

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.01.008

张婵 胡莉娟 王赞. 三种同域分布喉毛花的繁殖分配[J]. 广西植物 2014, 34(1): 38-45

Zhang C, Hu LJ, Wang Y. Reproductive allocation of three sympatric *Comastoma* (Gentianaceae) species[J]. Guihaia 2014, 34(1): 38-45

三种同域分布喉毛花的繁殖分配

张婵^{1,4*}, 胡莉娟², 王赞³

(1. 中国科学院昆明植物研究所 资源植物与生物技术所级重点实验室, 昆明 650204; 2. 济南市城市园林绿化局, 济南 250033; 3. 青藏高原研究所 昆明部, 昆明 650204; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 以青藏高原高寒草甸中三种同域分布的喉毛花为研究对象, 通过比较三个种的植株性状和繁殖分配, 探讨繁殖分配的种间差异及其与植株个体大小的关系。结果表明: (1) 三个种的植株高度、顶花大小和单株花数目、繁殖分配均存在种间差异, 这可能与各自的交配系统和具体的生境以及相应的生活史对策有关; (2) 在三种喉毛花中, 投入到营养器官和繁殖器官的绝对资源量均呈显著正相关, 未检测到植株生长和繁殖间的权衡关系; (3) 三个种的个体大小与繁殖器官生物量均呈显著正相关, 而与繁殖分配均呈显著负相关, 这表明个体越大, 繁殖投入越高, 而繁殖分配越低, 与以往研究结果一致, 这可能是由于繁殖分配与个体大小之间存在异速关系。

关键词: 喉毛花属; 繁殖分配; 生活史; 个体大小效应; 异速关系; 青藏高原

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)01-0038-08

Reproductive allocation of three sympatric *Comastoma* (Gentianaceae) species

ZHANG Chan^{1,4*}, HU Li-Juan², WANG Yun³

(1. Key Laboratory of Economic Plants and Biotechnology, Kunming Institute of Botany, CAS, Kunming 650204, China;

2. Jinan Municipal Bureau of Landscape and Forestry, Jinan 250033, China; 3. Institute of Tibetan Plateau at Kunming, Kunming 650204, China; 4. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Resource allocation strategy is central to plant life-history theory and thus receive extensive attention of ecologists and evolutionists. However there are few research about the resource allocation strategies of sympatric species of the same genus. We studied the plant traits and reproductive allocation of three sympatric *Comastoma* species which are all alpine annual herbs of the Qinghai-Tibet Plateau. Our results were as follows: (1) there were significant differences in plant height, flower number, every plant top flower size and reproductive allocation among three species due to their different mating systems, habitats and life-history strategies; (2) in all three species, there was positive relationship between resource allocation of vegetative organs and reproductive organs, and no trade-off between vegetative growth and reproduction was found; (3) the reproductive investment increased but the proportion of reproduction (reproductive allocation) decreased with increased individual size, which was consistent with the previous conclusions, indicating size-dependency of reproductive allocation and this might be resultant from the allometric relationship between reproductive allocation and individual size.

Key words: *Comastoma*; reproductive allocation; life-history; size-dependent effect; allometric relationship; the Qinghai-Tibet Plateau

收稿日期: 2013-07-28 修回日期: 2013-09-28

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2010CB951704); 国家自然科学基金(310703337); 中国科学院重要方向性项目(KSCX2-YW-2-1019)。

作者简介: 张婵(1986-), 女, 山东济南人, 博士研究生, 主要从事高山植物繁殖生态学研究。(E-mail) zhangchan@mail.kib.ac.cn。

* 通讯作者

植物用于生长、维持和繁殖的能量、时间或任何其它限制性资源都有限,一个植株必须在不同结构和功能的相互冲突中寻求最佳的资源分配方案,以最大程度地实现其繁殖成效。繁殖分配是指植物个体在一特定时间段内(如一个生长季节)用于繁殖的净同化产物的比例,即同化产物向其繁殖器官分配的比例。由于植物生长存在异速增长限制,任何影响植株营养投入的因子都将影响其繁殖投入,例如植株的个体大小、交配系统、生活史特征、遗传特性及个体间的竞争(种群密度)和环境中的资源有效性都会影响植物的资源分配策略(Bazzaz *et al.*, 2000; 张大勇 2003)。个体大小效应已在研究中得到证实,特别是在一年生植物中(Müller *et al.*, 2000; Schmid *et al.*, 1998)。营养器官生物量和繁殖器官生物量之间的异速增长系数可能随环境因子的变化而改变,而已有研究仅针对某些物种进行控制试验,对自然条件下植物的繁殖资源分配是否存在大小依赖性仍不清楚(Cheplick 2005)。理解资源在营养和繁殖结构间的合理配置对研究植物群落动态及其对环境变化的响应具有重要意义。

同域分布的植物通常因开花物候的重叠和传粉昆虫的交叉而形成一个有机的整体,每种植物的适合度都可能受到其它物种繁殖对策的影响。尤其是在亲缘关系很近的同域物种中,这种关系通常更为复杂。有关同域物种的繁殖生态学研究主要集中在种间杂交和生殖隔离机制上,涉及资源分配的研究则很少(Karlsson *et al.*, 1990)。不同的物种受影响的繁殖性状不同,即使同属亲缘种间也存在差异,表明不同物种对相似环境压力的适应对策不同(Milla *et al.*, 2009; 姚红等 2005; 赵志刚等 2003),而这种差异是否表现在资源分配策略方面仍不清楚。因此本研究选取在青藏高原草地上分布的龙胆科喉毛花属的3种同域种进行研究,重点探讨以下问题:(1)三个种各自的繁殖分配策略如何?是否存在种间差异?如果存在差异,主要的原因可能是什么?(2)三个种的繁殖分配是否与植株个体大小有关?如果存在个体大小依赖的繁殖分配,那么其适应意义如何?

