

花对称性与植物花大小的变异性：在高寒草甸植物群落检验Berg的假说

路宁娜¹ 赵志刚^{2*}

¹西北师范大学生命科学学院, 兰州 730000; ²兰州大学生命科学学院与草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

摘 要 植物花对称性与传粉系统密切相关, 花特征的变异性受到传粉者的选择作用。由于特化的传粉者对两侧对称的花的稳定选择, Berg假说认为两侧对称植物花大小的变异性比辐射对称植物的更低; 而且, 在传粉者的选择作用下花特征比植物营养特征明显有更低的变异性, 因为后者更易受环境影响。该文对青藏高原东部高山草甸植物群落的50种开花植物(包括19种两侧对称植物和31种辐射对称植物)的花和叶特征进行了测定和分析。结果表明不论是两侧对称植物还是辐射对称植物, 花大小的变异性都显著低于叶片大小的变异性, 表明传粉者对花施加的稳定选择有利于花的稳定性。但是, 辐射对称物种花大小的变异程度和两侧对称物种的相似, 即使在控制物种系统发育的影响后, 也没有发现显著的差异, 这与Berg假说不一致。高山生态系统中传粉者种类相对较少, 以熊蜂和蝇类为主, 传粉者的活动受局域气候环境影响较大, 因此传粉昆虫对植物花的选择作用强度可能有较大的变异性。

关键词 Berg假说, 两侧对称, 花对称性, 系统发育, 辐射对称

Flower symmetry and flower size variability: an examination of Berg's hypotheses in an alpine meadow

LU Ning-Na¹ and ZHAO Zhi-Gang^{2*}

¹College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730000, China; and ²State Key Laboratory of Grassland and Agro-ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims Flower symmetry is closely related to pollination system and variations in flower traits are under the selection role of pollinators. Berg predicted that flower size varies much less in bilateral species than in radial species because of the stable and/or directional selection by pollinators, and that it should also show lower variability than vegetative organs which have relatively higher sensitivity to environments. We examined these so-called Berg's hypotheses in an alpine meadow.

Methods By measuring the traits of flowers and leaves in 50 flowering plants in an alpine meadow in the eastern Qinghai-Xizang Plateau, we compared the coefficients of variations (CV) in flower size and leaf size between 31 radial and 19 bilateral species and also performed phylogenetically independent comparisons.

Important findings Our results were not completely consistent with the Berg's hypotheses. The CV of flower size was significantly smaller than that of leaf size in both radial and bilateral species as predicted by Berg, indicating that pollinator-mediated stabilizing selection would benefit flower stability. But the CV of flower size did not differ between the bilateral and the radial species, which is inconsistent with the Berg's hypothesis even if we controlled confounding effects of phylogenetic relatedness. The role of pollinators in alpine ecosystem where bumble bees and flies predominate is likely more affected by local climatic environments, which leads to considerable variability in the selection of pollinators on flowers.

Key words Berg' hypothesis, bilateral symmetry, flower symmetry, phylogeny, radial symmetry

有花植物的花对称性与传粉系统密切相关。典型的两侧对称花有融合的管状花冠, 并且只有一个

对称平面。这种结构使传粉者只有采用正确的定位或姿势才能附在花上进行有效地传粉。这就造成昆

虫的取食和传粉变得更加困难, 要求有更高的精确性。辐射对称的花则相反, 拥有两个或更多的对称平面(Luo *et al.*, 1996), 使得传粉昆虫更容易附着, 完成传粉过程。所以, 相对有更多的传粉昆虫类群可以对辐射对称的花进行有效地传粉(Cronk & Möller, 1997; Richards, 1997)。在有花植物1.4亿年的历史中, 从辐射对称花到两侧对称花的进化转变是十分重要的一步(Stebbins, 1974)。因为花的结构和对称性影响着传粉者的行为, 所以当较原始的辐射对称的被子植物的花发生适应性进化时, 往往会影响植物和相应的传粉昆虫的对应关系(Stebbins, 1950)。研究表明: 两侧对称类型是多次独立出现的, 同时伴随着传粉系统的特化, 比如兰科和玄参科植物表现出非常特化的传粉系统(Neal *et al.*, 1998)。

