

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2019.50672

张伟, 何承斌, 龚燕兵. 鸢尾属植物的传粉者吸引及异交策略[J]. 植物科学学报, 2019, 37(5): 672-681

Zhang W, He CB, Gong YB. Pollinator attraction and outcrossing strategies in *Iris*[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(5): 672-681

鸢尾属植物的传粉者吸引及异交策略

张伟¹, 何承斌², 龚燕兵^{1*}

(1. 武汉大学生命科学学院, 杂交水稻国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 湖北省现代农业展示中心, 武汉 430070)

摘要: 已知鸢尾属(*Iris*)植物约有 280 种且花部特征多变, 具有较高的科研和观赏价值。尽管该属植物具备一定的克隆和自交繁殖能力, 但传粉者介导的异交仍在其物种和遗传多样性的维持中发挥重要作用, 然而目前仍缺乏对该属植物传粉者吸引及异交策略的系统性总结。本文首先简述了鸢尾属植物的传粉者种类及其适应动物传粉的花部构造, 以明确其动物传粉概况。在此基础上, 详细论述了该属植物如何通过视觉和嗅觉信号呈现花粉、花蜜和热量报酬供给等策略, 实现对传粉者的有效吸引。在传粉者访问前后, 鸢尾属植物还可通过合理的花展示、单花内雌雄功能的时空隔离以及传粉后的调控以实现最大程度的异交。此外, 影响其传粉者吸引及异交的第三方生物和非生物因素, 如食花者和资源配置, 也应受到重视。今后随着相关研究的深入和技术手段的革新, 研究者应针对鸢尾属植物传粉的热点或有争议的问题, 采用花信号定量测定及异交率分子检测等先进技术, 通过大范围的对比研究, 深入揭示鸢尾属植物与传粉者的互作模式及其繁殖策略。

关键词: 鸢尾属; 动物传粉; 花信号; 花报酬; 异交

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)05-0672-10

Pollinator attraction and outcrossing strategies in *Iris*

Zhang Wei¹, He Cheng-Bin², Gong Yan-Bing^{1*}

(1. State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China;

2. Hubei Modern Agriculture Demonstration Center, Wuhan 430070, China)

Abstract: *Iris* comprises approximately 280 species with variable floral traits, which makes it an ideal genus for scientific and horticultural research. Although some irises are capable of selfing and clonal reproduction, pollinator-mediated outcrossing still plays an important role in species maintenance and genetic diversity. However, pollinator attraction and outcrossing strategies in *Iris* have yet to be systematically summarized. In this paper, we describe the pollinator diversity and floral architecture adaptations for animal pollination in irises. On this basis, we introduce how visual and olfactory signals and floral rewards (eg., pollen, nectar, and heat) are presented in *Iris* to attract pollinators. Before and after pollinator visitation, *Iris* plants can promote outcrossing by regulating their floral display, spatiotemporal isolation of male and female functions, and post-pollination processes. Furthermore, third-party factors like florivores and resource allocations need to be considered in studies on pollinator attraction and outcrossing in *Iris*. Future research should focus on hot or controversial issues with the use of advanced techniques like quantitative measurement of floral signals and molecular detection of outcrossing rates, and on large-scale comparison of the modes of plant-pollinator

收稿日期: 2019-03-20, 退修日期: 2019-05-07。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670228)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31670228).

作者简介: 张伟(1993-), 女, 硕士研究生, 研究方向为传粉生物学(E-mail: wei_zhang@whu.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: ybgong@whu.edu.cn)。

interactions and outcrossing strategies in *Iris* species.

Key words: *Iris*; Animal pollination; Floral signals; Floral rewards; Outcrossing

鸢尾, 泛指鸢尾科 (Iridaceae) 鸢尾属 (*Iris*) 多年生草本植物, 因其花被片形如鸢鸟之尾而得名; 而拉丁属名音译“爱丽丝”, 含彩虹之意, 无不彰显该属植物花色丰富多变的特征。除形状及颜色的多样性外, 鸢尾属物种的数目也位列该科之首, 世界范围内约 280 种, 隶属于 6 亚属 12 组^[1, 2], 主要分布于北半球温带地区, 其中我国有 58 种^[3]。尽管由传粉者介导的选择作用 (pollinator-mediated selection) 被认为是具有花植物多样性分化的重要原因之一, 但花部特征也被认为是由最频繁访问、最有效传粉的访花者所塑造形成^[4-7]。目前, 有关鸢尾的动物传粉研究呈现出与其表型和物种多样性研究极不匹配的现状: 已知相关研究仅涉及十余物种, 且大多属于无髯鸢尾亚属 (subgenus *Limniris*) 和有髯鸢尾亚属 (subgenus *Iris*) 的 *Oncocyclus* 组; 有关于其他 4 个亚属, 即尼泊尔鸢尾亚属 (subgenus *Nepalensis*)、西班牙鸢尾亚属 (subgenus *Xiphium*)、西西里鸢尾亚属 (subgenus *Scorpiris*) 和网脉鸢尾亚属 (subgenus *Hermodactyloides*) 的动物传粉研究则极少见报道。