1 材料和方法

1.1 研究点概况

本研究于2009年7-8月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位观测站(以下简称海北站)

(37°29′~37°45′N, 101°12′~101°23′E)附近开展。海北站位于青藏高原东北部祁连山谷地,海拔在3200~3600 m。站区属典型高原大陆性气候,受高海拔条件制约,气温极低;年内没有绝对无霜期,相对无霜期约为20 d。海北站年平均气温-1.7℃,年极端最高气温27.6℃,极端最低气温-37.1℃;年降水量426~860 mm,其中80%的降水发生在5-9月。植被类型为青藏高原典型的地带性植被:金露梅(*Potentilla fruticosa*)为建群种的高寒灌丛草甸和以嵩草属(*Kobresia*)植物为建群种的高寒嵩草草甸。群落结构简单、种类组成较少(李英年等 2004)。

1.2 研究材料

喉毛花属(*Comastoma*)是龙胆科龙胆族的一个小属。该属约15种,我国产11种。研究选取的三个种均为一年生草本植物,叶对生,花5数,单生茎或枝顶;花萼裂片5,常不整齐,短于花冠或仅为花冠长的1/3;花冠管状,裂片基部有白色条裂状副冠,开花时全部副冠向心弯曲,封盖冠筒口,冠筒基部有小腺体;雄蕊5,着生于冠筒上,蒴果2裂,种子小,表面光滑。喉毛花(*C. pulmonarium*)区别于皱边喉毛花(*C. polycladum*)和柔弱喉毛花(*C. pedunculatum*)的最大特征在于茎单生且直立,后两种喉毛花均无主茎,从基部多分枝,枝条斜生,呈帚状,下部节间缩短,上部伸长。柔弱喉毛花属于湿中生植物,花萼裂片卵状披针形,先端急尖,边缘平,花冠浅裂,裂片基部有1束副冠;皱边喉毛花属于中生植物,花萼裂片为披针形,先端渐尖,边缘常皱波状,花冠中裂,裂片基部有2束副冠,该种叶及花萼裂片的边缘通常在花后期和果期反卷,呈皱波状。喉毛花和皱边喉毛花生长在海北站附近的高山草地或高山灌丛中,而柔弱喉毛花生长在优势种为华扁穗草的高山草甸中,三个种的伴生物种均有所差别(表1)。

1.3 研究方法

1.3.1 花粉胚珠 根据花粉胚珠比例初步判断三种喉毛花的交配系统是自交还是异交。每种喉毛花分别随机选取20个植株,将各株的顶花花蕾(喉毛花中取主茎顶部花,皱边喉毛花和柔弱喉毛花由于分枝较多,主茎并不明显,因此选择最长分枝顶部的花即植株上最先开放的花作为顶花)置于FAA固定液(福尔马林:乙酸:95%乙醇=5:5:90)中带回实验室。室内依据Dafni(1992)的方法,分别从每朵花中摘取1枚雄蕊,用玻璃棒将花药充分捣碎,使花

表 1 三种喉毛花的生境及伴生物种
Table 1 Habitats and companion species of three *Comastoma* species

| 种名 Species | 生境 Habitat | 取样数 Sample number | 伴生物种 Companion species |
|---------------------------------|---------------|----------------------|---|
| 喉毛花 <i>C. pulmonarium</i> | 高寒草地 | 40 | <i>Aconitum gymnandrum</i> , <i>Delphinium kamaonense</i> , <i>Gentiana scabra</i> , <i>Elymus nutans</i> , <i>Oplopanax elatus</i> , <i>Saussurea japonica</i> , <i>Gentiana straminea</i> |
| 皱边喉毛花 <i>C. polycladum</i> | 高寒灌丛草地 | 40 | <i>Potentilla fruticosa</i> , <i>Gentiana scabra</i> , <i>Leontopodium leontopodioides</i> , <i>Oxytropis kansuensis</i> , <i>Gentianella azurea</i> , <i>Ranunculus japonicus</i> , <i>Euphrasia regelii</i> , <i>Gentianopsis paludosa</i> , <i>Carex tristachya</i> , <i>Kobresia myosuroides</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Taraxacum mongolicum</i> |
| 柔弱喉毛花 <i>C. pedunculatum</i> | 高寒草甸 | 40 | <i>Blysmus sinocompressus</i> (盖度 90%), <i>Festuca ovina</i> , <i>Parnassia palustris</i> , <i>Saussurea pulchra</i> , <i>Cremanthodium reniforme</i> |

粉粒完全脱离花药囊,分散于 FAA 中,加入少量洗涤剂 and 50% 的乙醇混合液定容至 5 mL,充分摇匀后用微量移液器取 5 μ L 置于载玻片上,在光学显微镜下统计花粉数目,重复计数 10 次,依据雄蕊数目计算每朵花的平均花粉数量。在载玻片上用解剖刀片切开每朵花的子房,在体式显微镜下统计胚珠数,并计算每朵花的的花粉胚珠比例。

1.3.2 植株性状 2009 年 8 月在三种喉毛花的大部分植株处于花期时,随机挖取每个种的植株 40 株(植株间距超过 2 米,并且保证单株至少已开放一朵花)。分别测量顶花的直径(fl_D,以花自然开放状态下对角线上两枚花瓣最远端之间的距离为准)、顶花的高度(fl_H,以花冠筒基部到伸展花冠所在水平面之间距离为准),并以 fl_D²* fl_H 代表顶花大小(fl_size)(Cao *et al.* 2008);在采集植株时,对单株个体上所有花的数目(fl_num,包括花蕾和已开放的花)进行统计,以顶花所在茎枝的长度为植株高度(pl_H)。

