

青藏高原露蕊乌头不同海拔居群的 开花持续期与繁殖分配

张挺峰¹, 张 勇¹, 李亚珺²

(1 河西学院 农业与生物技术学院, 甘肃张掖 734000; 2 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000)

摘 要:对青藏高原东部 3 个不同海拔居群的露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum*)(毛茛科)开花持续期和繁殖分配进行了野外观察和检测试验。结果表明:(1)随着海拔的升高,露蕊乌头的开花持续期时间延长,且不同居群间存在显著差异。(2)露蕊乌头的植株个体越大,繁殖投入越高。(3)露蕊乌头的繁殖分配在地上总生物量中所占的比例随海拔升高而增加。研究认为,露蕊乌头在高海拔地区较高的繁殖分配比例强调了有性繁殖在高山恶劣环境中的重要性,而高海拔地区开花持续期的延长补偿了传粉昆虫的减少并增加了对传粉昆虫的吸引能力。

关键词:海拔梯度;花持续期;繁殖分配;露蕊乌头

中图分类号: Q944.2

文献标志码: A

Flower Duration and Reproductive Allocation in Different Altitudinal Populations of *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae)

ZHANG Tingfeng¹, ZHANG Yong¹, LI Yajun²

(1 College of Agriculture and Biotechnology, Hexi University, Zhangye, Gansu 734000, China; 2 Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: We studied the flower duration and reproductive allocation of *Aconitum gymnantrum* in different altitudinal populations on the Northeast of the Qinghai-Tibetan Plateau. Our results showed that: (1) The duration of individual flower in the high altitudinal population was remarkably longer than those in low altitudinal populations, and there was significant difference in flower duration between populations. (2) The biomass of flowers increased with plant size in the three populations. (3) The proportion of flowers in the total above ground biomass (reproductive allocation) increased along the altitude gradient. Consequently, we concluded that the importance of sexual reproduction in alpine environment was emphasized by the increased allocation of biomass to flowers, and prolonged floral longevity of *A. gymnantrum* along the altitude gradient suggested the mechanisms of compensation for the reduced pollinator availability and attraction to pollinators.

Key words: altitude gradient; floral duration; reproductive allocation; *Aconitum gymnantrum*

植物在整个生长发育阶段中的生长、繁殖和防御等各种功能对有限的资源始终存在着竞争,即如何分配有限的资源^[1-6],植物必须权衡这些功能间的

资源分配^[7-8]。而影响植物繁殖分配的诸多因子中,繁殖体大小与个体大小的关系被认为是生活史理论中最基本的研究内容,也是生态学家十分关注的问

收稿日期: 2014-04-10; 修改稿收到日期: 2014-06-23

基金项目: 国家自然科学基金重点支持项目(91025002); 河西学院祁连学者基金项目(hxxyqlxz2012)

作者简介: 张挺峰(1979—),男,讲师,硕士,主要从事高山植物传粉生物学研究。E-mail: ztfeng8808@126.com

题^[9-11]。繁殖分配可定义为植物生物量中繁殖体所占的比例,这种比例与植物所处资源环境的状况以及植物个体大小变化间的关系,可以反映植物的繁殖对策。在海拔地区,由于温度低、生长季短,以及相对较低的昆虫丰富度,小个体的植株承受了相对较大的繁殖压力,可能会调整其繁殖策略。

高山植物通常选择异交的繁育系统^[12-13],并通过延长花开放时间补偿高山环境中降低的昆虫多样性和丰富度^[14-15];另一方面,传粉效率高而且在逆境中飞行能力强的熊蜂族(*Bombini*)昆虫作为高山生态系统中的主要传粉昆虫同样弥补了降低的昆虫访花频率^[14]。由于花的大小在不同海拔间没有显著变化^[15],而植株大小通常随海拔升高而减小^[16-21],因此在海拔地区的植物通过增加对繁殖器官的资源分配比例来进一步加强高山植物有性繁殖的重要性^[18]。

青藏高原高寒草甸特殊的植被类型包含了许多独特的植物类群,随着海拔梯度升高这些植物如何适应青藏高原独特的环境条件,当传粉者稀少时会采取何种繁殖策略,目前国内对这方面的研究较少。因此,我们选择青藏高原东部草场退化地常见物种毛茛科植物露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum* Maxim.)作为研究对象,探讨不同海拔的露蕊乌头资源分配对策以及对高山环境的适应方式。

