

雪莲的开花生物学特性及其生态适应意义

戴攀峰^{1,2} 谭敦炎^{1*}

¹新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室及西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830052; ²河南科技大学农学院, 河南洛阳 471003

摘 要 雪莲(*Saussurea involucrata*)是一种典型的高山草本植物, 同时也是我国重点保护的珍稀药用植物。该文对雪莲的开花生物学特性及其对高山环境的适应策略进行了观测与分析。主要结果如下: 雪莲不育花序单生于茎生叶的叶腋内, 可育复头状花序生长于茎顶端, 由 26 ± 7 个头状花序构成, 每个花序的小花数为 137 ± 34 个。复头状花序外侧为绿色至淡黄色半透明的茎生苞叶所包被, 开花过程中, 白天茎生苞叶内侧温度和湿度明显高于外侧的温度和湿度, 最大温差达 $7.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, 最大相对湿度差达 54.2% , 可为苞叶内侧花序中小花的传粉和受精以及胚和种子的发育提供良好的微环境。不同年份间雪莲的开花物候差异不显著($p > 0.05$), 群体花期 $65\text{--}75$ 天, 单株花期 $45\text{--}55$ 天, 盛花期持续时间约35天, 平均每株每天开花数为201个, 属于集中开花模式, 有利于吸引传粉者。单花开放持续时间为 $4\text{--}6$ 天, 小花泌蜜持续时间为3天, 其泌蜜量与糖浓度于每天 12:00 时达到最高值, 但随着开花的持续, 日泌蜜量逐渐增加, 而糖浓度逐渐减少。雪莲花期浓郁的气味、聚合成复头状的可育花序及其紫色小花与充足的泌蜜量, 增加了对传粉者的吸引力。雪莲开花过程中存在的雌雄异位、雄性先熟以及被动式花粉次级展现现象, 减少了自花授粉的可能性。自然条件下, 其头状花序的结籽数和结籽率分别为 126.0 ± 10.5 粒和 $91.7\% \pm 4.2\%$, 单株结籽数为 $3\,326.4 \pm 28.7$, 表明雪莲在高山极端环境中能顺利地完有性生殖过程。

关键词 高山植物, 雪莲, 开花生物学, 花粉次级展现, 繁殖策略

Floral biological characteristics of *Saussurea involucrata* in relation to ecological adaptation

DAI Pan-Feng^{1,2} and TAN Dun-Yan^{1*}

¹Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology & Ministry of Education Key Laboratory for Western Arid Region Grassland Resources and Ecology, College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China; and ²College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China

Abstract

Aims *Saussurea involucrata* is not only a rare and protected species, but also an important traditional Chinese medicinal plant. The species is an herbaceous monocarpic perennial that grows in the alpine zone. Our objective was to investigate floral biology of this species in a high-altitude area of the Tianshan Mountains and to gain an understanding of how its floral biology is adapted to the alpine environment.

Methods The research was conducted at the Tianshan Glaciological Station of the Chinese Academy of Sciences ($43^{\circ}06'\text{ N}$, $86^{\circ}49'\text{ E}$, $3\,540\text{ m a.s.l.}$) in Xinjiang. We selected an undisturbed population of plants and measured and recorded floral characteristics during flower opening. Also, the dynamics of nectar secretion were monitored by collecting nectar with a syringe and determining sugar concentration with a pocket refractometer. Temperature and relative humidity both inside and outside the involucre bracts were measured with a portable hygrothermograph, and number of seeds produced by plants was counted in the field.

Important findings The inflorescence is a compound capitulum composed of many capitula on a short stem, and it is surrounded by large green involucre bracts. About 26 of the uppermost capitula contained 137 ± 34 fertile florets each, but the lower capitula in the axils of the bracts had sterile florets. The maximum temperature and relative humidity differences in one day between inside and outside the bracts were $7.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ and 54.2% , respectively. Opening of florets on a single plant lasted about $45\text{--}55$ days and for the population about $65\text{--}75$ days. The duration of peak flowering was ca. 35 days, and the mean number of flowering florets per plant each day was 201. Flowering phenology did not differ between years ($p > 0.05$). Longevity of a floret from open corolla to a wilted stigma was $4\text{--}6$ days. Herkogamy, protandry and secondary pollen presentation were conspicuous during floret opening, thus avoiding self-pollination and interference between female and male function. Both nectar volume

收稿日期Received: 2010-08-29 接受日期Accepted: 2010-10-11

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: tandunyan@163.com)

and sugar concentration of a single floret reached a maximum value at 12:00 (solar time) within 1 day. Over a 3-day period of consecutive nectar secretion, nectar volume gradually increased, while sugar concentration decreased. In the natural habitat, mean percent seed set per capitulum and total seed number per plant were $91.7\% \pm 4.2\%$ and $3\,326.4 \pm 28.7$, respectively. These characteristics are adaptations to the extreme alpine environment of the Tianshan Mountains.