1.3.3 称重 测量完毕后将植株沿地面剪断并带回实验室进行清理,小心除去茎叶中可能混杂的任何杂草、土壤或其它杂质,并将地上部分分为花、茎叶两部分,花部分包括所有花蕾和已开放的花,茎叶部分包括茎、叶以及花梗,将这两部分进行分装并在 80 $^{\circ}$ C 烘箱里烘 48 h 后用电子天平(精确度为 0.0001 g)称重。

1.3.4 数据分析 繁殖分配研究通常用地上部分总生物量或营养器官生物量代表植株个体大小,尽管两种标准均可,但用营养器官生物量可能更为准确(Bazzaz *et al.* 2001),且便于同其他研究做比较(Weiner *et al.* 2009)。在本研究中以植株地上营养器官生物量(V)表示植株个体大小,繁殖分配(RA)为花生物量占个体地上部分总生物量(花生物量+营养器官生物量)的百分比。每种喉毛花的繁殖组分(Y 轴),即繁殖器官生物量(R)和繁殖分配(RA)

与植株个体大小(X 轴)进行线性和对数相关分析(异速模型 $Y=aX^b$, b 代表系数, a 为常数项)。

所有数据分析采用 SPSS 13.0 for Windows 统计软件包进行。用 One-way ANOVA 和 Pos hoc-LSD 比较多组数据之间的差异,通过 Correlate 的 Bivariate Correlations 分析两个变量之间的相关关系,用 Regression 中的 Linear 和 Curve Estimation 分别进行线性回归和对数拟合分析,统计数据均用平均值 \pm 标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 花粉胚珠数

综合考虑三种喉毛花,其花粉数和胚珠数均存在显著差异,喉毛花的花粉数显著高于皱边喉毛花和柔弱喉毛花,但后两个种之间差异不显著,而胚珠数目最多的是皱边喉毛花,最少的是喉毛花,柔弱喉毛花介于两者之间(表 2)。根据 Cruden(1977)的划分标准和三个种的花粉胚珠比(P/O)(表 2),喉毛花属于兼性自交类型,皱边喉毛花和柔弱喉毛花属于专性自交类型。

表 2 三种喉毛花的花粉胚珠数目
Table 2 The numbers of pollen grains, ovules and pollen/ovule ratio of three *Comastoma* species

| 物种 Species | 花粉数目 Pollen number | 胚珠数目 Ovule number | 花粉胚珠比例 pollen/ovule ratio |
|------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------------|
| <i>C. pulmonarium</i> | 5416.6 \pm 515.9 | 119.7 \pm 4.2 | 46.3 \pm 4.6 |
| <i>C. polycladum</i> | 3944.7 \pm 226.3 | 269.3 \pm 6.6 | 14.7 \pm 0.8 |
| <i>C. pedunculatum</i> | 3915.0 \pm 370.3 | 216.1 \pm 6.8 | 18.8 \pm 2.0 |

2.2 营养器官和繁殖器官特征

三个种的植株高度存在显著差异,柔弱喉毛花最高,皱边喉毛花最矮,而喉毛花介于两者之间(表 3)。无论从顶花直径还是顶花高度来看,喉毛花均显著大于皱边喉毛花和柔弱喉毛花,而对比另外两

种 皱边喉毛花的花直径比柔弱喉毛花更小,但其花冠筒比柔弱喉毛花要深(花高度更大),以顶花大小为标准比较时,喉毛花($4\,570.06\pm123.15$)显著($LSD\,P<0.001$)大于皱边喉毛花(632.62 ± 25.33)和柔弱喉毛花(820.86 ± 18.35),而后两种喉毛花之间的差异不显著($LSD\,P=0.072$)。三个种的单株

花数目也存在显著差异,皱边喉毛花最多,喉毛花最少,而柔弱喉毛花介于两者之间(表3,图1)。

2.3 资源分配

从绝对投资量来看,皱边喉毛花的营养器官生物量(0.195 ± 0.028)显著高于其它两个种($LSD\,P<0.001$),而柔弱喉毛花(0.094 ± 0.009)和喉毛花

表3 三种喉毛花的营养和繁殖器官特征比较
Table 3 Comparison of vegetative and reproductive characters of three *Comastoma* species

| 物种 Species | 植株高度 Pl_H (cm) | 顶花直径 fl_D (mm) | 顶花高度 fl_H (mm) | 花数目 fl_num | 茎叶重量 V_mass (g) | 花重量 fl_mass (g) | 繁殖分配 RA (%) |
|------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|
| <i>C. pulmonarium</i> | 15.62±0.30 ^a | 16.10±0.19 ^a | 17.51±0.13 ^a | 3.80±0.16 ^a | 0.074±0.004 ^a | 0.030±0.002 ^a | 28.76±0.64 ^a |
| <i>C. polycladum</i> | 13.88±0.35 ^b | 7.74±0.15 ^b | 10.41±0.12 ^b | 17.03±2.11 ^b | 0.195±0.028 ^b | 0.061±0.009 ^b | 24.80±0.78 ^b |
| <i>C. pedunculatum</i> | 20.54±0.47 ^c | 9.20±0.08 ^c | 9.65±0.07 ^c | 9.38±0.69 ^c | 0.094±0.009 ^a | 0.023±0.002 ^a | 21.27±0.70 ^c |

注: 标有相同字母的值表示在 $P=0.05$ 水平差异不显著。
Note: Values with the same letter indicate the difference is not significant at $P=0.05$ level.