1 材料和方法

1.1 材料和样地

实验所用材料为毛茛科翠雀族(*Delphinieae*)二年生草本植物露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum* Maxim.)。露蕊乌头为两性花,总状花序,每年7月上旬开始进入花期。主要分布在海拔2 000 m以上的高山地区,一般偶见于高山草地中,而最常见于青稞收割田中或附近山坡,在退化草地中经常有较大种群。观察与试验样地包括3个居群。其中,互助居群(36°51′~36°55′N, 102°28′~102°29′E)地处青海省互助土族自治县国家森林公园,海拔2 460 m,年平均气温4.8℃,年平均降水484 mm,属于青藏高原大陆性半干旱气候;海北居群(37°29′~37°45′N, 101°12′~101°23′E)位于青海省门源县中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站,海拔3 200 m,地区年平均气温-1.7℃,年均降水量580 mm,具有明显的高原大陆性气候;果洛居群(34°15′~34°21′N, 100°20′~100°29′E)位于青海省果洛藏族自治州三江源草地生态系统定位观测站,海拔3 960

m,年平均气温除少数河谷低地外,大都在0℃以下,年均降水量约300 mm,高原大陆性高寒山地气候,植被类型以干旱半干旱草甸化草原为主。

1.2 花持续期观察

基于2005年的实验观测结果,20012年7~9月在青藏高原东部互助(HZ)、海北(HB)和果洛(GL)3个居群内随机标记30朵未开放的花蕾,每天分别在10:00和16:00记录标记花的状态,即花开放、花药散粉、花药停止散粉、柱头张开、柱头变成褐色时间。在单花花期结束时柱头的颜色变成褐色,因此我们把颜色发生改变的柱头作为单花花期结束的标志。依据花的不同状态统计单花的花持续时间,即从花药开始散粉至柱头变成褐色的时间。

1.3 植株特征及地上生物量

在每个样地的露蕊乌头开花盛期,随机选取30个主枝花序上的花全部开放的植株。用直尺测量所选植株的地面垂直高度,测量结束后将植株贴地面剪断,并将植株分为茎、叶、花三部分,分别置于纸袋中封口。其中叶部分包括叶柄,而花部分包括花蕾和已经发育为果实的花。实验室内将纸袋放入烘箱中80℃下烘24 h,然后用1/10000电子天平称重。用SPSS 17.0统计软件分析不同海拔居群的茎、叶、花的生物量以及各自在地上总生物量中所占比例的变化。

2 结果与分析

2.1 花持续时间

露蕊乌头互助居群(HZ)的花持续时间最短(6.90±0.23d),海北居群(HB)的花持续期较长(10.13±0.22d),果洛居群(GL)的花持续期最长(14.76±0.29d),而且3个居群的花持续期存在显著性差异($F=156.42, df=2, P<0.01$;图1)。

2.2 植株特征及生物量分配

露蕊乌头的植株在互助居群最高,在果洛居群最低,3个居群存在显著性差异($P<0.05$)(表1)。而露蕊乌头的地上总生物量在互助居群最大,并随海拔的升高而降低,其中互助居群和海北居群的地上总生物量没有显著差异($P>0.05$),但均显著高于果洛居群的地上总生物量(表1)。

露蕊乌头茎生物量占其地上总生物量比例在互助居群最高,并随海拔升高而不断降低,而且3个居群间存在显著差异($P<0.05$);叶生物量占其地上总生物量比例也随海拔升高而逐渐降低,但居群间无显著差异($P>0.05$);花生物量在相应居群所占

地上总生物量的比例随海拔升高而显著增加,且 3 个居群间存在显著差异($P<0.05$),并以果洛居群的花生物量在资源分配上所占比例最高,约为互助居群的 2 倍(图 2)。

对花生物量与地上总生物量做相关性分析后发现,3 个居群内的花生物量与地上总生物量均存在显著的正相关关系(图 3),即露蕊乌头的地上生物

量越大,分配到花的生物量越大;而且随海拔升高,单位地上生物量分配到花生物量的比例越高。

3 讨 论

3.1 花持续期对植物繁殖分配的影响

高山恶劣的自然环境条件如昼夜温差大,较短的生长季节,多变的天气等,通常不利于高山植物的有性繁殖过程^[22];而且低温限制了昆虫的活动能力和多样性水平^[14],因此高山环境中选择异花传粉的高山植物通过多种机制以补偿传粉昆虫种类的缺乏和访花频率的降低。花持续期延长是高山植物最常见的一种适应方式,高山植物延长花持续期是对传粉昆虫低访花频率的适应,当环境中缺乏传粉昆虫时,植物的“坐和等”对策能增加花粉输出和输入的几率,进而增加了植物的父本、母本适合度^[23]。许多研究表明花持续期随海拔的升高而延长^[14-15,18,24-25]。我们的研究结果表明露蕊乌头随海拔升高其花开放时间