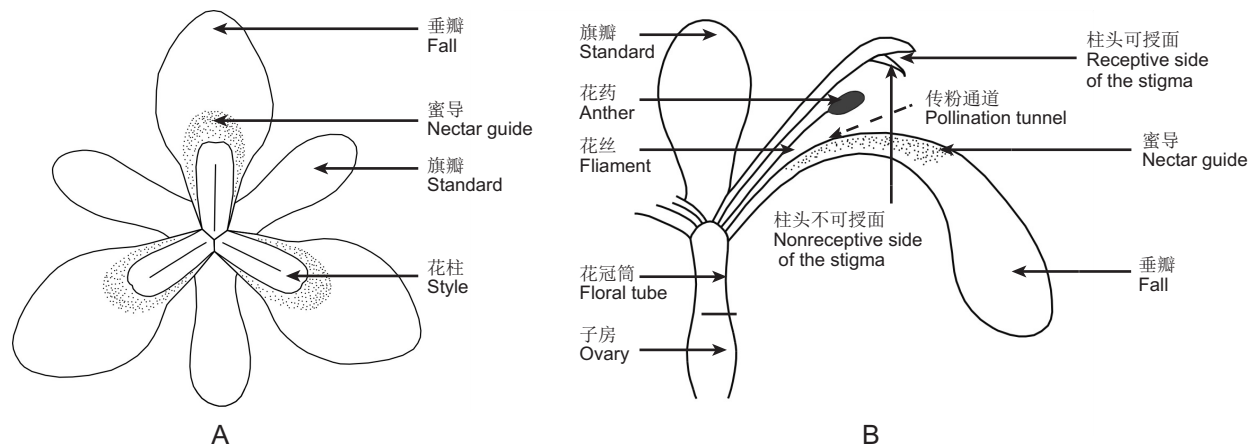
鸢尾动物传粉研究的缺乏, 一部分原因在于其一定程度的自交亲和性以及较强的克隆生长能力, 可以在很大程度上满足人类的园林、园艺需求。但从自然演化及物种延续的生态角度来讲, 长期传粉者受限 (pollinator limitation) 环境下的自交和克隆繁殖, 会对物种的遗传多样性造成较大伤害, 使得物种经历更加严重的近交衰退 (inbreeding depression)^[8]。通过测定自交亲和玉蝉花 (*I. ensata* Thunb.) 的自然及迁地种群自交和异交后代适合度, Xiao 等^[9]发现缺少有效传粉者的两个迁地种群, 比中国东部天目山脉的一个自然种群具有更高的近交衰退指数。同样, 对以色列濒危鸢尾植物 *I. lortetii* Barbey ex Boiss. 开展的保护生物学研究也表明, 相比自然种群内异交, 种群间异交能够显著提高该鸢尾的结籽率, 说明该物种自然种群的遗传多样性较低, 亟需通过自然异交或人工手段 (如移栽不同基因型种子、幼苗或居群间授粉) 改

善遗传结构^[10]。鉴于鸢尾的自然异交必须依赖传粉者访问的特性, 本文对国内外鸢尾的传粉者吸引及异交策略进行总结, 这将有助于了解该物种的花部特征演化和繁殖生态规律, 为不同自然生态和园林、园艺价值需求的鸢尾引种、保护和利用提供科学依据。

1 鸢尾的动物传粉概况

据报道, 鸢尾的传粉者主要为蜜蜂属 (*Apis*)、长须蜂属 (*Eucera*)、熊蜂属 (*Bombus*)、隧蜂属 (*Halictus*)、木蜂属 (*Xylocopa*)、蛔条蜂属 (*Emphoropsis*) 和光条蜂属 (*Anthophora*) 等膜翅目蜜蜂总科的昆虫, 一些蜂鸟、鳞翅目昆虫、蝇类及甲虫也可为其传粉^[11, 12]。鸢尾中很多物种具有泛化的传粉系统, 也有一些物种的传粉昆虫相对单一; 而不同物种的花冠紧凑性, 往往与其传粉泛化水平存在一定联系, 如变色鸢尾 (*I. versicolor* L.) 具有种类丰富的传粉昆虫, 其中既包括蜂类又包括蝇类; 此外, 该物种还能够通过风媒进行自交授粉, 与其相对泛化的传粉媒介相对应, 其花瓣结构也较为松散。玉蝉花传粉通道两侧高度紧闭, 研究发现其传粉媒介仅为三条熊蜂 (*Bombus trifasciatus* Smith) 和西方蜜蜂 (*Apis mellifera* L.)^[13]。*I. fulva* Ker Gawl. 主要依靠一种蜂鸟 (*Archilochus colubris* L.) 传粉, 其花被片松散、雄蕊伸出、花筒较长, 与蜂鸟较大的体型及长喙相匹配^[14]。

鸢尾特有的花部结构特征能够保证其传粉过程的顺利完成: 即花由 3 个传粉单元构成, 每单元含 1 枚外花被片、1 枚雄蕊、1 枚花柱和 1 枚内花被片 (图 1)。前三者分布位置相对集中, 后者与其交错分布且朝上竖起, 增加了花的视觉吸引力, 故称为旗瓣 (standard)。外轮花被较大, 向外翻折后自然下垂, 称为垂瓣 (fall); 其基部常具有称为髯毛 (hairs) 的附属物或称为蜜导 (nectar guides) 的花斑和脉纹, 可作为昆虫着落后进入传粉通道 (pollination tunnel) 的视觉信号^[12]。绝大多数鸢尾的花为完全花 (既有雄蕊又有雌蕊), 雄蕊位于传粉通道之内, 花药较大; 而花柱呈瓣状、较雄蕊



A: 单花俯视图; B: 单花侧视图。
A: Top view of flower; B: Side view of flower.

图 1 鸢尾花部结构示意图(改自 Kron 等^[15]、Ishii 等^[16]和 Watts 等^[17])

Fig. 1 Diagram of flower structure of *Iris* (modified from Kron *et al.*^[15], Ishii *et al.*^[16], and Watts *et al.*^[17])

长，柱头可授面可分泌黏液或含有突起的毛状细胞以便粘附花粉。在传粉动物沿该通道进入由外花被基部聚集而成的花冠筒时，其头部和背部均可能接触到柱头的可授面，从而将身体上可能携带的同种异花花粉传递至柱头；当其继续深入时，又可接触花药；而当其从传粉通道退出时，其身体携带的因接触花药而移出的花粉，可在之后的访花中完成有效传递(图 1)。

