

植物的繁殖 与花粉限制

撰文
戴璨

绿色植物是地球生机勃勃的基础，作为生态系统中的生产者，它们不但为诸多生物解决了生存必需的食物和氧气，而且提供了不少用于生活和栖息的原材料，还造就了不同地带的特色景观，我们平日所称的各种自然带或气候带，如热带雨林、温带草原、苔原等都是以不同区域的代表性植被定义的。

植物开花结实繁育后代也是人类得以利用大自然生存的基础，因为，我们的口粮依赖于植

物。早期人类能从无异于其他动物的采集狩猎活动中演化到出现农耕文明，是祖先们对植物的生长结实逐步探索与创新的结果。即便在科技如此发达的今天，人类的生存依旧离不开对各种作物的耕种与采收。不论是亚洲人吃的大米面条，还是欧洲人爱的土豆面包，抑或是南美洲种类繁多的玉米饼，都是从植物中收获而来的。此外，琳琅满目的瓜果蔬菜、坚果香料还构成了我们丰富食谱中维生素的主要来源，同时也满足了各种味觉的需求。比如，可可树的种子可可豆在被提炼为可可脂和可可粉之后，可用来做巧克力和各种巧克力口味的食品，这些历来都是人们喜爱的美味。

植物如何繁殖后代

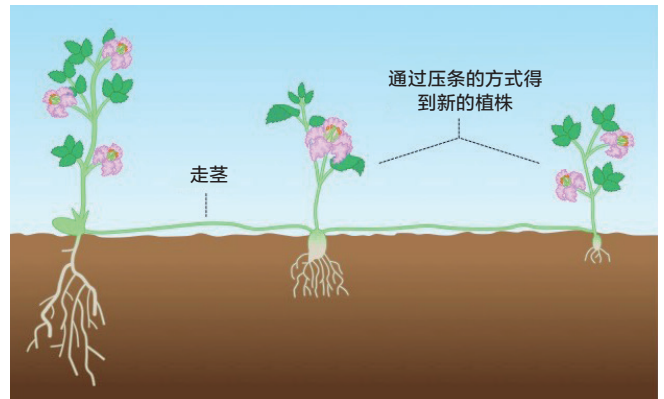
植物种群的维系离不开个体的繁衍，其大致可分为无性、有性和无融合生殖三大类。无性繁殖有时也叫营养繁殖，指植物直接利用其某个部分进行个体扩增的方式。扦插、组培、克隆

等都是常用的无性繁殖方式，如草莓可通过匍匐茎克隆扩张，土豆通过切块的方式种植等。有性繁殖与无性繁殖不同，它必须通过减数分裂产生配子（低等植物：大小孢子；高等植物：胚珠和花粉），且两种配子通过受精作用结合成合子，继而发育成孢子体、种子或者果实。绝大多数的有花植物（被子植物）都可以进行有性生殖产生果实和种子。无融合生殖也被称为孤

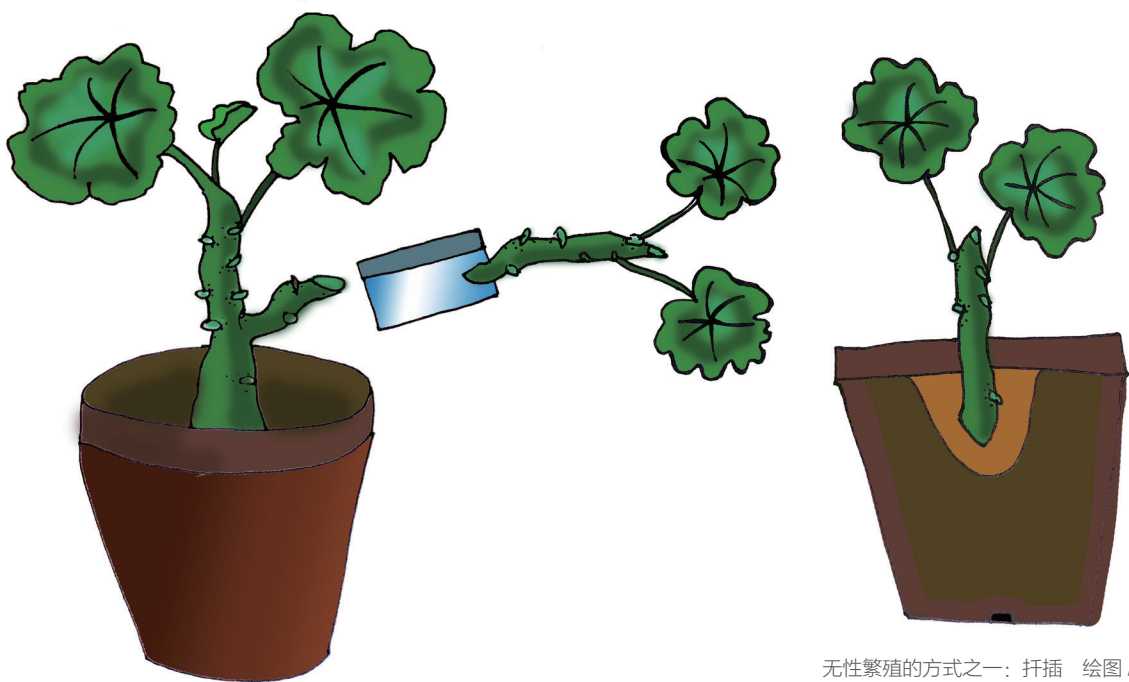
雌生殖，是一类特殊的繁殖方式，其后代的产生不涉及配子的融合过程，很多禾本科、菊科、蔷薇科的植物都具有这一特性。虽然无融合生殖也产生种子（有些情况下在大植株上直接长出小植株），看上去跟有性繁殖非常类似，但是因为没有基因的重新组合，其后代从本质上说是母本克隆而来的。很多植物都是几种繁殖方式兼而有之，如菊科植物蒲公英，其种子的形成有可能通过有性或无融合形成，还可以通过地下茎根的扩张长出新的无性分株。