花对称性和传粉昆虫的特性能保证花粉传递有更高的效率(Faegri & van der Pijl, 1979; Ingrouille, 1992; 李交昆和唐璐璐, 2012)。因为花粉传递的效率依赖于花和特定传粉者的身体吻合(Schemske & Horvitz, 1989; Wolfe & Barrett, 1989; Harder & Barrett, 1993), 对那些大于或小于种群平均值的花, 其花粉的输入和输出会受到影响, 进而影响植物的适合度(Berg, 1960; Fenster, 1991)。花特征的一些细微的改变甚至都可能影响传粉过程(Campbell *et al.*, 1991; Harder & Barrett, 1993)。因此, 对两侧对称的花, 自然选择应该维持花的大小不变, 因为稳定选择和定向选择会减少花特征的变异(Lande & Arnold, 1983)。与之相反, 假如辐射对称的花由许多泛化的传粉者来传粉(Richards, 1997), 那些偏离平均大小的花不应有较多的适合度的损失。因此, 传粉者施加的稳定选择使两侧对称的花更加稳定, 变异性更低(Berg, 1960)。相对来说, 植物营养性状, 比如叶片的大小更可能依赖于环境因素(比如光照条件、环境温度或土壤条件等), 因此可能表现出更高的可塑性(Berg, 1960; Bradshaw, 1965)。而且, 在传粉昆虫的选择作用下, 花特征之间的整合性要高于营养性状间的整合性, 花功能上的稳定性导致花性状和营养器官性状间的相关性也会减弱(Berg, 1960)。目前对Berg假说进行检验的证据并不完全一致(Armbruster *et al.*, 1999; Wolfe & Krstolic, 1999; Meng *et al.*, 2008; Gong & Huang, 2009; Pélabon *et al.*, 2013)。本研究中, 我们对青藏高原东部高寒草甸植物群落常见开花植物进行了研究, 通过测

定花特征和叶片特征及控制系统发育关系上的比较, 主要检验Berg的两个假设: 1)在一个植物群落中, 具有两侧对称花的物种其花大小的变异程度应该比辐射对称植物的更小; 2)特化的两侧对称植物花大小的变异比叶片大小的变异更低。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于青藏高原东部的甘肃省玛曲县, 研究植物群落属于典型高寒草甸植物群落。该研究地点(101.88° E, 35.97° N)地处青藏高原东北缘, 平均海拔3 500 m, 年平均气温1.2 °C, 最冷的12月到翌年2月平均气温-9.3 °C, 最热的6到8月平均气温10.0 °C, 年降水量620 mm。

1.2 研究材料及方法

2010年5-8月, 我们对植物群落内的开花植物进行了测定, 每个物种测定20株, 共测定了50个物种(约占该群落内开花植物的90%以上), 包括31种辐射对称植物和19种两侧对称植物。花和叶片的测定选择在每个物种的盛花期进行, 有多个花的物种(指产生花序)每个个体选择至少3朵处于花中期的花, 用数显游标卡尺测量花的性状(精确到0.1 mm), 同时测定植物茎部从基部往上第二片叶的长和宽。对于辐射对称的花, 一般测量花冠直径、花瓣或花萼的长和宽, 或花冠筒长; 对两侧对称的花, 除了测量花冠直径, 花瓣长和宽, 还要测量相对特化的结构, 如距长、盔高、花冠筒长、上下唇瓣间距等, 这些都作为衡量植物花大小的指标(表1)。

1.3 数据处理与分析

计算每个物种所测量花特征及叶片大小(长和宽)的变异系数(CV)。对于测量了多个花的个体, 估计个体每个特征的平均值, 用不同花特征CV的平均值代表个体花大小的平均CV, 物种花大小和叶片大小的CV (或平均大小)为个体水平CV (或大小)的平均值。在此基础上, 两侧对称物种和辐射对称物种之间的CV (和平均花大小)的差异用非参数Mann-Whitney U检验。

种间的比较会因为不同的物种在系统发生上不独立而造成误差(Ridley, 1983; Harvey & Pagel, 1991), 所以我们采用系统发生上成对的比较来减少起源差异(Healy & Guilford, 1990; Read, 1991)。根据Chase等(1993)和The Angiosperm Phylogeny