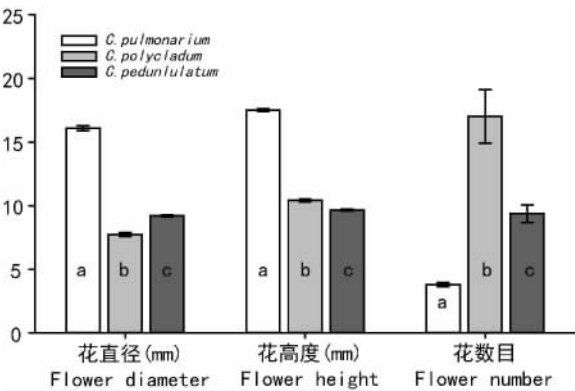


图1 三种喉毛花顶花直径(fl_D)、顶花高度(fl_H)和单株花数目的比较。白色、浅灰和深灰柱状分别代表 *C. pulmonarium*、*C. polycladum* 和 *C. pedunculatum*,同一柱状内标有不同字母代表种间差异在 $P=0.05$ 水平显著。
Fig. 1 Comparison of flower diameter (fl_D), flower height (fl_H) and flower number per plant of three *Comastoma* species. White, gray and dark gray column represent *C. pulmonarium*, *C. polycladum* and *C. pedunculatum*, respectively. Different letters in the same column indicate there is significant difference between every two species at $P=0.05$ level.

(0.074 ± 0.004) 之间差异不显著($LSD\,P=0.411$);对比三个种的繁殖器官生物量,皱边喉毛花(0.061 ± 0.009)同样显著高于其它两种喉毛花($LSD\,P<0.001$),而柔弱喉毛花(0.023 ± 0.002)和喉毛花(0.030 ± 0.002)之间的差异同样不显著($LSD\,P=0.417$)(表3)。分别考虑三个种(喉毛花 $r=0.798\,P<0.001$;皱边喉毛花 $r=0.955\,P<0.001$;柔弱喉毛花 $r=0.974\,P<0.001$)或综合考虑三个种($r=0.946\,P<0.001$),投入到营养器官和繁殖器官的绝对资源量之间均呈显著正相关。从相对投资量来

看,三个种的繁殖分配和投入到营养器官中的相对资源量都存在显著差异,营养器官投资最高的是柔弱喉毛花($78.73\%\pm0.70\%$);皱边喉毛花($75.2\%\pm0.78\%$)和喉毛花($71.24\%\pm0.64\%$),而繁殖分配则正好相反,喉毛花的繁殖分配值最高,皱边喉毛花其次,柔弱喉毛花最低,且三个种的繁殖分配值均在20%~30%之间(表3)。

2.4 繁殖组分与个体大小的相关分析

喉毛花和皱边喉毛花的顶花直径(喉毛花 $r=0.559\,P<0.001$;皱边喉毛花 $r=0.405\,P=0.01$)和花大小(喉毛花 $r=0.516\,P=0.001$;皱边喉毛花 $r=0.455\,P=0.003$)变异依赖于个体大小;柔弱喉毛花的顶花直径($r=0.112\,P=0.491$)和花大小($r=0.099\,P=0.542$)与个体大小之间的相关性均不显著。三个种的顶花高度均不依赖于个体大小(喉毛花 $r=-0.017\,P=0.918$;皱边喉毛花 $r=0.24\,P=0.135$;柔弱喉毛花 $r=0.017\,P=0.918$)。

三个种的繁殖器官生物量与个体大小均呈显著正相关(喉毛花 $r=0.798\,P<0.001$;皱边喉毛花 $r=0.955\,P<0.001$;柔弱喉毛花 $r=0.974\,P<0.001$)(图2:A);而繁殖分配与个体大小在喉毛花($r=-0.332\,P=0.036$)和柔弱喉毛花($r=-0.557\,P<0.001$)中呈显著负相关,在皱边喉毛花中相关性不显著($r=-0.248\,P=0.123$)(图2:B);将个体大小、繁殖器官生物量和繁殖分配分别进行对数转换后,三个种的个体大小与繁殖器官生物量均呈显著正相关(喉毛花 $r=0.831\,P<0.001$;皱边喉毛花 $r=0.958\,P<0.001$;柔弱喉毛花 $r=0.943\,P<0.001$)(图3),与繁殖分配均呈显著负相关(喉毛

花 $r = -0.34$, $P = 0.032$; 皱边喉毛花 $r = -0.426$, $P = 0.006$; 柔弱喉毛花 $r = -0.768$, $P < 0.001$ 。

2.5 繁殖分配与个体大小的异速关系

从图 3 可知,将繁殖器官和营养器官生物量进行对数转换后线性相关在三个种内极为显著,说明在三种喉毛花中可能存在异速增长。对三种喉毛花繁殖器官生物量和个体大小之间进行对数拟合的结果显示,对数关系的显著性从小到大依次为喉毛花 $R = 0.247$ $V^{0.813}$ ($r = 0.799$, $P < 0.001$)、皱边喉毛花 $R = 0.318$ $V^{1.018}$ ($r = 0.955$, $P < 0.001$) 和柔弱喉毛花 $R = 0.156$ $V^{0.795}$ ($r = 0.974$, $P < 0.001$)。说明与具有典型主茎的喉毛花相比,具有帚状分枝的两种喉毛花植株的繁殖分配与个体大小之间的异速关系更为显著。