2 鸢尾的传粉者吸引策略

2.1 吸引特征

花展示 (floral display) 是指植株在某一特定时刻开放的花数量和空间分布模式，在植物的传粉者吸引中发挥重要作用^[18]。较大的花展示更易吸引传粉者，传粉者的停留时间也往往更长；如路易斯安娜鸢尾 (Louisiana iris) 一般具有极高的克隆繁殖能力，其克隆繁殖所产生的大量分株具有更大的花展示，可增加对访花者的整体视觉吸引^[19]。Tarasjev^[20] 对于 *I. pumila* L. 的研究也表明，其克隆繁殖所带来的花展示差异，可对传粉者访花行为和最终的座果率产生重要影响。同样，花大小作为植物提供给传粉者的重要视觉吸引信号，一般也经受着传粉者介导的选择压力^[5]。Lavi 和 Sapir^[21] 获取了 *I. atropurpurea* Baker 各种花表型与雌性生殖适合度间的回归系数，通过比较人工补充授粉组和自然传粉组间该系数差异的显著性，以

明确哪种表型受到传粉者选择，结果发现与视觉吸引相关的花高度和花大小，均经受着传粉者介导的正向选择。此外，还有研究表明，鸢尾属植物花内各组成部分也能在传粉者吸引中发挥不同作用。如在 *I. gracilipe* Baker 中，内花被长度仅对传粉者靠近花的频率与花粉移出量有关，而外花被长度除此之外还能够影响传粉昆虫的花上着陆频率以及种子产量^[22]。

在传粉者吸引中发挥重要作用的花颜色，在鸢尾中展现出了极大变化，这种变化既表现在物种间，也可以在种内不同居群或同一居群的不同个体间表现，后者被称为花色多态性 (flower color polymorphism)。不同种类的鸢尾花色变异幅度很大，有的柔和淡雅，有的明快艳丽，但以蓝紫色和黄色居多。如 *I. lortetii*、*I. hermona* Dinsm.、*I. lutescens* Lam.、*I. pumila*、*I. douglasiana* Herb.、*I. brevicaulis* Raf.、*I. hexagona* Walt.、玉蝉花、西南鸢尾 (*I. bulleyana* Dykes) 和溪荪 (*I. sanguinea* Hornem. ex Donn) 均属此类，这与其主要传粉昆虫为蜂类有关 (黄色与蓝紫色为蜂类传粉综合征之一^[23])；而红色的 *I. fulva* 尽管在自然条件下也有蜂类访问，但其最频繁的访问者仍为偏好红色的蜂鸟^[24]。而在种内水平，一般认为个体稀少的花色表型比常见花色表型更易吸引传粉者访问，而传粉者的这种差异选择也一直被认为是花色多态性的维持机制之一，即负频率依赖选择

(negative frequency dependent selection)^[25]。然而,对具有紫、黄两种花色表型的 *I. lutescens* 的野外调查却发现,大型蜂类传粉者在一些居群中更偏好访问常见的花色表型^[26]。因此推测该种鸢尾的花色多态性并不能用负频率依赖选择假说来解释,而认为其产生和演化可能受其他非传粉因素选择,或只是一个与自然选择无关的中性过程^[27, 28]。而在单花水平,部分鸢尾外轮花被片上颜色各异的茸毛、脉纹以及花斑,则可为访花昆虫进入花冠内的传粉通道提供更精准的视觉信号指引。

除以上视觉吸引策略外,鸢尾还能散发气味以发挥嗅觉吸引功能。如 Pellegrino 等^[29]发现 *I. tuberosa* L. 与进行性欺骗传粉的兰科植物 *Ophrys fusca* Link 同域分布,两者具有同样的脂肪族化合物气味;由于 *O. fusca* 的传粉者访问数量和雌性生殖适合度在不同样方间差异不显著,而 *I. tuberosa* 却恰好相反,因此推测兰科植物可能发挥吸引传粉者的“磁石作用”,其吸引的传粉者可供该种鸢尾利用,而气味信号在此过程中发挥关键作用。目前,有关鸢尾气味成分的研究仍相对较少,其通过气味吸引传粉者的内在机理有待进一步挖掘。

2.2 花报酬

植物的花粉和花蜜是重要的传粉报酬,富含养份,昆虫摄取后能迅速获得能量,继而补偿由于访花而付出的能量消耗。一些在传粉上较为泛化的鸢尾还能同时为不同种类的访花昆虫提供不同类型的传粉报酬^[30-33]。鸢尾的花被裂片在基部汇合,形成了花冠筒,而3枚花柱裂片也会在花冠筒内汇聚到一起;部分鸢尾的花冠筒内能分泌和储存大量花蜜^[33],单花蜜量通常会在雌雄功能期达到峰值^[34]。蜜腺通常位于从花冠筒基部到花柱基部之间的区域或分布于花冠筒内壁^[35]。例如, *I. douglasiana*、玉蝉花、黄菖蒲 (*I. pseudacorus* L.)、*I. foetidissima* L.、*I. graminea* L.、西伯利亚鸢尾 (*I. sibirica* L.) 等种类的蜜腺位于花冠筒基部;鸢尾 (*I. tectorum* Maxim.)、野鸢尾 (*I. dichotoma* Pall.) 和 *I. pumila* 的蜜腺环绕花柱基部分布,而德国鸢尾 (*I. germanica* L.)、*I. tingitana* Boiss.、*I. warleyensis* Foster、*I. stolonifera* Maxim.、*I. kolpakowskiana* Regel 的蜜腺则位于二者之间^[12, 35]。