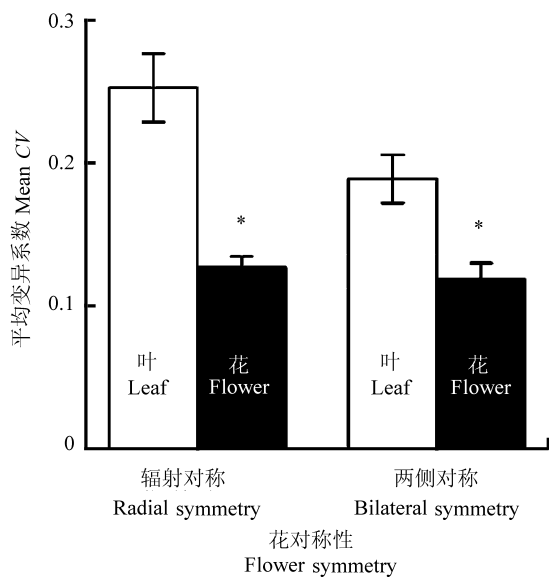


图1 辐射对称与两侧对称物种花和叶大小变异系数的比较 (平均值 \pm 标准误差)。*, 花和叶大小变异系数差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Comparisons of the coefficient of variation (CV) in flower size and leaf size between species with radial and bilateral flowers (mean \pm SE). *, there is a significant difference between the CV of flower size and that of leaf size ($p < 0.05$).

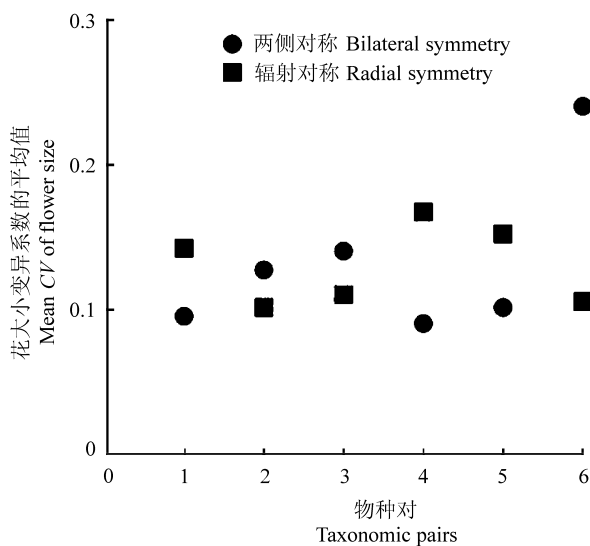


图2 辐射对称与两侧对称物种花大小变异的系统发育独立比较。共6个分类组, 每一组包括两侧对称和辐射对称的物种对, 分别估计变异系数的平均值, 然后对6组值进行非参数检验: Mann-Whitney U, $Z = -0.964$, $p = 0.394$ 。

Fig. 2 Pairwise phylogenetic comparisons of flower size in bilaterally and radially symmetrical species. The paired points represent family means or means of higher taxonomic groups for six independent cases where the phylogeny branches dichotomously into a bilateral and radial pair. A non-parametric test was used to examine the differences in mean coefficient of variation (CV) of the six pairs, Mann-Whitney U, $Z = -0.964$, $p = 0.394$.

Group (2009)的系统发生树, 我们用成对比较方法 (Møller & Birkhead, 1992) 比较亲缘关系最近且花对称性不同的物种对。所有测定的50个物种代表了6对独立的分类组(表1), 每组都包含辐射对称物种和两侧对称物种, 然后对这6组的两种对称类型的物种进行非参数Mann-Whitney U检验。

2 结果

结果表明花大小的变异程度和花的对称性没有关系: 辐射对称(31种)和两侧对称(19种)植物花大小的变异没有显著的差异(图1, Mann-Whitney U test, $Z = -1.078$, $p = 0.281$)。但是, 辐射对称和两侧对称物种花大小的变异显著低于叶大小的变异(图1, Mann-Whitney U test, $p < 0.001$)。

用系统发育独立对比分析(6组独立的对比)同样没有发现两种对称性之间花大小的变异程度有显著的差异(图2, Mann-Whitney U, $Z = -0.964$, $p = 0.394$)。