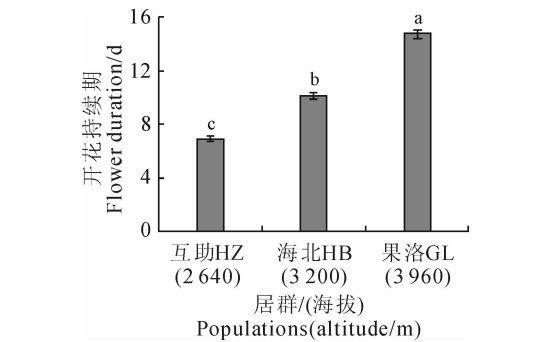


图 1 不同海拔露蕊乌头居群的开花持续期
不同小写字母表示居群间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Flower duration of *A. gymnantrum* in different altitudinal populations

The different normal letters indicate significant difference among populations at 0.05 level; The same as below

表 1 不同海拔露蕊乌头居群的植株特征
Table 1 Characteristics of *A. gymnantrum* in different altitudinal populations

居群 Population	海拔 Altitude /m	植株高 Height /cm	地上总生物量 Total above ground biomass/g
互助 HZ	2 640	46.77±2.23 (30) a	4.16±0.50 (30) a
海北 HB	3 200	25.23±1.64 (30) b	3.14±0.40 (30) a
果洛 GL	3 960	13.3±0.41 (30) c	1.64±0.23 (30) b

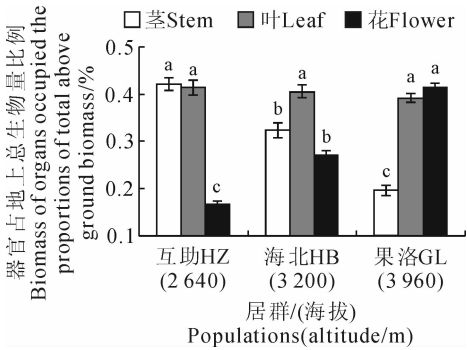


图 2 露蕊乌头不同海拔居群资源分配
Fig. 2 Resource allocation in different altitudinal populations of *A. gymnantrum*

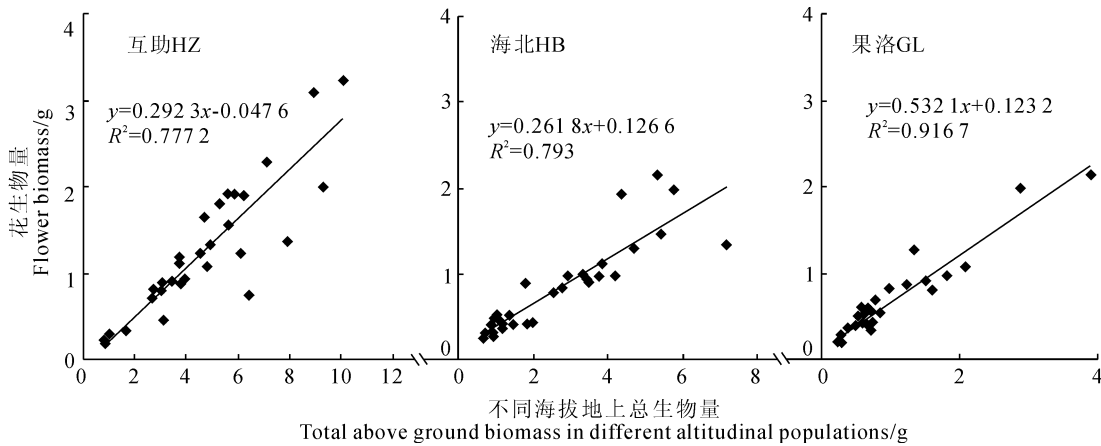


图 3 不同海拔露蕊乌头居群内的地上总生物量和花生物量的相关性分析
Fig. 3 Correlation analysis between total above ground biomass and the corresponding biomass of flowers in different altitudinal populations of *A. gymnantrum*