鸢尾的花粉粒一般较大并具瘤状或网状纹饰,除为传粉昆虫提供报酬外,也便于粘附到虫体表面^[33]。研究发现, *I. douglasiana* 的主要传粉者是一些长吻的蚬条蜂属、光条蜂属和熊蜂属昆虫,他们以花蜜为食^[34]。其自然居群中同时含有产生两性花和产生雄性不育花的两种类型的植株,雄性不育花的平均单花产蜜量 ($1.32 \mu\text{L}$, $n = 23$) 明显低于两性花 ($8.25 \mu\text{L}$, $n = 81$),但在花蜜成分方面,二者并无显著差异;花蜜中的总糖浓度均在 24% ~ 28% 的范围内,均由蔗糖、葡萄糖、果糖和松三糖构成;而两性花花蜜中含有的 18 种氨基酸中,有 17 种也出现在了雄性不育花的花蜜中。依据对两类花柱头花粉落置量的统计结果,发现雄性不育花的被访问率明显更低,故研究者推测,其较少的花蜜产量是导致这一结果的关键因素^[37]。Wesselingh 和 Arnold^[24] 的研究也证实, *I. fulva* 和 *I. brevicaulis* 杂交形成的 F1 代植株因具有更高的花蜜产量而受到了访花熊蜂的偏爱。溪荪的访花者包括熊蜂属、花金龟属 (*Cetonia*) 昆虫和宽碧蝓 (*Palomena viridissima* Poda) 等,但其最主要传粉者为西方蜜蜂,他们中的有些仅吸取蜜腺管内的花蜜,有些则不取食花蜜,采集完花粉后即飞离,极少数访花昆虫既吸取花蜜又采集花粉;而蝶类和天蛾科的昆虫则由于吻过长,与花冠管长度不匹配而作为盗蜜昆虫出现^[31]。西南鸢尾同样既提供花蜜给访花的蜜蜂和熊蜂,又提供花粉给另一些蜜蜂和隧蜂作为访花报酬^[32, 33] (图 2)。*I. fulva* 蜜量较大但浓度低,这与他的主要传粉者蜂鸟的取食偏好十分匹配。

除花蜜和花粉之外,某些鸢尾还拥有其他类型的花报酬。如 *Oncocyclus* 组的鸢尾均不产生花蜜^[38], Sapir 等^[39] 对其中的 *I. atropurpurea*、*I. atrofusca* Baker、*I. haynei* Baker 及 *I. hermona* 展开了研究,发现前 3 个物种花色较深,而后一物种虽属浅色类型,其垂瓣上具有深色斑点,使其亦具有较好的吸热能力,可在白天吸收热量囤积于花内。日落后,一些雄性长须蜂属昆虫进入花冠中以获取温暖的栖息场所;第二天日出后,昆虫虫体携带大量花粉从花中飞出,再次进入其他花中即完成花粉的花间传递。对于 *I. atrofusca* 座果率的统计结果表明,含有雄性独居蜂的花,1/3 都能产生果



A: 单花俯视图; B: 单花侧视图; C: 取粉的中华蜜蜂; D: 取蜜的中华蜜蜂。
A: Top view of flower; B: Side view of flower; C: Bee (*Apis cerana*) collecting pollen grains;
D: Bee (*A. cerana*) feeding on nectar.

图 2 西南鸢尾的花和传粉者

Fig. 2 Flowers and pollinators of *Iris bulleyana*

实，而不含独居蜂的花，只有 9.8%能够正常坐果。以上结果证明，独居蜂为该物种的传粉昆虫，花内的温度则充当了植物提供给传粉昆虫的报酬。Sapir 等^[40]又对上述研究中开深色花的物种 *I. atropurpurea* 和开浅色花的物种 *I. hermona* 进行了花内温度和花外温度的测量，发现两种植物的花内温度始终无显著差异，但日落后二者的花内温度均高于花外温度 2.5℃以上。此外，因向阳一侧的花冠在白天能吸收更多的热量，故在夜间飞入这一侧花冠中的雄性独居蜂数量明显更多，证实了热量报酬在鸢尾传粉中的作用。Monty 等^[30]对一种黎巴嫩罕见的鸢尾 *I. cedretii* Dinsm. ex Chaudhary 展开的研究表明其呈现出了一种双峰传粉系统 (bimodal pollination system)：在白天温暖的时段，植物吸引木蜂属昆虫前来取蜜，虽然被访率较低，但花粉移出量较大；而在夜间和白天气多变时，植物能为长须蜂属等传粉者提供御寒场所。

3 鸢尾的异交策略

3.1 合理的花展示促进异株授粉

鸢尾中很多物种能够通过克隆生长产生分

株，虽然由此引起的花展示增大对于吸引访花者有积极作用，但研究表明，在克隆植物中传粉者的访花行为通常发生在相近的花序之间^[41]。这意味着传粉者在同一克隆内停留更长的时间，使得同株异花授粉 (geitonogamy) 的发生率大大增加，从而引发一些不良后果。首先，这会直接导致异交花粉输出量下降的雄性适合度代价，称为花粉贴现 (pollen discounting)；其次，还会带来两类雌性适合度代价。第一，自花花粉占据异花花粉在柱头表面落置的空间，或自交花粉管干扰异交花粉管在花柱及胚珠内的生长，最终造成异交胚珠数量减少，称为胚珠贴现 (ovule discounting)；第二，由于自交后代拥有高水平的遗传纯合度而使其与异交后代相比质量有所降低，称为近交衰退^[42]。为了避免这些不良后果，鸢尾形成了通过控制花展示来促进异株授粉的机制。Cruzan 等^[43]的研究发现，在 *I. hexagona* 的果实中，异交果实所占的比例随同一茎上开花数量的增加而减小，随其他茎上开花数量的增加而增大。Tarasjev^[20]的研究发现，*I. pumila* 在开花晚期时，小的无性系较大的无性系具有更高的座果率，原因是其异交发生率更高。

有关 *I. gracilipes* 的研究也表明, 该物种较短的单花寿命导致了植株仅拥有较小的整体花展示, 从而增加了传粉昆虫在株间的访问频率, 促进了异交的实现^[44]。并且, 同一花茎中越早开放的花, 异交发生率越大, 证明了开花顺序在其传粉过程中的作用同样重要^[45]。Back 等^[46]在两个变色鸢居群中, 调查了同一花单元内的各朵花的开放顺序, 发现同一花单元内的花从上到下开放, 并且通常前一朵花萎蔫距下一朵花开放有时间间隔, 两个居群中间隔时间分别为 (1.07 ± 0.05) d 和 (1.38 ± 0.07) d, 如此便可避免花开放时间重叠而引起的花单元内的异花授粉, 这也是植物减少同株异花授粉的一种有效方式。Sapir 等^[40]的研究发现, 人工异交授粉可使 *I. haynei* 的座果率较自然授粉显著提高。Segal 等^[47]在 *I. bismarckiana* Reg. 的两个居群中进行了授粉试验, 亦发现人工异交授粉可显著提高居群座果率与单果的结籽率。