3 结论与讨论

3.1 繁殖分配的种间差异

皱边喉毛花和柔弱喉毛花由于分枝较多,所以仅由最先开放的一朵花的茎高代表植株高度可能并不准确。尽管如此,在这两个种内顶花所在枝的高度和该株的花数目仍呈现显著正相关,说明在这两个帚状分枝的种中,如果顶花所在枝的高度越高,整个植株上所能产生的花数目也将更多,顶花所在枝的高度在一定程度上代表了个体植株的资源状况。

综合考虑三种喉毛花,其繁殖分配值均在 20%~30% 之间。这与祖元刚等(1999)得出的结论一致:在自然界中,一次结实草本植物的生殖部分一般占其总净同化能量的 20%~40%,多次结实植物则占每年总净同化能量的 20% 以下。

对植物繁殖分配的大量研究发现,植株的生活史特征、年龄和遗传背景以及种群的演替、竞争和干扰程度都可能在一定程度上影响繁殖分配策略,而且这些影响的具体表现可能随植物类群和植株面临的环境胁迫不同而发生变化(Karlsson *et al.*, 2005)。交配系统的差异(如自交、异交和无性繁殖等)不仅对植物个体的适合度、种群遗传结构有很大的影响,而且还影响花的构成和资源分配(张大勇等,2001)。例如,在传粉限制的情况下,植株需要通过增加花部引诱物或报酬(如花的形态、大小、颜色和蜜量)的投资以吸引更多或更有效的传粉者。在自交的物种中,繁殖资源投入到花吸引结构的比例将随自交率的增加而降低(赵志刚等,2003;

赵志刚,2005)。根据 Cruden(1977)的划分标准和三个种的花粉胚珠比(P/O)(表 2),喉毛花属于兼性自交类型,皱边喉毛花和柔弱喉毛花属于专性自交类型。我们对喉毛花繁育系统的初步研究也表明,该物种确实以自交为主(未发表数据),同域分布的皱边喉毛花和柔弱喉毛花可能也以自交为主,而且具有更强的自交能力(自交率更高)。因此,这两个种投入到吸引昆虫的花结构上的资源比例应该低于喉毛花,这与我们对繁殖分配的研究结果(表 3)相符。

三个种的具体生境状况,如土壤水分、养分水平以及受干扰程度都可能与其繁殖分配策略相关,而不同物种繁殖分配随环境胁迫的响应方式与其采用何种生活对策史有关(Karlsson *et al.*, 2005)。根据 Grime 的划分,R 对策(杂草者,ruderals)、C 对策者(竞争者,competitors)和 S 对策者(胁迫耐受者, stress-tolerators)分别对应着以繁殖、生长和存活为主的资源分配模式。杂草对策者一般寿命较短,植株死亡率在生活史前期较低,后期死亡率逐渐增加,且不依赖于植株密度,主要生长在资源较为丰富的临时性生境或受到频繁干扰的生境中,这些适应特点与 r-K 划分体系中的 r 对策者完全一致(张大勇,2004)。在环境因子导致植株死亡时,如果成株的死亡率高于幼株,那么植株的繁殖分配较高(Willson,1983)。繁殖分配研究涉及的三种喉毛花尽管都属于 R 对策者,但各自所处生境仍存在一定差异:喉毛花和皱边喉毛花生长在水热养分条件较差的高山灌丛或高山草地,而且周围伴生物种稀疏且低矮,无法起到有效地遮蔽作用。伴随着生长季从 7 月初至 9 月底,海北站地区的气温逐渐降低,后期冰雹雨雪天气频发,这些导致这两种喉毛花的成株死亡率较高,因此植株的繁殖分配较高,且较早进行繁殖。柔弱喉毛花生长在水分和养分条件均比较好的优势种为华扁穗草(盖度超过 90%)的草甸中,华扁穗草高而密集的植株对柔弱喉毛花起到了有效地遮蔽和保温作用,因此减小了后期气候变化对其影响。为了提高与优势种的竞争能力,柔弱喉毛花必须分配更多的资源给营养生长从而产生比皱边喉毛花更多且更高的分枝结构,因此柔弱喉毛花的繁殖分配值最低,并较晚进行繁殖。

3.2 个体大小效应

研究验证了繁殖分配与植株个体大小之间的正相关性(Samson *et al.*, 1986)。在一些具有克隆繁殖能力的高山植物中也是如此,如匍匐路边青(*Ge-*