3 讨论

因为具有两侧对称花的植物的繁殖成功对传粉者传粉活动的精确性要求非常高, 所以在植物-传粉者的相互作用下, 两侧对称花的结构与其高度特化的传粉昆虫的传粉部位(头、胸、背、腹或口器等)有非常高的吻合度(比如兰科和玄参科植物的花与其特有传粉者)。而具有辐射对称花的植物往往由多种传粉昆虫类群传粉, 其花结构与传粉者没有特别强的专一性。因此, Berg假设认为传粉者的选择导致两侧对称植物花大小的变异比辐射对称植物的更低。而且, 植物营养特征更易受环境影响, 比花特征有更高的变异性(Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999; Meng *et al.*, 2008; Pélabon *et al.*, 2013)。我们对高山草甸植物群落50个物种的研究结果表明, 不论是两侧对称植物还是辐射对称植物, 花大小的变异都显著低于叶片大小的变异。但是, 辐射对称物种花大小的变异程度和两侧对称物种的相似, 即使控制系统发育的影响后, 也没有发现显著的差异。

花的形态和大小一直以来被认为是保守的性状(Stebbins, 1950; Bradshaw, 1965)。实际上, 由于花形态的稳定性, 使得花成为非常有效的分类依据, 尽管一些物种的花大小仍然表现出显著的变异 (Campbell *et al.*, 1991; Wolfe, 1992; Conner & Rush,

表1 50个物种花及叶特征的变异系数*

Table 1 Coefficients of variation (CV) in flower and leaf traits in 50 species*

科 Family	特征 Trait	变异系数 Mean CV
辐射对称物种 Radial species		
龙胆科 Gentianaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.242
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.144
龙胆科 Gentianaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.355
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.134
石竹科 Caryophyllaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.262
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.118
柳叶菜科 Onagraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.280
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.136
柳叶菜科 Onagraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.200
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.055
花荵科 Polemoniaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.239
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.082
蔷薇科 Rosaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.198
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.119
蔷薇科 Rosaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.185
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.119
蔷薇科 Rosaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.222
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.064
毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.575
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.136
毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.464
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.140
毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.113
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.154
毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.223
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.143
毛茛科 Ranunculaceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.137
牻牛儿苗科 Geraniaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.127
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.096
牻牛儿苗科 Geraniaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.281
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.155
茜草科 Rubiaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.236
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.114
报春花科 Primulaceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.067
菊科 Asteraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.233
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.161
菊科 Asteraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.223
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.153
菊科 Asteraceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.100
菊科 Asteraceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.127
菊科 Asteraceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.132
菊科 Asteraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.172
	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.172

表1 (续) Table 1 (continued)

