邹璞、邓小芳、罗世孝博士等协助野外观察;刘建全教授提供多篇重要参考文献并热心指导,在此一并致谢。

参考文献:

- Chiba S. 1996. Ecological and morphological diversification within single species and character displacement in *Mandarina*, endemic land snails of the Bonin Islands[J]. *J Evolutionary Biology*, **9**: 277-291
- Dayan T, Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement; the next generation[J]. *Ecol Letters*, **8**: 875-894
- Deng XF(邓小芳), Zhang DX(张奠湘). 2004. A new variety of *Mussaenda pubescens* Ait. f. (玉叶金花一新变种)[J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), **12**(5): 476
- Giannasi N, Thorpe RS, Malhotra A. 2000. A phylogenetic analysis of body size evolution in the *Anolis roquet* group (Sauria: Iguanidae); character displacement or size assortment[J]. *Mole Ecol*, **9**: 193-202
- Gong YB(龚燕兵), Huang SQ(黄双全). 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects(传粉昆虫行为的研究方法探讨)[J]. *Biodiversity Sci*(生物多样性), **15**(6): 576-583
- Jonathan BL. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**(11): 5693-5695
- Katie RM, Therese AM. 2005. Sympatry, allopatry and sexual isolation between *Drosophila mojavensis* and *D. arizonae*[J]. *Hereditas*, **142**: 51-55
- Mcaught MK, Owens IPF. 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds; species recognition or light environment [J]. *J Evolutionary Biology*, **15**: 505-514
- Michael GR. 2001. Chronic speciation in periodical cicadas[J]. *Trends in Ecol Evolution*, **16** (2): 59-61
- Tynkkynen K, Rantala MJ, Suhonen J. 2004. Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*[J]. *J Evolutionary Biology*, **17**: 759-767
- Hu CM(胡春梅), Ji JJ(季俊杰), Lu GH(吕国华), et al. 2002. Water-absorbing trends and germinating characteristics of guar seeds(瓜尔豆种子吸水动态及其发芽特性)[J]. *J Shandong Agric Univ(Nat Sci Edi)*(山东农业大学学报·自然科学版), **33**(3): 281-285
- Meng HM(孟红梅), Han DH(韩多红), Li CX(李彩霞), et al. 2007. Effects of simulated acid rain on seed germination of *Isatis indigotica*(酸雨对板蓝根种子萌发的影响)[J]. *Seed*(种子), **26**(8): 5-7
- Meng HM(孟红梅), Han DH(韩多红), Li CX(李彩霞), et al. 2008. Effects of NaCl stress on seed germination of *Isatis indigotica*(NaCl胁迫对板蓝根种子萌发的影响)[J]. *Agric Res Arid Areas*(干旱地区农业研究), **26**(1): 213-216
- Sun Q(孙群), Liu WT(刘文婷), Liang ZS(梁宗锁), et al. 2003. Study on the character of absorbing water and the germinative condition of *Salvia miltiorrhiza* Bunge Seeds(丹参种子的吸水特性及发芽条件研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **23**(9): 1518-1521
- Ulargul GL(吾拉尔古丽), Wang JH(王建华), Li XE(李先恩). 2005. Studies on standardization method germination testing of woad(*Isatis tinctoria*)(板蓝根种子发芽试验标准化研究)[J]. *Seed*(种子), **24**(6): 34-36
- Xue YF(薛媛菲), Liang ZS(梁宗锁), Jiang ZM(姜再民), et al. 2008. Studies on the character of water absorption and the germinating conditions of *Scrophularia ningpoensis* seeds(玄参种子的吸水特性及发芽条件研究)[J]. *Acta Agric Boreal-Occident Sin*(西北农业学报), **17**(2): 151-154
- Zhang GH(张桂红), He XL(贺学礼). 2008. Water-absorbing and germinating characteristics of eight species from *Seriphidium* seeds(8种绢蒿属植物种子吸水及萌发特性)[J]. *J Hebei Univ(Nat Sci Edi)*(河北大学学报·自然科学版), **28**(5): 536-541

(上接第838页 Continue from page 838)