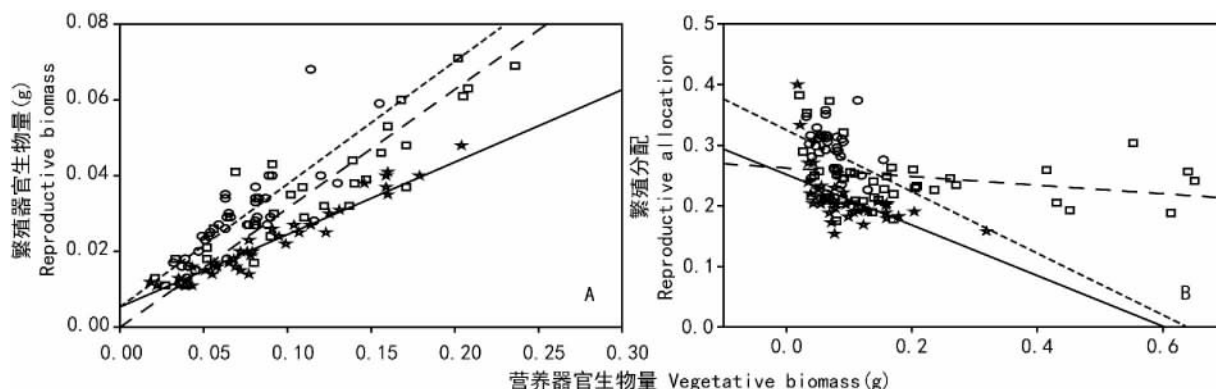


图2 三种喉毛花繁殖器官生物量 (A) 繁殖分配 (B) 与个体大小的相关性

Fig. 2 Linear relationship between reproductive biomass and plant size (A) and the relationship between reproductive allocation and plant size (B) of three *Comastoma* species. The linear correlation between reproductive biomass and plant size is significant in three species. Dotted line and circle represent for *C. pulmonarium* ($R=0.006+0.322 V$ $r=0.798$ $P<0.001$); short dash line and square for *C. polycladum* ($R=0.001+0.311 V$ $r=0.955$ $P<0.001$) and solid line and star for *C. pedunculatum* ($R=0.005+0.191 V$ $r=0.974$ $P<0.001$). However the correlation between reproductive allocation and plant size is significant in *C. pulmonarium* ($RA=0.325-0.508 V$ $r=-0.332$ $P=0.036$) and *C. pedunculatum* ($RA=0.252-0.417 V$ $r=-0.557$ $P<0.001$) but not in *C. polycladum* ($RA=0.262-0.070 V$ $r=-0.248$ $P=0.123$).

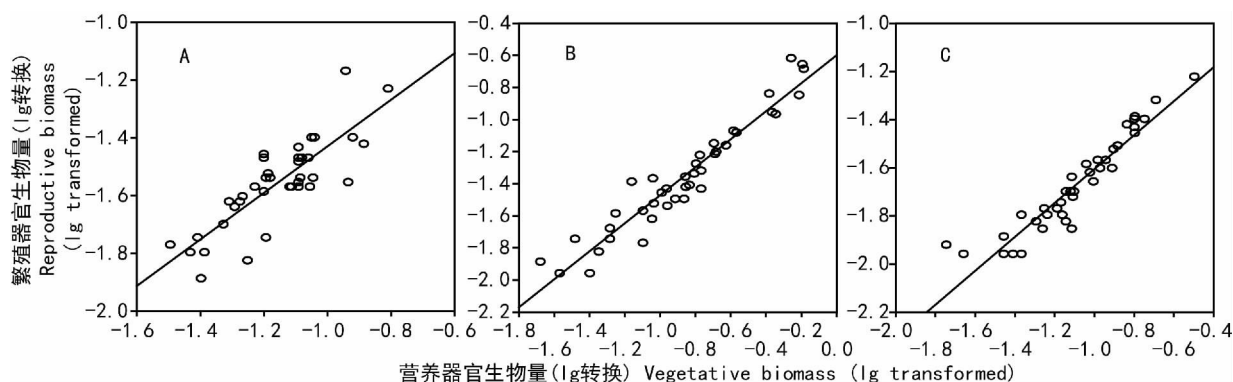


图3 三种喉毛花繁殖器官生物量 (lgR) 与个体大小 (lgV) 的相关分析

Fig. 3 Correlative analysis between vegetative biomass (lgV) and reproductive biomass (lgR) of three *Comastoma* species. A. *C. pulmonarium* $lgR=-0.622+0.807 lgV$ $r=0.831$ $P<0.001$; B. *C. polycladum* $lgR=-0.598+0.874 lgV$ $r=0.958$ $P<0.001$; C. *C. pedunculatum* $lgR=-0.901+0.705 lgV$ $r=0.943$ $P<0.001$.

um ruptans) 和高山早熟禾 (*Poa alpine*) (Pluess *et al.* 2005)。这种正相关可由植株繁殖和营养器官不同的生理特性来解释, 植株营养生长可以通过叶片和茎秆的光合作用自主提供物质和能量来完成, 而繁殖器官的产生则比营养生长需要消耗更多的养分, 因此较大个体可为繁殖器官的生长提供更充足的养分。在另一些物种中, 繁殖分配则与个体大小呈负相关关系, 如百合科的猪牙花 (*Erythronium japonicum*) (Kawano *et al.* 1982)、蔷薇科的直立萎陵菜 (*Potentilla recta*) (Soule *et al.* 1981)、毛茛科的欧洲金莲花 (*Trollius europaeus*) (Hemborg *et al.* 1998) 的繁殖分配都随个体的增大而减小。研究的三种喉

毛花均属于第二种类型, 因为三个种均生长在开阔的高山草地或高山草甸上, 主要开花期 (8 月) 的天气状况复杂多变, 较高大的植株受到强风和冰雹袭击的风险更高, 植株的繁殖代价随植株大小的增加而增大, 因此这三个种的繁殖分配均随植株大小的增加而显著减小, 投入到营养生长的相对资源量增加。Reekie (1998) 认为, 繁殖分配与个体大小呈负相关可能与繁殖代价与个体大小成正比有关。在高山环境中, 植物在生长过程中面临多种复杂且不稳定的外界环境因素干扰, 随个体的增大, 植株受动物取食、踩踏以及强风、冰雹等袭击的可能性也增大, 因此大个体植株的繁殖代价通常较高, 相应地需要

对繁殖支持结构投入更多资源,使繁殖分配降低,如云生毛茛(*Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*)和毛茛状金莲花(*Trollius ranunculoides*)等。