	科 Family	特征 Trait	变异系数 Mean CV
甘青微孔草 <i>Microula pseudotrichocarpa</i> ³	紫草科 Boraginaceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.105
刺芒龙胆 <i>Gentiana aristata</i> ⁴	龙胆科 Gentianaceae	花大小(花冠筒长、花冠直径、花冠裂片长、花冠裂片宽、花冠筒直径) Flower size (corolla tube length, corolla diameter, corolla lobe length, corolla lobe width, corolla tube diameter)	0.093
鳞叶龙胆 <i>Gentiana squarrosa</i> ⁴	龙胆科 Gentianaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length, width)	0.223
		花大小(花冠筒长、花冠直径、花冠裂片长、花冠裂片宽、花冠筒直径) Flower size (corolla tube length, corolla diameter, corolla lobe length, corolla lobe width, corolla tube diameter)	0.240
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i> ⁶	瑞香科 Thymelaeaceae	花大小(花直径、瓣长、瓣宽) Flower size (diameter, length, width)	0.128
夏河缬草 <i>Valeriana xiaheensis</i> ⁵	败酱科 Valerianaceae	花大小(花冠筒长、花冠筒直径、花直径、花瓣长、花瓣宽) Flower size (corolla tube length, corolla tube diameter, corolla diameter, petal length and width)	0.220
高山韭 <i>Allium sikkimense</i>	百合科 Liliaceae	花大小(花瓣长、宽) Flower size (length and width)	0.115
高原鸢尾 <i>Iris collettii</i>	鸢尾科 Iridaceae	花大小(外花被直径、内花被直径、外花瓣长、外花瓣宽、内花瓣长、内花瓣宽) Flower size (outside perianth diameter, inside perianth diameter, outside petal length and width, inside petal length and width)	0.080
两侧对称物种 Bilateral species			
碎米蕨叶马先蒿 <i>Pedicularis cheilanthisfolia</i> ⁵	列当科 Orobanchaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.248
		花大小(花冠筒长、下唇长、下唇宽、花冠与下唇间距) Flower size (corolla tube length, Lower lip length and width, distance between corolla and lower lip)	0.102
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i> ⁵	列当科 Orobanchaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.101
		花大小(花冠筒长、下唇长、下唇宽、花冠与下唇间距) Flower size (corolla tube length, Lower lip length and width, distance between corolla and lower lip)	0.077
四川马先蒿 <i>Pedicularis sztschuanica</i> ⁵	列当科 Orobanchaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.286
		花大小(花冠筒长、下唇长、下唇宽、花冠与下唇间距) Flower size (corolla tube length, Lower lip length and width, distance between corolla and lower lip)	0.124
露蕊乌头 <i>Gymnaconitum gymnadrium</i> ¹	毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.259
		花大小(盔高、萼片直径、侧萼片宽、侧萼片高、侧萼片间距) Flower size (galea height, sepal diameter, Lateral sepal width and length, distance between lateral sepals)	0.122
展毛翠雀花 <i>Delphinium kamaonense</i> ¹	毛茛科 Ranunculaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.124
		花大小(花冠直径、距长、上萼片宽、下萼片宽) Flower size (corolla diameter, spur length, upper sepal width, under sepal width)	0.068
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.247
		花大小(翼瓣长、龙骨瓣长、旗瓣长) Flower size (wing petal length, keel length, flag petal length)	0.158
甘肃米口袋 <i>Gueldenstaedtia gansuensis</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.092
		花大小(龙骨瓣长、旗瓣长、龙骨瓣宽、翼瓣长、旗瓣宽) Flower size (keel length and width, wing petal length, flag petal length and width)	0.199
青海苜蓿 <i>Medicago archiducis-nicola</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.292
		花大小(龙骨瓣长、旗瓣长、龙骨瓣宽、翼瓣长、旗瓣宽) Flower size (keel length and width, wing petal length and width, flag petal length and width)	0.09
歪头菜 <i>Vicia unijuga</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.198
		花大小(翼瓣长、龙骨瓣长、旗瓣长) Flower size (wing petal length, keel length, flag petal length)	0.208
苦马豆 <i>Sphaerophysa salsula</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.064
		花大小(翼瓣长、龙骨瓣长、旗瓣长) Flower size (wing petal length, keel length, flag petal length)	0.05
山黧豆 <i>Lathyrus quinquenervius</i> ²	豆科 Fabaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.276
		花大小(翼瓣长、龙骨瓣长和宽、旗瓣长) Flower size (wing petal length, keel length and width, flag petal length)	0.124

表1 (续) Table 1 (continued)

	科 Family	特征 Trait	变异系数 Mean CV
救荒野豌豆 <i>Vicia sativa</i> ²	豆科 Fabaceae	花大小(翼瓣长、龙骨瓣长、旗瓣长) Flower size (wing petal length, keel length, flag petal length)	0.060
大叶鼠尾草 <i>Salvia grandifolia</i> ⁴	唇形科 Lamiaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.181
		花大小(花冠筒长、下唇长、下唇宽、上下唇间距) Flower size (corolla tube length, lower lip length and width, distance between lips)	0.099
藏荆芥 <i>Nepeta angustifolia</i> ⁴	唇形科 Lamiaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.187
		花大小(花萼筒长、花萼筒直径、上唇长、上唇宽、下唇长、下唇宽) Flower size (corolla tube length, corolla tube diameter, upper lip length and width, lower lip length and width)	0.076
异色黄芩 <i>Scutellaria discolor</i> ⁴	唇形科 Lamiaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.225
		花大小(花萼筒长、花萼筒直径、上唇长、上唇宽、下唇长、下唇宽) Flower size (corolla tube length, corolla tube diameter, upper lip length and width, lower lip length and width)	0.080
毛果婆婆纳 <i>Veronica eriogyne</i> ³	玄参科 Scrophulariaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.111
		花大小(花萼筒直径、上唇宽、下唇宽) Flower size (corolla tube diameter, upper lip width, lower lip width)	0.129
短腺小米草 <i>Euphrasia regelii</i> ³	玄参科 Scrophulariaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.204
		花大小(上唇长、上唇宽、下唇长、下唇宽、上下唇间距) Flower size (upper lip length and width, lower lip length and width, distance between lips)	0.151
灯笼草 <i>Clinopodium polycephalum</i> ⁴	唇形科 Lamiaceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.167
		花大小(花萼筒长、上唇长、上唇宽、下唇长、下唇宽) Flower size (corolla tube length, upper lip length and width, lower lip length and width)	0.118
陕西紫堇 <i>Corydalis shensiana</i> ⁶	罂粟科 Papaveraceae	叶大小(长、宽) Leaf size (length and width)	0.264
		花大小(上花瓣长、距长、下花瓣长、下花瓣宽、上下瓣间距) Flower size (upper petal length, lower petal length and width, distance between petals, spur length)	0.180