Key words alpine plant, *Saussurea involucrata*, floral biology, secondary pollen presentation, reproductive strategy

开花是植物的重要繁殖特征, 花和花序的基本功能是促进植物的成功交配(van Doorn & van Meeteren, 2003; 张大勇, 2004)。植物的开花物候和花部结构不仅对传粉者的访花行为、自花/异花授粉程度, 以及雌/雄性适合度等具有重要影响(Sobrevila *et al.*, 1989; Ægisdóttir & Thórhallsdóttir, 2006), 而且会进一步影响植物的繁殖成功(Diggle, 1992; Harder & Barrett, 1996)。植物的花部特征和开花动态除受自身遗传特性和生理状况影响外, 还受环境非生物因子(光周期、温度与营养元素)和生物因子(竞争、传粉者与取食者)的共同制约(Leppik, 1977; Dafni, 1992; Lloyd & Barrett, 1996; Hodges *et al.*, 2002; Roux *et al.*, 2006; 唐璐璐和韩冰, 2007)。环境因素作为外部选择压力直接驱动花部特征的适应性进化(He *et al.*, 2006), 并主导植物的成功交配(Harder & Barrett, 1996; Harder *et al.*, 2004; 张大勇, 2004)。

高山地区是植物生长的极端环境之一, 其所具有的低温、多风和强辐射等环境条件对植物的开花特性、繁育系统及传粉过程具有重要影响(Molau, 1993; Bingham & Orthner, 1998; Kudo & Suzuki, 2002; Scheffknecht *et al.*, 2007), 生长在此环境中的植物必须通过调整花部形态结构和开花过程等来保障繁殖成功并延续种群(Leppik, 1977; Arroyo *et al.*, 1985; Kudo & Suzuki, 2002; 何涛等, 2007)。目前, 国际上对高山植物的开花特性研究多集中在欧洲、南北美洲和非洲(Molau, 1993; Totland, 1997; Bingham & Orthner, 1998; Korner, 1999; Ægisdóttir & Thórhallsdóttir, 2006), 以及亚洲的青藏高原地区(Tsukaya *et al.*, 2002; Duan *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006; 张挺峰等, 2006)。这些研究表明, 高山植物在开花特性上与其严酷的生态环境之间存在着密切联系, 对高山植物的开花生物学特性研究可为进一步探讨被子植物的繁育系统和传粉生物学特性, 揭

示其繁殖保障机制提供重要的理论依据(黄双全和郭友好, 2000; 何亚平等, 2005; 何涛等, 2007)。

雪莲(*Saussurea involucrata*)为菊科风毛菊属多年生一次结实的高山草本植物(谭敦炎等, 1998), 在我国, 主要分布于新疆天山和阿尔泰山, 通常生长在海拔2 400–4 000 m的高山冰碛石、流石滩石隙及高山草甸上(安争夕等, 1999), 是高山植被的重要组成部分, 对维持高山生态系统的稳定具有重要作用。同时, 雪莲具有抗炎镇痛、抗疲劳、抗衰老和抑制癌细胞增生等特殊功效(赵莉和王晓玲, 2003), 是新疆维吾尔族和哈萨克族等少数民族传统的民族药。此外, 雪莲开花时苞叶展开形似荷花, 有“雪荷花”之美称, 是一种具有独特观赏价值的珍稀高山花卉。最近几十年来, 在经济利益的驱动下, 人们对新疆的雪莲资源进行了无序采挖和开发, 致使其资源储量急剧减少, 已被列为国家Ⅱ级保护植物(宋朝枢等, 1989)。然而, 由于受严酷的自然条件和人为因素影响, 人们对雪莲的生物学特性还了解甚少(谭敦炎等, 1998)。为此, 我们采用原生境围栏封育的方式, 对雪莲的花序和花部特征、苞叶类型、开花物候和式样等进行了观测, 以期探讨该物种在开花特性上是如何与其严酷的高山环境相适应从而保证繁殖成功的, 并为进一步分析雪莲的致危原因以及制定合理的保护策略提供理论依据。