3.2 雌雄功能的时空隔离促进异花授粉

雌雄异熟 (dichogamy) 是指雌雄同体植物的雌雄两性功能 (即花粉散布和胚珠受精) 在时间上的分离, 这种分离既可以体现在花内水平, 也可以体现在花序或植株水平, 而雌雄异位 (herkogamy) 则是指同一朵花中雌雄器官的空间分离, 很多植物都可以通过这两种机制避免自动自花授粉^[48]。研究表明, 鸢尾中的马蔺 (*I. lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.)、*I. koempferi* Sieb. 和溪荪的花粉寿命较短, 仅为 24 h 左右, 而柱头可授性则能持续 8~36 h, 并且雄蕊比雌蕊更早成熟, 从而有效错开了雄期和雌期, 消除了自花授粉的可能性^[49]。*I. douglasiana* 和变色鸢尾同样能通过雄蕊先熟来防止自花授粉^[34]。*I. scarios* Willd. ex Link 的雌蕊则先于雄蕊成熟, 使得柱头在同一朵花的花粉产生活力之前就具备可授性, 能够接收异花花粉^[50]。玉蝉花和鸢尾可通过雌雄异位来避免自花授粉, 而蝴蝶花 (*I. japonica* Thunb.) 则同时具备雌雄异熟和雌雄异位两种避免自花授粉的机制^[9, 13, 51]。此外, 鸢尾还可以通过其他策略避免由传粉者介导的自花授粉, 其瓣状柱头在开裂之后可授面朝外, 访花昆虫飞入花粉通道的过程中, 身体上携带的异花花粉便转移到柱头的可授面上; 而当其从传粉通道中退出时, 虫体却只能接触到柱头

的不可授面, 故无法将自花花药上移出的花粉转移到柱头可授面, 从而有效避免了自花授粉。在 *I. douglasiana*、*I. tuberosa* 和 *I. gracilipes* 等物种中, 传粉蜂类倾向于仅访问单花中的一个传粉单元, 便转而访问另一朵花, 如此也可在一定程度上降低昆虫介导的自花授粉可能性^[34, 44]。

3.3 传粉后的异交促进策略

虽然植物能够通过对花展示以及花内雌雄功能的调控, 从很大程度上减少自花花粉在柱头上的落置几率, 但仍无法通过这些途径完全杜绝自交授粉的发生。一旦柱头接收自花或同株异花花粉, 植物自身的自交不亲和性 (self-incompatibility, SI) 就能够在此时发挥作用, 以二次阻止自交生殖的发生。自交不亲和性是指柱头或花柱可识别自体 and 异体花粉, 并抑制前者萌发或生长的一种特性。鸢尾中很多物种都具有自交不亲和性, 如 *I. bismarckiana*、*I. scarios* Willd. ex Link、*I. lutescens* 以及 *Oncocyclus* 组中的 *I. atropurpurea*、*I. hermona* 和 *I. haynei* 等自交完全不亲和^[25, 39, 47, 52], 而蝴蝶花和鸢尾则具有部分自交不亲和性^[51, 53]。自交不亲和性可通过以下 4 种途径发挥作用: (1) 花粉不能在柱头上正常萌发; (2) 花粉萌发后产生的花粉管无法进入柱头中; (3) 花粉管进入柱头后无法继续延伸; (4) 花粉管到达胚囊后, 其内的精子无法与卵细胞正常结合^[54]。Pellegrino^[55]的研究表明, 鸢尾的自交不亲和性是通过第三种途径实现的, 即在自交不亲和的鸢尾中, 其子房的凹槽上常有一些异常增大的表皮细胞, 这些细胞能够产生一种絮状分泌物, 使其对于由自花花粉和异花花粉萌发形成的花粉管具有不同的识别活性从而抑制后者沿子房壁继续生长。

4 影响传粉者行为和异交的其他因素

食花 (florivory) 是指动物取食植物花组织的现象, 并在各植物类群中广泛存在^[56]。近年来, 研究者逐渐意识到花部特征的演化受到多种因子的影响, 如吸引传粉者的花部特征同样也会吸引食花动物, 花部性状的改变能够间接影响传粉过程^[57]。如 Ye 等^[32]在对云南省香格里拉县的西南鸢尾居群进行研究时发现, 此居群中大量存在半斑叶蜂属 (*Tenthredo*) 的植食性昆虫, 其啃食花冠筒可使内

部花蜜暴露,最终导致食蜜熊蜂从传粉者转变为盗蜜者,降低了西南鸢尾接受有效传粉访问的频率。但是,由于遭啃食的无性分株中接受有效传粉访问的花数量减少,同株异花授粉的几率也随之降低,从而有利于异交^[58]。Zhu 等^[33]对西南鸢尾另一居群的研究却发现,当阻止叶蜂啃食花冠筒内的蜜腺和花蜜时,其啃食花被的频率显著增加;花被的损失带来视觉吸引信号的减弱,最终导致取食花粉隧蜂的传粉访问频率显著降低。而 Ghara 等^[59]对 *I. atropurpurea*、*I. petrana* Dinsm. 和 *I. lortetii* 进行传粉研究时,通过人工在花被片上打洞的方式分别对实验花的 3 个花单元进行了严重破坏(损伤面积 50%)、轻度破坏(损伤面积 10%~30%)以及对照处理(不损伤),以此模拟不同程度的昆虫食花现象。结果发现,分属 3 个花单元的 3 枚柱头在花粉落置量上无显著差异,而 3 个子房室中最终形成的种子数量也没有明显区别。因此认为,食花者对于这几个物种的传粉过程和雌性生殖成效均无影响。然而,这一研究没有考虑到同一朵花的 3 个花单元在单花水平的整体视觉吸引作用,他们在传粉和生殖中的功能可能并不是独立存在的,故此研究得出的结论有待商榷。