* 系统发育独立比较共分为6个分类组, 拉丁名左上角数字表明该物种所在分类组; 高山韭和高原鸢尾没有相匹配的两侧对称物种, 因此并没有归入任何分类组。

* the species studied were categorized into six groups of taxonomic pairs, the superscript numbers following species names indicate the corresponding taxonomic group; *Allium sikkimense* and *Iris collettii* were excluded due to lack of matching bilateral species.

1996)。人们预测两侧对称花大小的变异比辐射对称花的更低(Berg, 1960), 此观点得到了一些实验的证实(Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru & Hyodo, 2005; Herrera *et al.*, 2008; van Kleunen *et al.*, 2008; Gong & Huang, 2009)。Fenster (1991)对10种蜂鸟传粉植物的研究也证实花冠筒深度的表型方差和花冠筒的平均深度是负相关的, 这说明花冠深度是受选择作用的, 选择使其变异减小。Wolfe和Krstolic (1999)对31个物种(17个辐射对称, 14个两侧对称)的研究证实了两侧对称花大小的变异比辐射对称花的更低。Gong和Huang (2009)对中国横断山脉高山草甸植物群落27种开花植物的调查也支持Berg假说——两侧对称植物的花展示的变异显著低于辐射对称植物, 而且主要与植物传粉系统的特化程度有关。Armbruster等(1999)同样发现特化的花两侧对称植物的花的变异低于辐射对称花植物或风媒植物; 而且, 不论花两侧对称或辐射对称或风媒植物, 花大小的变异显

著低于叶大小的变异, 我们的结果与之相似。不论花的对称性或特化程度, 植物花特征可能总是处于传粉昆虫施加的强的选择压力之下, 以保证有效地吸引和传粉(Møller & Eriksson, 1994; Armbruster *et al.*, 1999), 从而表现出比营养特征更低的变异性。例如, Pérez-Barrales 等 (2007) 对 *Narcissus papyraceus*不同种群的研究表明: 由蛾类传粉、更为特化的种群花特征的变异性显著低于营养特征的, 而且, 这种差异明显高于由蝇类传粉、特化程度较低的种群。

我们的结果显然不支持Berg假设中的“在传粉者作用下, 两侧对称花的大小的变异程度低于辐射对称花”。因为传粉昆虫的传粉活动通常依赖于植物群落的物种组成和局域气候环境, 所以研究地点植被和环境的差异可能对开花植物-传粉昆虫相互作用的强度有影响。比如Gong和Huang (2009)研究了中国横断山脉高山草甸植物群落, 该地区生物多样

性(包括植物及传粉昆虫种类)远高于我们研究的青藏高原地区,传粉昆虫与开花植物的相互作用可能更强。而青藏高原地区由于海拔高,气候环境波动较大,有效传粉昆虫类群相对单一(以熊蜂和蝇类为主),可能会减弱传粉昆虫的选择作用。另外,因为植物花对称性是从花结构及对称面的多少和传粉行为的精确性来考虑,简单地将植物分为两侧对称和辐射对称类型可能掩盖了真实的传粉者类群的特化程度。比如很多管状花的植物(如柳叶菜科植物)往往传粉特化程度非常高,仅由熊蜂或蛾类传粉,这类传粉昆虫可能对花特征有更强的选择作用,导致花的变异性降低。如果从花对称性考虑,这类植物是辐射对称型,但其传粉昆虫类群的特化程度高,与辐射对称植物泛化的传粉系统并不一致。从植物传粉类群的特化程度(Gong & Huang, 2009)与花对称性综合考虑,可能会有更准确的结果和更合理的解释。

基金项目 国家自然科学基金青年项目(30900-162)、面上项目(31370402)、中央高校基本科研自由探索项目(1zujbky-2013-102)和甘肃省青年科技基金(1007RJYA006)。