人类生活中所赖以生存的粮食、蔬菜、水果等都离不开植物的开花结实

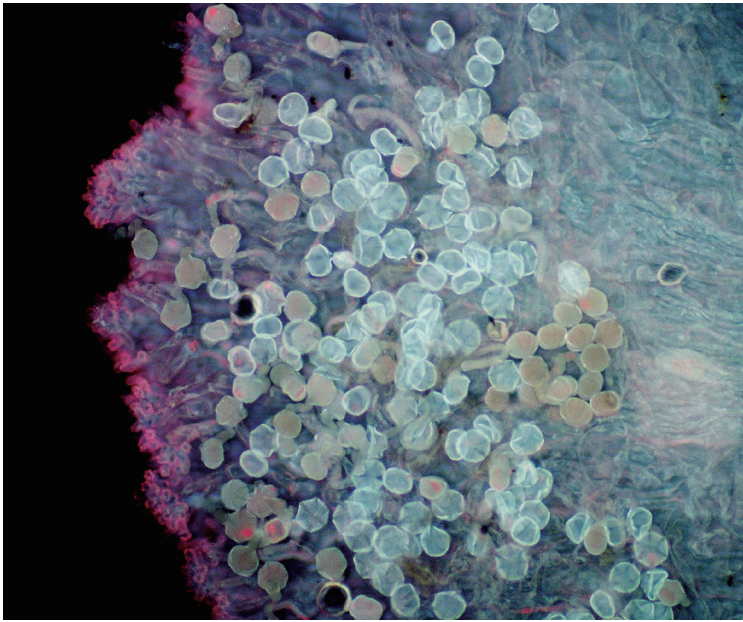


无性繁殖的方式之一：压条

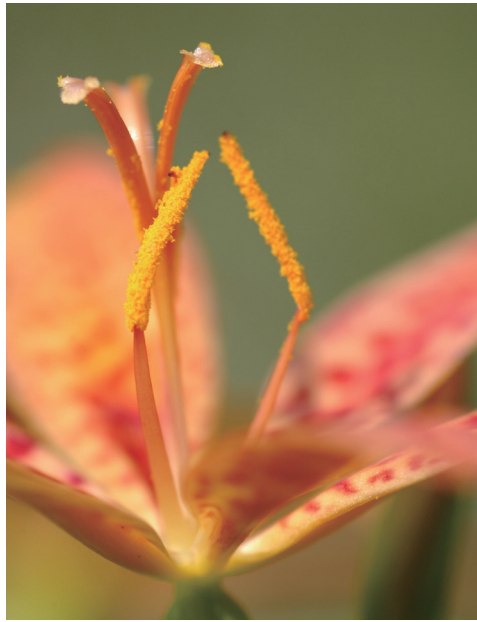


无性繁殖的方式之一：扦插 绘图 / 张雨微

柱头上的花粉 供图 / 戴璨



植物射干的柱头与雄蕊 供图 / 戴璨



植物繁殖的限制因素

如果把植物的维持生长理解为个体体积的增大,植物的繁殖则涉及个体数目的增多,二者都需要从环境中吸收同化资源。“光、温、水、气、肥”作为植物生长繁殖必需的几大资源要素,不但塑造了不同地域的基本植物群落,还成了人们栽培利用植物遵循的几大原则。众所周知,生命活动离不开水和特定的温度,“温”和“水”几乎是任何生物存在的前提。绿色植物有别于其他生物类群最重要的特征是利用叶绿体进行光合作用,吸收二氧化碳、释放氧气,同时合成自身需要的有机物。因此,光线的强弱和一年四季的变化,以及环境中二氧化碳气体的浓度直接影响植物的物质积累。同时,一些无机盐离子,如以氮磷钾为代表的“肥”,因其是细胞和一些重要生化反应酶的构成元素,其多寡也对植物的生长繁殖起着决定性的作用。在种植农作物时,常常需要考虑不同作物对于日照、温度、水分、肥力的需求,及其与当地自然条件的契合度。例如,棉花需要充足光照,特别适合在新疆种植;咖啡喜温暖潮湿,且昼夜温差大的地方,以热带高原地区的产地最佳;葡萄、猕猴桃等水果需要滤水

性好的土壤,在雨水多的地区宜选择山地或坡地种植等。在自然生态系统中,以上提到的各类因素往往统称为“资源(或营养)”,资源限制被认为是制约植物个体维持和种群扩张的一大要素,由此延伸的植物繁殖生态学研究也一直是生态学和农学领域关注的热点。比如,改变各种资源条件后植物(作物)会产生变化的特征和不同的繁殖表现,理清这些是我们得以了解植物与环境互作规律的基础之一。