除传粉者与食花者介导的选择外,一些环境因素同样也可能通过影响花部特征从而影响传粉过程^[57, 60]。土壤水分常常是影响鸢尾表型的重要因素, Sapir 等^[61]研究了 *Oncocyclos* 组中一些鸢尾物种自然居群的表型,通过聚类分析将所有居群划分成了两个大类,其中一个大类包含了大部分深色花居群;在这些居群中,形态学距离与地理距离显著相关,花、茎、叶的大小性状由北向南沿地理梯度递减,推测这种变异可能是植物对干旱环境的适应。目前,有关于鸢尾属植物的研究表明,其花的大小能够作为吸引传粉者的信号,故花大小随地理环境的改变很有可能影响其传粉过程^[21, 22]。此外,高盐度的土壤能明显延迟 *I. hexagona* 的开花时间,且当这些植株被重新移栽到淡水环境后,仍不能解除此前产生的延迟开花效应^[62]。

5 展望

鸢尾属植物大多具有典型的动物传粉特征,其花形复杂、花色丰富多变,常含丰富的花部报酬,

能够吸引众多传粉者的访问。传粉者介导的选择作用除在该属植物的物种多样性分化中发挥重要作用外,其花间访问可使同种花粉在具不同遗传背景的植株间进行传递,通过异交实现自然种群间或种群内的基因交流,维持物种的遗传多样性。然而,随着人类活动所带来的全球气候变化、生境破坏及自然植株采挖等不利影响,全球范围内已发生植物与传粉者多样性及丰度的同步衰减^[63],鸢尾属植物及其传粉者同样不能幸免;而要对以上负面趋势进行遏制,首先需深入研究并了解鸢尾属植物的传粉者吸引及异交策略。

目前,我国鸢尾属植物的研究在系统分类方面起步较早并有一定基础^[3],其育种、栽培与应用方面也在逐渐形成规范^[2];而传粉生物学研究,也逐渐从花部特征和传粉者种类的简单描述,过渡到植物与传粉者多样性互作模式及其作用机理的深层揭示^[9, 32, 33]。然而,相对于我国鸢尾属植物分布的广泛性和物种的多样性(约占全球鸢尾物种总数的 1/5),现有研究所涉及的地理范围及物种数目仍显不足。

鸢尾属植物虽具备一些共同的传粉者吸引策略,但某些花部特征在动物传粉中的作用亦或作用大小,仍存争议。如某些鸢尾种类花颜色的演化是否接受传粉者的选择^[21, 27],第三方生物(食花者、盗蜜者、花蜜微生物)及非生物因素(资源配置、风媒传粉)是否会影响其动植物互作过程和异交率等,均需通过深入研究及技术手段的革新才能找到答案。目前,针对这些热点及有争议的问题,花颜色和气味等信号的定量测定^[27, 64]、第三方生物类群控制实验^[59]、风媒传粉技术及同质园实验^[65, 66]、异交率的分子检测^[13]、多类群共同选择等手段^[67],已在鸢尾属植物或其他植物类群的相关研究中得以应用。而随着研究广度的提升,针对不同种类鸢尾开展大范围居群间的对比研究^[61],相信鸢尾属植物的繁殖生态现状及其自然演化规律将会得到更加全面的揭示。

致谢:感谢肖月娥博士及本课题组研究生滕悦、夏米和张柳桦在论文修改中提供的帮助。

参考文献:

[1] Mathew B. The *Iris*[M]. New York: Universe Books, 1981.