致谢 感谢兰州大学生命科学学院宋海坤、李婵鹤、马建超在野外植物特征测定过程中给予的帮助。

参考文献

- Armbruster WS, Stilio VSD, Tuxill JD, Flores TC, Runk JLV (1999). Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany*, 86, 39–55.
- Berg RL (1960). The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, 14, 171–180.
- Bradshaw AD (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Campbell DR, Waser NM, Price MV, Lynch EA, Mitchell RJ (1991). Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 45, 1458–1467.
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, Morgan D, Les Donald H, Mishler BD, Duvall MR, Price RA, Hills HG, Qiu YL, Kron KA, Rettig JH, Conti E, Palmer JD, Manhart JR, Sytsma KJ, Michaels HJ, Kress WJ, Karol KG, Clark WD, Hedren M, Gaut BS, Jansen RK, Kim KJ, Wimpee CF, Smith JF, Furnier GR, Strauss SH, Xiang QY, Plunkett GM, Soltis PS, Swensen SM, Williams SE, Gadek PA, Quinn CJ, Eguiarte LE, Golenberg E, Learn GH, Graham SW, Barrett SCH, Dayanandan S, Albert VA (1993). Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 528–580.
- Conner JK, Rush S (1996). Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105, 509–516.
- Cronk Q, Möller M (1997). Genetics of floral symmetry revealed. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 85–86.
- Faegri K, van der Pijl L (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Fenster CB (1991). Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica*, 23, 98–101.
- Gong YB, Huang SQ (2009). Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 4013–4020.
- Harder LD, Barrett SCH (1993). Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology*, 74, 1059–1072.
- Harvey PH, Pagel MD (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Healy S, Guilford T (1990). Olfactory-bulb size and nocturnality in birds. *Evolution*, 44, 339–346.
- Herrera J, Arista M, Ortiz PL (2008). Perianth organization and intra-specific floral variability. *Plant Biology*, 10, 704–710.
- Ingrouille M (1992). *Diversity and Evolution of Land Plants*. Chapman & Hall, London.
- Lande R, Arnold SJ (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37, 1210–1226.
- Li JK, Tang LL (2012). Progress in the study of floral symmetry. *Biodiversity Science*, 20, 280–285. (in Chinese with English abstract) [李交昆, 唐璐璐 (2012). 花对称性的研究进展. 生物多样性, 20, 280–285.]
- Luo D, Carpenter R, Vincent C, Copsych L, Coen ES (1996). Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*, 383, 794–799.
- Meng JL, Zhou XH, Zhao ZG, Du GZ (2008). Covariance of floral and vegetative traits in four species of Ranunculaceae: a comparison between specialized and generalized pollination systems. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 1161–1170.
- Møller AP, Birkhead TR (1992). A pairwise comparative method as illustrated by copulation frequency in birds. *The American Naturalist*, 139, 644–656.
- Møller AP, Eriksson M (1994). Patterns of fluctuating asymmetry in flowers: implications for sexual selection in plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 7, 97–113.
- Neal PR, Dafni A, Giurfa M (1998). Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 345–373.

- Pélabon C, Osler NC, Diekmann M, Graae BJ (2013). Decoupled phenotypic variation between floral and vegetative traits: distinguishing between developmental and environmental correlations. *Annals of Botany*, 111, 935–944.
- Pérez-Barralés R, Arroyo J, Scott Armbruster W (2007). Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos*, 116, 1904–1918.
- Read AF (1991). Passerine polygyny: a role for parasites? *The American Naturalist*, 138, 434–459.
- Richards AJ (1997). *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall, London.
- Ridley M (1983). *The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptations for Mating*. Oxford University Press, Oxford.
- Schemske DW, Horvitz CC (1989). Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution*, 43, 461–465.
- Stebbins GL (1950). *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, Cambridge, USA.
- Stebbins GL (1974). *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Belknap Press, Cambridge, USA.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Ushimaru A, Hyodo F (2005). Why do bilaterally symmetrical flowers orient vertically? Flower orientation influences pollinator landing behaviour. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 151–160.
- van Kleunen M, Meier A, Saxenhofer M, Fischer M (2008). Support for the predictions of the pollinator-mediated stabilizing selection hypothesis. *Journal of Plant Ecology*, 1, 173–178.
- Wolfe LM (1992). Why does the size of reproductive structures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae)? Developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany*, 79, 1286–1290.
- Wolfe LM, Barrett SCH (1989). Patterns of pollen removal and deposition in tristylous *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, 317–329.
- Wolfe LM, Kristolic JL (1999). Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist*, 154, 484–488.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 李 敏