繁殖器官生物量(R , Y 轴)和营养器官生物量(V , X 轴)的关系结果表明,三种喉毛花的繁殖器官生物量与营养器官生物量均呈显著正相关(图 2: A),这与 Weiner *et al.* (2009)总结了 76 种植物后得出的结论一致:短命草本(如一年生)植物的 R - V 关系常表现为简单的线性回归关系。但将繁殖器官和营养器官生物量进行对数转换后线性相关在三个种内仍极为显著(图 3),因此不能排除在三种喉毛花中存在异速增长。Bazzaz *et al.* (2001)还指出,当繁殖器官生物量和个体大小的线性回归线在 Y 轴的截距为正值时(图 2: A),繁殖分配将随个体大小的增大而减小,对三种喉毛花繁殖器官生物量和个体大小之间进行对数拟合的结果也证明了这一点。另外,与喉毛花相比,皱边喉毛花和柔弱喉毛花的繁殖分配与个体大小之间的异速关系更为显著,这可能是由于与具有典型主茎的喉毛花相比,具有帚状分枝的两种喉毛花需要分配更多的资源给营养生长,从而产生更多更强壮的分枝结构。另外,皱边和柔弱喉毛花的繁殖器官较小而柔弱,受到外界环境因子干扰的风险可能更大,因此,相比繁殖器官相对稳固的喉毛花,繁殖分配与个体大小之间的异速关系可能也更为显著。

三种喉毛花的繁殖器官生物量与个体大小均呈显著正相关,并未检测到植株生长和繁殖之间的权衡关系。产生这一结果的原因可能包括:(1)环境异质性、可利用资源总量的不同。不同植株所处微生境的具体状况可能导致个体大小产生差异,而个体大小与植物总的光合能力正相关,因此,种群内每个个体能够用于分配的资源总量都有很大程度的变异,当环境条件较好时,植株将通过更多的营养生长制造更多的光合产物以维持较高的结实率,同时还能在生长和存活等方面投入更多的资源。(2)植株在资源获取能力上的遗传变异可能掩盖植株生长和繁殖之间的权衡(Zhang *et al.* 2002);(3)如果当前繁殖投入很低或繁殖所需的资源主要来自于植物自身储存的物质,则生长和繁殖之间的权衡也将很难被检测出来。

本研究表明,同域分布的三种喉毛花的繁殖分配存在种间差异,这可能与各自的交配系统和具体的生境以及相应的生活史对策有关,繁殖分配是

一种选择适应,植物通过调节生长与生殖间的资源分配比率来提高适合度以适应不同环境。在给定环境中,资源分配的进化格局是使适合度最大化(Avila-Sakar *et al.* 2001)。另外,在三种喉毛花中,个体大小与繁殖器官生物量均呈显著正相关,而与繁殖分配均呈显著负相关,这可能是由于青藏高原特殊环境胁迫下植物的繁殖分配与个体大小之间存在异速关系。

参考文献:

- 张大勇. 2003. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学出版社: 1-79
- 祖元刚, 张文辉, 阎秀峰, 等. 1999. 濒危植物裂叶沙参保护生物学研究[M]. 北京: 科学出版社
- Avila-Sakar G, Krupnick GA, Stephenson AG. 2001. Growth and resource allocation in *Cucurbita pepo* ssp. *texana*: effects of fruit removal[J]. *Intern J Plant Sci* **162**(5): 189-195
- Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG. 2000. Reproductive Allocation in Plants[A]//Fenner M. Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities[M]. Oxford: CABI Publishing: 1-29
- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD *et al.* 1987. Allocating resources to reproduction and defense[J]. *BioScience* **37**(1): 58-67
- Bonsler SP, Aarssen LW. 2009. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations[J]. *Persp Plant Ecol Evol Syst* **11**(1): 31-40
- Callahan HS, Pigliucci M. 2002. Shade-induced plasticity and its ecological significance in wild populations of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Ecology* **83**(7): 1965-1980
- Cao GX, Kudo G. 2008. Size-dependent sex allocation in a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* (Liliaceae) [J]. *Plant Ecol* **194**(1): 99-107
- Cheplick GP. 2005. The Allometry of Reproductive Allocation [M]//Reekie EG, Bazzaz FA Reproductive Allocation in Plants. London: Elsevier Academic Press: 97-128
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology: A Practical Approach [M]. Oxford: Oxford University Press
- Hemborg AM, Karlsson PS. 1998. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction [J]. *Ecoscience* **5**(4): 517-525
- Karlsson PS, Mendez M. 2005. The resource economy of plant reproduction [M]//Reekie EG, Bazzaz FA (eds). Reproductive allocation in plants. London: Elsevier Academic Press: 1-49
- Karlsson PS, Svensson BM, Nordell KO. 1990. Resource investment in reproduction and its consequences in three *Pinguicula* species [J]. *Oikos* **59**(3): 393-398
- Kawano S, Hiratsuka A, Hayashi K. 1982. Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum* [J]. *Oikos* **38**(2): 129-149
- Müller I, Schmid B, Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants [J]. *Persp Plant Ecol Evol Syst* **3**(2): 115-127
- Milla R, Giménez-Benavides L, Escudero A *et al.* 2009. Intra- and interspecific performance in growth and reproduction increase with altitude: a case study with two *Saxifraga* species from north-