1 研究地点和材料

1.1 研究地点

实验观测点设在新疆天山1号冰川附近的高山草甸上($43^{\circ}06'N$, $86^{\circ}49'E$; 海拔3 540 m)。该区域土壤呈弱酸性(谭敦炎等, 1998), 年平均气温为 $-5.5^{\circ}C$, 极端最低气温 $-35^{\circ}C$, 无日均温稳定大于 $10^{\circ}C$ 的年积温, 大于 $0^{\circ}C$ 的年积温不超过 $400^{\circ}C$ 。年降水量383.9 mm, 蒸发量479.7 mm, 其中降雪量占全年总降水量的74.5%, 降水主要集中在6–8月, 占全年

的66.0% (贾宝全等, 2002)。具有温度低、日温差大、多风、氧气稀薄和紫外线辐射强烈等特点(安黎哲等, 2004)。

1.2 研究材料

雪莲植株具有特殊的药香味, 各部位均具腺毛。营养生长时地上茎不明显, 叶莲座状密集着生在近地面的短缩茎上; 顶芽于每年4月下旬至5月上旬萌动, 并分化出新叶, 9月中下旬至10月上旬, 叶逐渐枯黄死亡, 在短缩茎基部残存着棕褐色的叶柄纤维, 顶芽则由外围叶纤维包裹进入休眠状态。进入生殖生长的雪莲株高一般为15–35 cm, 头状花序分别生长在茎生叶的叶腋内(单生)以及茎顶端而形成半球形的复头状花序。复头状花序外侧为绿色苞叶所包被, 一般于6月中下旬开始开花, 开花时苞叶逐渐展开并变成淡黄色; 果实于8–9月成熟, 成熟的瘦果具羽毛状冠毛, 在风力作用下扩散, 随后植株枯黄死亡。本文中所有野外实验观测除具体说明外, 均在2007年6–9月进行。

2 研究方法

2.1 花序及花部特征观测

随机选取处于生殖生长期的雪莲植株20株, 观测每个植株茎生叶叶腋内的头状花序数、花序直径及每花序小花数, 以及植株顶端复头状花序的直径、头状花序及其小花数, 并在种子(瘦果)成熟时观测各花序的结籽情况, 以判断其育性。此外, 在10个植株上随机选取30朵正在开放的可育花, 观测并记录花各部分的形态特征。

2.2 花期苞叶形态及茎生苞叶内/外温度和湿度观测

进入生殖生长的雪莲植株, 根据着生位置可将其苞叶划分为茎顶端复头状花序外侧的茎生苞叶、复头状花序中头状花序外侧基部的花序外苞叶, 以及头状花序总苞上的总苞片3类。本文对20个雪莲植株花期不同部位苞叶的形态特征进行了观测, 并从茎生苞叶展开起, 每天8:00–20:00用手持温湿度仪(DT-321S, CEM公司, 广州)观测苞叶内/外温度和湿度的变化, 每3 h测定一次, 持续15天。

2.3 开花物候与开花式样观测

开花物候的观测分别于2003、2005和2007年进行。群体水平的物候观测以即将开花的42个植株为对象, 个体水平观测则以其中的20个植株为对象,

观察记录植株每天新开放的头状花序数、花序上小花开放顺序及花序开放持续时间。个体和群体水平的开花参数记录参考李新蓉等(2006)的方法进行, 其中个体水平开花物候参数以所标记全部个体的平均值计算。同时, 使用以下标准记录群体开花进程: 5%植株开始开花定义为始花, 50%植株开花定义为盛花期开始, 5%以下植株仍在开花定义为末花。群体花期定义为从第一个植株始花到最后一株花凋谢所持续的时间, 而盛花期则指群体中有50%以上的植株同时开放所持续的时间。

开花式样观测在10个植株上进行。在每个植株上各选取5个花序, 每个花序分别标记2朵小花, 自蕾期起观察记录其中50朵花的开放过程, 将剩余的50朵花在不同阶段取样, 用FAA固定后带回室内, 用于测量各阶段的花部特征并绘图。

2.4 泌蜜动态测定

在盛花期的晴好天气, 在5个植株茎顶端复头状花序中各随机选取2个头状花序套网袋, 以防止昆虫采蜜。同时, 在每个花序中标记2朵小花, 于小花开放期间每天9:00–19:00每隔2 h用2 μ L毛细管吸取花蜜一次, 测定其日泌蜜动态, 直到没有花蜜产生为止, 并用手持糖量计(REF108, 上海光学仪器进出口有限公司, 上海)测定花蜜糖浓度。