同样延长,且高海拔果洛居群是低海拔互助居群的2倍。同时,繁殖器官资源投入比例增大,花朵数量相应增加,从而弥补了高海拔地区传粉昆虫访花频率较低的不足,提高了繁殖成功率。

3.2 个体大小对繁殖分配的影响

植物的繁殖分配是一种对生长环境选择适应。在整个生长季节内,环境中植物可利用资源是变化的,植物通过调节生长与生殖之间的资源分配比率来提高适合度以适应这种变化^[26-28]。露蕊乌头个体大小与花期繁殖分配实验结果表明个体大小与繁殖分配的异速关系:植物个体越大,花期繁殖投入越高,但其相对的繁殖分配越低,而高海拔小个体的繁殖分配相对较高,符合以往花期繁殖分配的结论^[29-30]。通常资源有效性、竞争和遗传差异是造成种群个体大小差异的主要原因,并产生繁殖分配的强烈的大小依赖性;而这种依赖性归因于内在影响即资源获取和繁殖分配在一个植株内的生理权衡^[31],因为对一个有限的资源库来说,对繁殖活动投入的加大,意味着对叶和根的营养活动投入的减少,所以导致获取资源的能力下降,影响个体的存活和生长。Reekie^[32]认为:繁殖分配随个体大小增大而减少,或许是由于繁殖代价随个体大小增大的一个直接结果,代价的增大可以部分地解释为对繁殖支持结构的分配增加。在寒旱草甸这个独特的生态系统中,毛茛科植物会受到各种外界因素的干扰,如牛羊的践踏(因为是

天然牧场)、冰雹的损伤等,那么较大的植株风险也较大,繁殖的代价更高,这可能也是繁殖分配随个体大小而减小的原因之一^[18-21,29,33]。

3.3 海拔对繁殖分配的影响

尽管露蕊乌头的叶生物量在高海拔居群降低,但叶生物量在地上总生物量中所占的比例在不同海拔居群变化不大,因此与低海拔居群相比,高海拔居群能为地上生物量提供相同比例的营养条件。高海拔居群地上生物量中的花生物量比例显著增加,而且花持续期也较低海拔居群高,说明露蕊乌头在高海拔地区能获得足够的营养物质分配到花的生长与发育过程、维持较长的花寿命以及种子发育过程,而且在高海拔地区繁殖过程优先于生长过程^[18];而高海拔居群延长的花持续期能增加一个植株上的花开放式样,增加了对传粉昆虫的吸引能力^[34]。此外,植株个体越接近地面,叶冠层的热量积累越高^[35],因此露蕊乌头在高海拔地区植株高度的减小可能对保持较高的花温度有利,进而能增加种子产量并吸引更多的传粉昆虫^[36]。

我们的结果表明高山植物露蕊乌头的繁殖分配依赖于个体大小,而在高海拔地区较高的繁殖分配比例强调了有性繁殖在高山恶劣环境中的重要性。此外,与低海拔地区相比,高海拔地区延长的花持续期补偿了传粉昆虫的减少并增加了对传粉昆虫的吸引能力。

参考文献:

- [1] OGDEN J. The reproductive strategy of higher plants. II. There productive strategy of *Tussilago farfara* [J]. *Journal of Ecology*, 1974, **62**(1): 319—324.
- [2] HICKMAN J C. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenae* (Polygonaceae) [J]. *Journal of Ecology*, 1975, **63**(2): 689—701.
- [3] PITELKA L F, STANTON D S, PEECKENHAM O P. Effects of light and density on resource allocation a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae) [J]. *American Journal of Botany*, 1980, **67**(6): 942—948.
- [4] SUTHERLAND S, VICKERY J R R K. Trade-offs between sexual and a sexual reproduction in the genus *Mimulus* [J]. *Oecologia*, 1988, **76**(3): 330—335.
- [5] BEGON M, HARPER J L, TOWNS C R. Ecology: individuals, populations, and communities [M]. London: Blackwell. 1990, 437—509.
- [6] WESTLEY L C. The effect of inflorescence bud removal in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae) [J]. *Ecology*, 1993, **74**(7): 2 136—2 144.
- [7] CHEPLICK G P. Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction [J]. *American Journal of Botany*, 1995, **82**(5): 621—629.
- [8] 张大勇. 理论生态学研究 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 10—14, 32—38.
- [9] WEINER J. The influence of competition on plant reproduction [J]. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*, 1988: 228—245.
- [10] KLINKHAMER P G L, MEELIS E, DE JONG T J, et al. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants [J]. *Functional Ecology*, 1992, **6**(3): 308—316.
- [11] SCHMID B, BAZZAZ F A, WEINER J. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1995, **73**(11): 1 831—1 837.