- ern Spain [J]. *Funct Ecol* **23**(1): 111–118
- Niu K, Choler P, Zhao B, et al. 2009. The allometry of reproductive biomass in response to land use in Tibetan alpine grasslands [J]. *Funct Ecol* **23**(2): 274–283
- Pluess AR, Stöcklin J. 2005. The importance of population origin and environment on clonal and sexual reproduction in the alpine plant *Geum reptans* [J]. *Funct Ecol* **19**(2): 228–237.
- Queller DC. 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies [J]. *Evolution* **38**(5): 1 148–1 151
- Reekie EG. 1991. Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens* [J]. *Can J Bot* **69**(12): 2 678–2 683
- Reekie EG. 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Can J Bot* **76**(1): 43–50
- Samson DA, Werk KS. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants [J]. *Am Nat* **127**(5): 667–680
- Schmid B, Weiner J. 1993. Plastic relationships between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima* [J]. *Evolution* **47**(1): 61–74
- Soule JD, Werner PA. 1981. Patterns of resource allocation in plants with special reference to *Potentilla recta* L. [J]. *Bull Torrey Bot Club* **108**(3): 311–319
- Sugiyama S, Bazzaz FA. 1998. Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity [J]. *Funct Ecol* **12**(2): 280–288
- Weiner J, Lesley GC, Joan P, et al. 2009. The allometry of reproduction within plant populations [J]. *J Ecol* **97**(6): 1 220–1 233
- Willson MF. 1983. *Plant Reproductive Ecology* [M]. New York: Wiley Inter Science Publication
- Yao H(姚红), Tan DY(谭敦炎). 2005. Size-dependent reproductive output and life-history strategies in four ephemeral species of *trigonella*(胡卢巴属 4 种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策) [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报) **29**(6): 954–960
- Zhang DY. 2000. Resource allocation and the evolution of self-fertilization in plants [J]. *Am Nat* **155**(2): 187–199
- Zhang DY, Jiang XH. 2002. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants [J]. *J Evol Biol* **15**(1): 74–83
- Zhao ZG(赵志刚), Du GZ(杜国祯). 2003. Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae(毛茛科植物交配系统的特征与花期资源分配对策) [J]. *J Lanzhou Univ: Nat Sci Ed*(兰州大学学报·自然科学版) **39**(5): 70–74

(上接第 119 页 Continue from page 119)

- Agric Univ*(安徽农业大学学报) **24**(2): 129–133
- Jacobs BP, Browner WS. 2000. *Ginkgo biloba*: a living fossil [J]. *Am J Med* **108**: 341–342
- Jiang L(姜玲), Zhang WC(章文才). 1998. Effects of hormones on callus induction of *Ginkgo biloba*(几种激素诱导银杏愈伤组织试验) [J]. *Chin Fruit*(中国果树) **2**(2): 30–31
- Liu WH(刘万宏), Chen M(陈敏), Liao ZH(廖志华), et al. 2007. Advances in studies on biosynthetic pathway and biotechnology of ginkgolides(银杏内酯的生物合成途径及生物技术研究进展) [J]. *Chin Trad Herb Drugs*(中草药) **38**(6): 941–945
- Luo YY(罗言云), Jia YJ(贾勇炯). 2001. *In vitro* culture of buds of *Ginkgo biloba*(银杏茎段的组织培养及其植株再生) [J]. *J Sichuan Univ*(四川大学学报) **38**(3): 412–416
- Qing GW(秦公伟), Cao XY(曹小勇), Zhang J(张静), et al. 2011. Callus culture from young leaves of *Ginkgo biloba* and flavonoids content in the calli cultured in light or dark conditions(银杏叶片愈伤组织培养及光暗条件对黄酮含量的影响) [J]. *J Shaanxi Univ Technol*(陕西理工学院学报) **27**(1): 71–76
- Rui HY(芮海云), Gu GP(顾龚平). 2008. Research progress on polysaccharides from *Ginkgo biloba* leaves(银杏叶多糖研究进展) [J]. *Chin Wild Plant Res*(中国野生植物资源) **27**(4): 11–13
- Sha B(沙波), Qi XX(漆小雪), Wei X(韦霄), et al. 2007. Relation between endogenous hormones in bud and on-year or off-year fruiting of *Ginkgo biloba*(银杏芽中内源激素与大小年结实的关系) [J]. *Guihaia*(广西植物) **27**(4): 638–642
- Sun NN(孙楠楠), Xu F(许锋), Huang XH(黄小花), et al. 2011. Advances in tissue culture and molecular biology of secondary metabolism in *Ginkgo biloba*(银杏组织培养及次生代谢分子生物学的研究进展) [J]. *Guizhou Agric Sci*(贵州农业科学) **39**(10): 27–31
- Van Beek TA, Scheeren HA, Rantio T, et al. 1991. Determination of ginkgolides and bilobalide in *Ginkgo biloba* leaves and phytopharmaceuticals [J]. *J Chromat* **543**: 375–387
- Wang FJ(王飞娟). 2010. Review of the investigation on flavonoids of *Ginkgo* leaves(银杏叶黄酮化合物的研究进展) [J]. *Northwest Pharm J*(西北药学杂志) **25**(2): 155–156
- Xu GB(徐刚标), He F(何方), Chen LC(陈良昌). 1999. Study of callus induction and subculture for maidenhair trees(银杏愈伤组织诱导与继代培养的研究) [J]. *J Centr South For Univ*(中南林学院学报) **19**(3): 32–37
- Yang L(杨林). 2000. *In vitro* calli induction and flavonoids formation of *Ginkgo biloba*(银杏愈伤组织的形成及其中黄酮类化合物的产生) [J]. *Nat Prod Res Dev*(天然产物研究与开发) **13**(3): 48–51
- Zhang JC(张君诚). 1999. Studies on the effects of the induction and proliferation of callus from *Ginkgo biloba*(银杏愈伤组织诱导与增殖的效应研究) [J]. *J Chongqing Technol Coll*(重庆师范学院学报) **16**(3): 41–48