和动物不同,植物不能随意移动,因此其有性繁殖常常需要媒介促成。植物利用风、水、昆虫等媒介将花粉从花药转移到柱头的过程称为传粉。因此,除了资源限制之外,花粉限制(传粉限制)是制约植物有性繁殖的另一大要素。有性繁殖受花粉限制是因为花粉的生产量不够吗?非也。恰恰相反,同为生殖配子,同种植物花粉的数量往往是胚珠数量的千万倍。花粉限制繁殖的原因在于转移到柱头上的花粉数量不够或者质量不佳(不同物种的花粉、同种但不亲和的花粉等),其结果就导致坐果率和结籽率降低。

花粉和资源是植物有性繁殖过程中最主要的两大制约因素,它们也相应成了植物适应性进化的主要“选择压力”。在繁殖这场无声的比赛中,植物需要竞争各种自然资源和配偶,最后赢



木蜂沾满了西番莲的花粉 供图 / 戴璨

得果实的个体才能在下一轮比赛中占据一席之地。因此，各种有利于竞争的“武器”就一步步被选择而保留了下来。比如，花朵颜色、纹路的五彩缤纷以及形态的千奇百怪通常被认为是为了更好地吸引特定的昆虫传粉授粉而演化得来的。

全球变化导致自然种群花粉限制

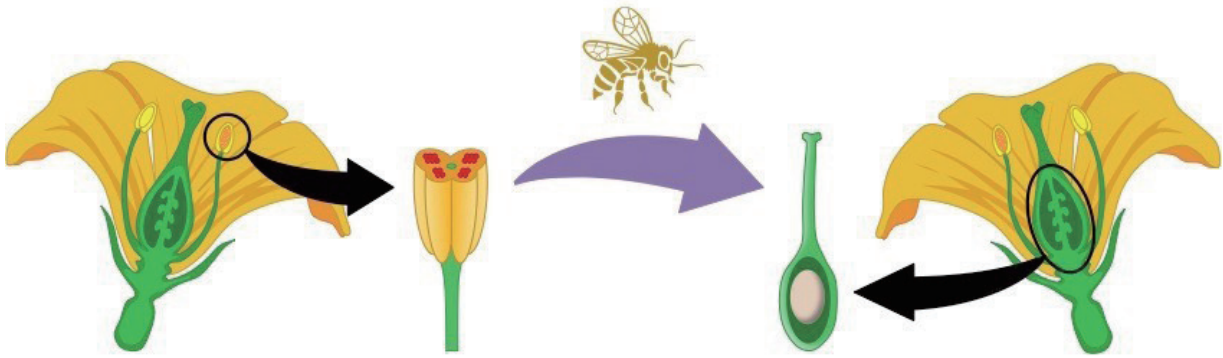
近年来，人们越来越关注植物自然种群的花粉限制问题，这与“全球变化”是密切相关的。迄今为止，非冻陆地超过2/3的面积已经为人类所用，森林变为农田、草地变为厂房、湿地变为鱼塘、河滩变为机场，还有更多的改变正在进行和策划。农业集约化和土地利用方式的剧变对自然植物种群的影响突出表现在缩小了种群规模、增大了种群间的隔离程度、降低了群落的物种多样性和稳定性，同时还增强了各种扰动。除此之外，全球气候变化、生物入侵和病原体的传播扩散也使得很多本地植物愈加脆