- [12] ARROYO M T K, PRIMACK R B, ARMESTO J J. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile I [J]. *American Journal of Botany*, 1982, **69**(1): 82—97.
- [13] ARROYO M T K, ARMESTO J J, PRIMACK R B. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1985, **149**(3/4): 187—203.
- [14] BINGHAM R A, ORTHNER A R. Efficient pollination of alpine plants[J]. *Nature*, 1998, **391**(6 664): 238—239.
- [15] BLIONIS G J, HALLEY J M, VOKOU D. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olympos, Greece[J]. *Ecography*, 2001, **24**(6): 696—706.
- [16] KÖNER C, PELAEZ M R S, JOHN P C L. Why are bonsai plants small? A consideration of cell size[J]. *Functional Plant Biology*, 1989, **16**(5): 443—448.
- [17] MÈNDEZ M, TRAVESET A. Sexual allocation in singleflowered hermaphroditic individual in relation to plant and flower size[J]. *Oecologia*, 2003, **137**(1): 69—75.
- [18] FABBRO T, KÖRNER C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation[J]. *Flora*, 2004, **199**(1): 70—81.
- [19] HAUTIER Y, RANDIN CF, STÖCKLIN J, *et al.* Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2009, **2**(3): 125—134.
- [20] SU M(苏梅), QI W(齐威), YANG M(杨敏), *et al.* Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation of *Delphinium pylzowii* (Ranunculaceae) at east Qinhai Tibetan Plateau[J]. *Journal of Lanzhou University*(兰州大学学报), 2009, **45**(2): 61—65(in Chinese).
- [21] WANG Y(王赞), HU L J(胡莉娟), DUAN Y W(段元文), *et al.* Altitudinal variations in reproductive allocation of *Bergenia purpurascens* (Saxifragaceae)[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2010, **32**(3): 270—280(in Chinese).
- [22] SPIRA T P, POLLAK O D. Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial *Gentians* (Gentianaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1986, **73**(1): 39—47.
- [23] ASHMAN T L. Reproductive allocation hermaphrodite and female plants of *Sidalcea oregana* ssp *spicata* (Malvaceae) Using 4 Currencies[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**(4): 422—438.
- [24] PRIMACK R B. Longevity of individual flowers[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, **16**: 15—37.
- [25] BLIONIS G J, VOKOU D. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2002, **232**(1/2): 89—105.
- [26] ABRAHAMSON W C, GADGIL M. Growth from and reproductive effort in goldenrods (Solidago; caompositae)[J]. *American Naturalist*, 1973, **107**(957): 651—661.
- [27] BAZZAZ F A, CHIARIELLO N R, COLEY P D, *et al.* Allocation resources to reproduction and defense[J]. *Bio. Science*, 1987, **37**(1): 58—67.
- [28] SHEM-TOV S, GUTTERMAN Y. Influence of regime and photoperiod treatments on resource allocation and reproductive successes of two annuals occurring in the Negev Desert of Israel[J]. *Journal of Arid Environments*, 2003, **55**(1): 123—142.
- [29] ZHAO ZH G(赵志刚), DU G ZH(杜国桢), REN Q J(任青吉). Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(1): 9—16.
- [30] ZHAO F(赵方), YANG Y P(杨永平). Reproductive allocation in a dioecious perennial *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) along altitudinal gradients[J]. *Journal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), 2008, **46**(6): 830—835(in Chinese).
- [31] PICKERING C M. Size-dependent reproduction in Australian alpine *Ranunculus*[J]. *Australian Journal of Botany*, 1994, **19**(3): 336—344.
- [32] REEKIE E G. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, **76**(1): 43—50.
- [33] WANG Y F(王一峰), LIU Q Q(刘启茜), PEI Z Y(裴泽宇), *et al.* Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(1): 39—46(in Chinese).
- [34] HARDER L D, BARRETT S C H. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants[J]. *Nature*, 1995, **373**(6 514): 512—515.
- [35] KÖNER C. Alpine Plant Life-Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems[M]. Berlin: Springer-Verlag. 1999: 259—290.
- [36] DONNELLY S E, LORTIE C J, AARSEN L W. Pollination in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae): the advantage of being tall[J]. *American Journal of Botany*, 1998, **85**(11): 1 618—1 625.