- [2] 胡永红, 肖月娥. 湿生鸢尾: 品种赏析、栽培及应用[M]. 北京: 科学出版社, 2012: 24–25.
- [3] 赵毓棠. 中国植物志: 第 16 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1985: 133.
- [4] Stebbins GL. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms [J]. *Annu Rev Sociol*, 1970, 1(1): 307–26.
- [5] Gong YB, Huang SQ. Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species[J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2009, 276(1675): 4013–4020.
- [6] Gong YB, Huang SQ. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits[J]. *Oecologia*, 2011, 166(3): 671–680.
- [7] 黄双全. 花部特征演化的最有效传粉者原则: 证据与疑问[J]. 生命科学, 2014, 26(2): 118–124.
Huang SQ. Most effective pollinator principle of floral evolution: evidence and query[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, 26(2): 118–124.
- [8] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 107–115.
- [9] Xiao YE, Jin DM, Jiang K, Hu YH, Tong X, et al. Pollinator limitation causes sexual reproductive failure in *ex situ* populations of self-compatible *Iris ensata* [J]. *Plant Ecol Divers*, 2019. doi: <https://doi.org/10.1080/17550874>.
- [10] Shemesh H, Shani G, Carmel Y, Kent R, Sapir Y. To mix or not to mix the sources of relocated plants? The case of the endangered *Iris lortetii* [J]. *J Nat Conserv*, 2018, 45: 41–47.
- [11] 卢继承. 鸢尾的染色体核型分析[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2000, 15(2): 214–216.
Lu JC. A study of karyotype of *Iris tectorum* [J]. *Journal of Shandong Normal University (Natural Science)*, 2000, 15(2): 214–216.
- [12] Ioana C, Roxana V, Oltean I, Stoie A, Stoian V. *Iris* spp. Flower visitors: Pollinators vs. nectar thieves [J]. *Romanian Journal of Grassland and Forage Crops*, 2018, 17: 11–20.
- [13] 肖月娥. 东亚间断分布植物玉蝉花 (*Iris ensata*) 亲缘地理学研究及传粉互作对其后缘种群维持的作用[D]. 上海: 华东师范大学, 2014: 96–106.
- [14] Wesselingh RA, Arnold ML. Nectar production in Louisiana iris hybrids[J]. *Int J Plant Sci*, 2000, 161(2): 245–251.
- [15] Kron P, Stewart SC, Back A. Self-compatibility, autonomous self-pollination, and insect-mediated pollination in the clonal species, *Iris versicolor* [J]. *Can J Bot*, 1993, 71(11): 1503–1509.
- [16] Ishii HS, Morinaga SI. Intra- and inter-plant level correlations among floral traits in *Iris gracilipes* (Iridaceae) [J]. *Evol Ecol*, 2005, 19(5): 435–448.
- [17] Watts S, Sapir Y, Segal B, Dafni A. The endangered *Iris atropurpurea* (Iridaceae) in Israel: honey-bees, night-sheltering male bees and female solitary bees as pollinators [J]. *Ann Bot*, 2013, 111(3): 395–407.
- [18] Barrett SCH, Harder LD. Ecology and evolution of plant mating [J]. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11(2): 73–79.
- [19] Burke JM, Bulger MR, Wesselingh RA, Arnold ML. Frequency and spatial patterning of clonal reproduction in Louisiana iris hybrid populations [J]. *Evolution*, 2000, 54(1): 137–144.
- [20] Tarashev A. Impact of genet size and flowering stage on fruit set in *Iris pumila* L. clones in wild [J]. *Acta Oecol*, 2005, 27(2): 93–98.
- [21] Lavi R, Sapir Y. Are pollinators the agents of selection for the extreme large size and dark color in *Oncocyclos* irises? [J]. *New Phytol*, 2015, 205(1): 369–377.
- [22] Morinaga SI, Sakai S. Functional differentiation in pollination processes between the outer and inner perianths in *Iris gracilipes* (Iridaceae) [J]. *Can J Bot*, 2006, 84(1): 164–171.
- [23] Faegri K, Pijl LVD. The Principles of Pollination Ecology [M]. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press, 1979: 207–225.
- [24] Wesselingh RA, Arnold ML. Pollinator behaviour and the evolution of Louisiana iris hybrid zones [J]. *J Evol Biol*, 2000, 13: 171–180.
- [25] Smithson A, Macnair MR. Negative frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards [J]. *Evolution*, 1997, 51(3): 715–723.
- [26] Imbert E, Wang H, Anderson B, Hervouet B, Talavera M, Schatz B. Reproductive biology and colour polymorphism in the food-deceptive *Iris lutescens* (Iridaceae) [J]. *Acta Bot Gall*, 2014, 161(2): 117–127.
- [27] Imbert E, Wang H, Conchou L, Vincent H, Talavera M, Schatz B. Positive effect of the yellow morph on female reproductive success in the flower colour polymorphic *Iris lutescens* (Iridaceae), a deceptive species [J]. *J Evol Biol*, 2014, 27(9): 1965–1974.
- [28] Wang H, Talavera M, Min Y, Flaven E, Imbert E. Neutral processes contribute to patterns of spatial variation for flower colour in the Mediterranean *Iris lutescens* (Iridaceae) [J]. *Ann Bot*, 2016, 117(6): 995–1007.
- [29] Pellegrino G, Bellusci F, Palermo AM. Who helps whom? Pollination strategy of *Iris tuberosa* and its relationship with a sexually deceptive orchid [J]. *J Plant Res*, 2016, 129: 1051–1059.
- [30] Monty A, Saad L, Mahy G. Bimodal pollination system in

- rare endemic *Oncocyclus* irises (Iridaceae) of Lebanon [J]. *Can J Bot*, 2006, 84(8): 1327–1338.
- [31] 尚方剑, 王玲. 溪荪开花及传粉生物学特性[J]. 草业科学, 2014, 31(5): 892–897.
- Shang FJ, Wang L. Biological characteristics of flowering and pollination of *Iris sanguinea* [J]. *Pratacultural Science*, 2014, 31(5): 892–897.
- [32] Ye ZM, Jin XF, Wang QF, Yang CF, Inouye DW. Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae) [J]. *Plant Biol*, 2017, 19: 760–766.
- [33] Zhu YR, Yang M, Vamosi JC, Armbruster WS, Wan T, Gong YB. Feeding the enemy: loss of nectar and nectaries to herbivores reduces tepal damage and increases pollinator attraction in *Iris bulleyana* [J]. *Biol Lett*, 2017, 13(8): 20170271.
- [34] Uno GE. The influence of pollinators on the breeding system of *Iris douglasiana* [J]. *Am Midl Nat*, 1982, 108(1): 149–158.
- [35] Rudall PJ, Manning JC, Goldblatt P. Evolution of floral nectaries in Iridaceae [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 2003, 90(4): 613–631.
- [36] 余小芳, 张海琴, 何雪梅, 谢全, 周永红. 鸢尾属 12 种 (变种) 植物花粉形态及其系统学意义 [J]. 园艺学报, 2010, 37(7): 1175–1182.
- Yu XF, Zhang HQ, He XM, Xie Q, Zhou YH. Pollen morphology of 12 species of *Iris* L. and its systematic significations [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(7): 1175–1182.
- [37] Uno GE. Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglasiana* Herb (Iridaceae) [J]. *Am J Bot*, 1982, 69(5): 818–823.
- [38] Avishai M. Species relationships and cytogenetic affinities in section *Oncocyclus* of the genus *Iris* [D]. Jerusalem: Hebrew University, 1977 (Unpublished).
- [39] Sapir Y, Shmida A, Ne'eman G. Pollination of *Oncocyclus* irises (*Iris*; Iridaceae) by night-sheltering male bees [J]. *Plant Biol*, 2005, 7(4): 417–424.
- [40] Sapir Y, Shmida A, Ne'eman G. Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclus* irises [J]. *Oecologia*, 2006, 147(1): 53–59.
- [41] Hu Y, Barrett SCH, Zhang DY, Liao WJ. Experimental analysis of mating patterns in a clonal plant reveals contrasting modes of self-pollination [J]. *Ecol Evol*, 2005, 5(22): 5423–5431.
- [42] 张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 174–183.
- Zhang YF, Zhang DY. A sexual and sexual reproductive strategies in clonal plants [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(1): 174–183.
- [43] Cruzan MB, Hamrick JL, Arnold ML, Bennett BD. Mating system variation in hybridizing irises: Effects of phenology and floral densities on family outcrossing rates [J]. *Heredity*, 1994, 72(2): 95–105.
- [44] Ishii HS, Sakai S. Implications of geitonogamous pollination for floral longevity in *Iris gracilipes* [J]. *Funct Ecol*, 2001, 15(5): 633–641.
- [45] Kimura T, Ishii HS, Sakai S. Selfed-seed production depending on individual size and flowering sequence in *Iris gracilipes* (Iridaceae) [J]. *Can J Bot*, 2002, 80(10): 1096–1102.
- [46] Back AJ, Kron P, Stewart SC. Phenological regulation of opportunities for within-inflorescence geitonogamy in the clonal species, *Iris versicolor* (Iridaceae) [J]. *Am J Bot*, 1996, 83(8): 1033–1040.
- [47] Segal B, Sapir Y, Carmel Y. Fragmentation and pollination crisis in the self-incompatible *Iris bismarckiana* (Iridaceae), with implications for conservation [J]. *Isr J Ecol Evol*, 2006, 52(2): 111–122.
- [48] Barrett SCH. The evolution of mating strategies in flowering plants [J]. *Trends Ecol Evol*, 1998, 18(12): 335–341.
- [49] 许玉凤, 韩静, 海风, 宋哲, 何菲菲. 鸢尾属植物花粉活力和柱头可授性的研究 [J]. 北方园艺, 2010(16): 129–131.
- Xu YF, Han J, Hai F, Song Z, He FF. Study on stigma receptivity and pollen viability of *Iris* [J]. *Northern Horticulture*, 2010(16): 129–131.
- [50] 马玉梅, 张云, 秦景逸, 王秀梅, 朱甜甜. 膜苞鸢尾花粉形态、活力与柱头可授性研究 [J]. 新疆农业科学, 2017, 54(1): 110–116.
- Ma YM, Zhang Y, Qin JY, Wang XM, Zhu TT. Pollen morphology, viability and stigma receptivity of *Iris scariosa* Willd [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2017, 54(1): 110–116.
- [51] 刘宗才, 焦铸锦, 董旭升, 代金星. 鸢尾的花部结构及繁育系统特征 [J]. 园艺学报, 2011, 38(7): 1333–1340.
- Liu ZC, Jiao ZJ, Dong XS, Dai JX. Floral syndrome and breeding system of *Iris tectorum* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(7): 1333–1340.
- [52] 马玉梅, 张云, 秦景逸, 王秀梅, 朱甜甜. 膜苞鸢尾的开花特性及繁育系统 [J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(3): 44–47.
- Ma YM, Zhang Y, Qin JY, Wang XM, Zhu TT. Characteristics of flowering and breeding systems of *Iris scariosa* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2017, 45(3): 44–47.
- [53] 关文灵, 李叶芳, 陈贤, 杨德. 蝴蝶花花器结构和开花授粉