弱。更令人担忧的是，以蜜蜂为代表的传粉昆虫在全球范围内也表现为功能性的下降，不论是人工蜂群还是野生蜂群均出现了不同程度的减少。上述各种因子或独立或协同地对植物种群内可生殖个体的数量、遗传多样性以及传粉服务产生影响，从而降低了有效传粉和植物的繁殖能力。

有统计指出，在258个植物物种里，62%的自然种群经历了不同程度的花粉限制。最新的分析在采取了更严谨的指标和更多的案例后认为，63%~73%的植物研究里存在显著的花粉限制。这就意味着，2/3左右的自然植物群落经历过或正在经历因传粉下降而结实不足的情况，这是非常高的比例！

不过，也有科学家认为事实可能并没有我们想象的那么糟，原因有以下几点。其一，花粉限制的高估：因为统计数据是基于发表了的研究结果，其中可能存在发表偏见，即发现了花粉限制的研究比没发现的发表的更多。其二，花粉限

异花授粉是植物界很普遍的授粉方式，它的花粉传播主要是靠风力或昆虫



制的断章取义：植物的繁殖本来就处在资源与花粉之间拉扯的动态平衡，某些种群在某个时间点的表现可能并不能代表更大尺度上的长期状态。其三，花粉限制的理所应当：植物经过了长期自然选择后的繁殖策略可能决定了其在开花阶段的投入本来就是一场打赌，因而赌赢了的花朵结实，而赌输了的败育是一种常态，当然

比不上100%的完美结实状态。其四，花粉限制的有限影响：有性繁殖只是植物繁殖方式的一种，即便完全失败，种群还可以通过其他形式维持扩张。此外，在强烈花粉限制的选择压力下，植物可能会迅速演化出主动自交、延迟自交等机制保障繁殖。总体来说，植物自然种群的花粉限制肯定存在，且有愈演愈烈的趋势，但是否会



隧蜂访问植物睡莲 供图 / 戴璨

弄蝶访问植物百日菊 供图 / 戴璨

野生蜂窝



在短期内造成种群危机甚至是物种危机还很难下定论。

“媒婆”短缺导致作物花粉受限

提到农作物，想必脑海中立刻浮现的是水稻、小麦、高粱、玉米等主要作物。毋庸置疑，我们的食物得益于这些植物的有性结实。不过，在它们的繁殖过程中，其有性结实多通过风媒或自交得来，并不受限于传粉。在全球自然植物种群花粉限制持续恶化的背景下，人类的主粮（谷类、薯类和糖料作物）并没有受到威胁。然而，还有很多重要的作物依赖昆虫传粉，如棉花、油菜、西红柿、茄子、辣椒、坚果、咖啡、瓜类、豆类以及绝大多数的水果等。试想我们的生活如果缺少了这些食品会是怎样的索然无味。有研

究指出，全球食用作物总产量的35%都在一定程度上受益于昆虫传粉；因此，无论从食物的多样性还是总产量上，农业生态系统的传粉服务都是不容忽视的。

那么，这类农作物正在经历花粉限制吗？就目前的研究来看，不论是全球范围还是我国，都还未出现大范围授粉短缺的情况。不过，我们必须有心理准备应对未来可能发生的传粉危机。事实上，美国加州的杏仁产业一直在努力维系可持续的传粉服务，为人工蜂群的饲养和健康提供各种支持。或许是最壮观的农业传粉事件，在每年的2—3月，美国加州的中央山谷，全美将近一半的人工蜂群都要从各地赶赴为杏树传粉，以满足全世界80%的杏仁需求（www.almonds.com）。随着持续攀升的需求，各种依赖昆虫传粉的作物在过去几十年间的耕种面积