- 生物学特性[J]. 园艺学报, 2009, 36(10): 1485–1490.
- Guan WL, Li YF, Chen X, Yang D. Flower structure and biological characteristics of flowering and pollination in *Iris japonica* Thunb [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36 (10): 1485–1490.
- [54] 方瑾. 植物的生殖讲座 (五): 被子植物的自交不亲和性 [J]. 生物学通报, 1996, 31(7): 28–30.
- Fang J. Lecture on plant reproduction (5): self-incompatibility of angiosperms [J]. *Bulletin of Biology*, 1996, 31(7): 28–30.
- [55] Pellegrino G. Pollinator limitation on reproductive success in *Iris tuberosa* [J]. *AoB Plants*, 2015, 7: 89.
- [56] McCall AC, Irwin RE. Florivory: the intersection of pollination and herbivory [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(12): 1351–1365.
- [57] Strauss SY, Whittall JB. Non-pollinator agents of selection on floral traits [M]// Harder LD, Barrett SCH, eds. *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford: Oxford University Press, 2006: 120–138.
- [58] Singh VK, Barman C, Tandon R. Nectar robbing positively influences the reproductive success of *Tecomella undulata* (Bignoniaceae) [J]. *PLoS One*, 2014, 9(7): e102607.
- [59] Ghara M, Ewerhardy C, Yardeni G, Matzliach M, Sapir Y. Does floral herbivory reduce pollination-mediated fitness in shelter rewarding Royal Irises? [J]. *BioRxiv*, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/184382>.
- [60] Sapir Y, Ghara M. The (relative) importance of pollinator-mediated selection for evolution of flowers [J]. *Am J Bot*, 2017, 104(12): 1787–1789.
- [61] Sapir Y, Shmida AVI, Fragman ORI, Comes HP. Morphological variation of the *Oncocyclus* irises (*Iris*: Iridaceae) in the southern Levant [J]. *Bot J Linnean Soc*, 2002, 139 (4): 369–382.
- [62] Zandt PAV, Mopper S. Delayed and carryover effects of salinity on flowering in *Iris hexagona* (Iridaceae) [J]. *Am J Bot*, 2002, 89(11): 1847–1851.
- [63] Ollerton J. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation [J]. *Annu Rev Sociol*, 2017, 48(1): 353–376.
- [64] Yang M, Deng GC, Gong YB, Huang SQ. Nectar yeasts enhance the interaction between *Clematis akebioides* and its bumblebee pollinator [J]. *Plant Biol*, 2019. doi: 10.1111/plb. 12957.
- [65] 朱亚如, 龚燕兵. 风媒传粉的研究方法探讨 [J]. 生物多样性, 2017, 25(8): 864–873.
- Zhu YR, Gong YB. Methods of wind pollination [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(8): 864–873.
- [66] Dai C, Luo WJ, Gong YB, Liu F, Wang ZX. Resource re-allocation patterns within *Sagittaria trifolia* inflorescences following differential pollination [J]. *Am J Bot*, 2018, 105 (4): 803–811.
- [67] Ramos SE, Schiestl FP. Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory [J]. *Science*, 2019, 364(6436): 193–196.

(责任编辑: 周 媛)