熊蜂访问植物毛地黄 供图 / 戴璨

的增长超过了300%，而人工蜂群的同期增长量约为45%，其中还包括个别地区显著性的下降。这一严重失衡的比例一旦持续，势必带来某些区域或作物的花粉限制。

另一方面，现行的很多农业种植过度依赖化学药品，如化肥、杀虫剂、激素（植物生长调节剂）等，而对昆虫的传粉服务不闻不问。且不提诸多化学肥料和杀虫剂对土壤和生态环境的污染，它们对于提高作物产量的作用可能远不及昆虫传粉的贡献。更讽刺的是，杀虫剂等化学药剂还严重威胁到蜜蜂等传粉昆虫的生存。有些果类大棚作物通过喷洒合成激素刺激果实发育，从而绕开了对传粉昆虫的依赖，保证了产量；然而，这样形成的果实在品质和口感上均较差。此外，在可自交或风媒传粉的作物里，昆虫的异花授粉还被证明对提高果实和种子的产量、质量、贮存期等有重要作用，商业价值也随之提高。总之，在公众对绿色有机农业和环保的持续关注 and 呼吁下，在消费者对食物质量和口感的挑剔要求下，在生产商追求精准服务和更大利润的驱使下，会有越来越多的农作物回归到大自然中结实，进而带来更大的传粉需求。届时，是否有足够的昆虫为农作物授粉呢？

或许，可以通过鼓励蜂农饲养更多的蜜蜂，促进蜂群在不同作物的不同开花期间流动以保证作物的授粉。然而，研究表明即使有足够的人工蜂群，野生传粉昆虫对农作物的结实也具有不可替代的作用。全球野生传粉者的锐减已经是一个不争的事实，随着农业集约化的加剧和持续的单一作物栽培，这些因子很可能构成生态系统的负反馈循环，给作物传粉带来灾难性的影响。

我们该何去何从

植物的繁殖和人类的生存息息相关，微小的花粉粒和各种嗡嗡作响的小飞虫对植物的维系和农作物的结实有着决定性的影响。你或许很难想象一种传粉昆虫的丧失会如何影响野生植物和作物的繁殖和命运。可是，事实就是这样。当你为郁金香的壮丽而惊叹时，你可知如此

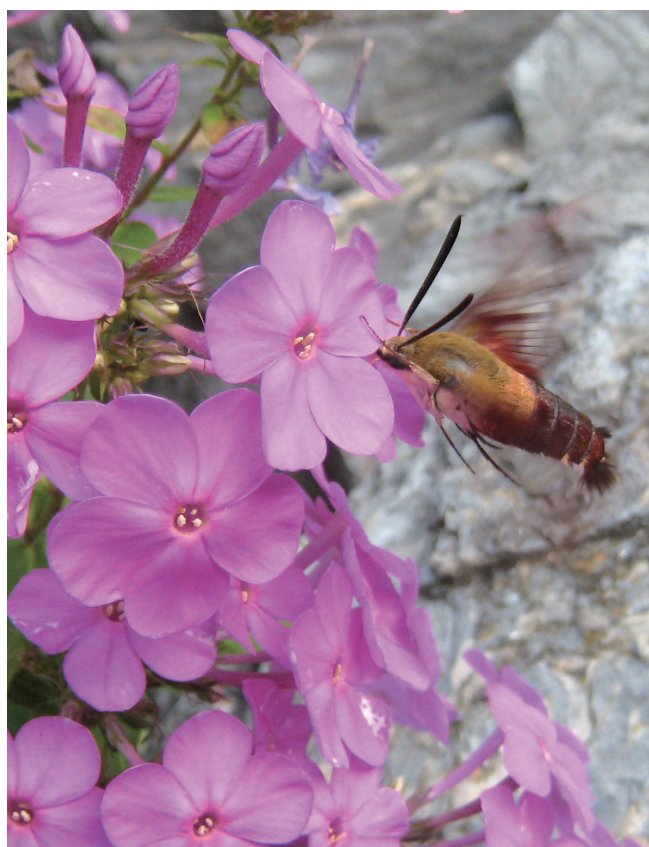


的色彩斑斓需要无数次的种子和鳞茎繁殖才得以实现；当你为蜂蜜的香甜而陶醉时，你可知蜜蜂的辛勤劳作还能让绵延的油菜授粉结籽。有时候，或许我们也会讨厌植物的繁殖。各种盆栽花卉里怎么也清除不掉的杂草，春天的地面和车上到处堆积着难以清洗的黄色粉末，无处不在的花粉刺激着我们敏感的皮肤和鼻子。喜欢也好，讨厌也罢，植物会顽强地生活下去，从地球上生命的诞生以来，它们一直都在。而我们，如果不能学会更好地和植物共存，和自然界的一切打交道，我们会何去何从呢……

作者简介

戴璨，生物学博士，湖北大学资源环境学院教授，从事植物繁殖生态与进化生物学研究。

(责编 桑新华)



上：慈姑沾满花粉的雌花 供图 / 戴璨

下：天蛾访问植物天蓝绣球 供图 / 戴璨