2.5 结籽率和结籽数检测

雪莲种子(瘦果)成熟时, 在23个植株茎顶端复头状花序中各随机选取10个头状花序统计结籽情况。以种子中有胚形成作为其结籽标准。每花序结籽率=每花序结籽数/每花序小花数 $\times$ 100%, 每植株结籽数=每株花序数 $\times$ 每花序平均结籽数。

3 结果和分析

3.1 花序及花部特征

生长在雪莲植株茎顶端的复头状花序直径为 (98.22 ± 15.31) mm, 通常由 26 ± 7 个头状花序构成复头状花序中, 头状花序直径为 (26.57 ± 3.62) mm, 小花数为 137 ± 34 个, 所有花序均可结籽, 为可育花序(图1A); 单生于茎生叶叶腋内的头状花序为 9 ± 3 个, 直径为 (8.45 ± 1.38) mm, 每花序小花数 55 ± 22 个, 所有花序均不结籽, 为不育花序。因此, 雪莲植株上的花序可分为可育花序和不育花序两类。

雪莲可育花序中的花均为辐射对称的管状花, 由冠毛、花冠、雄蕊和雌蕊等部分组成。其中, 冠

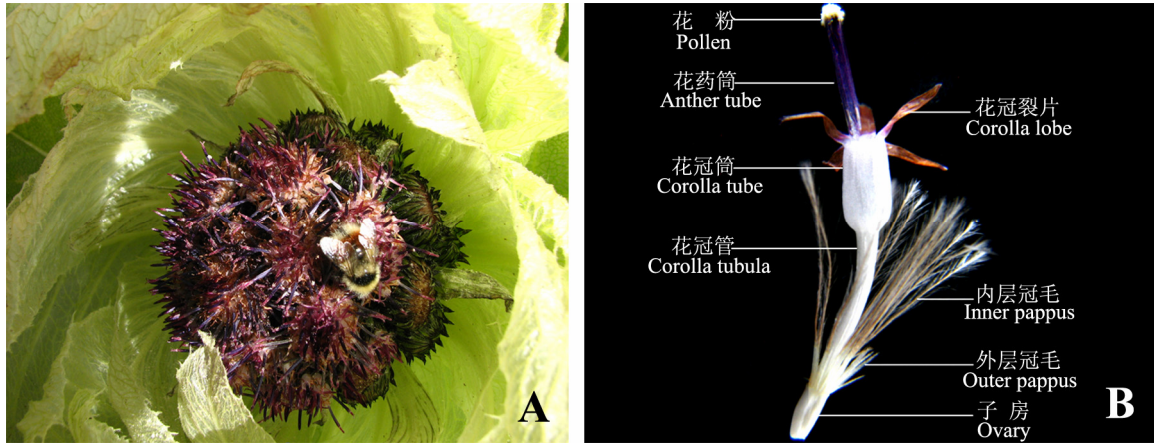


图1 雪莲的复头状花序(A)及花(B)的形态。

Fig. 1 Morphology of a compound capitulum (A) and a floret (B) of *Saussurea involucreta*.

毛由内、外两层构成, 外层比内层短; 花冠由花冠管、花冠筒及花冠裂片三部分组成, 5个雄蕊花丝分离、花药联合成聚药雄蕊, 雌蕊由下位子房以及花柱和柱头组成。开花时, 冠毛呈白色至灰白色, 外层冠毛数为 26 ± 5 个, 不分支, 长 (3.50 ± 0.43) mm, 内层冠毛为 23 ± 2 个, 羽毛状分支, 长 (12.33 ± 0.86) mm。花冠管长 (10.33 ± 0.73) mm, 直径为 (1.01 ± 0.04) mm; 花冠筒长 (4.45 ± 0.36) mm, 直径 (2.43 ± 0.29) mm; 花冠裂片呈紫色, 长 (4.40 ± 0.64) mm。聚药雄蕊的花丝长 (14.68 ± 0.92) mm; 花药筒长 (5.53 ± 0.59) mm, 直径为 (1.35 ± 0.14) mm, 呈深紫色。雌蕊子房下位, 呈圆柱形, 长 (3.48 ± 0.38) mm, 直径 (1.74 ± 0.29) mm。花柱位于花药筒中, 长 (20.45 ± 1.89) mm。柱头裂片2个, 长 (1.95 ± 0.15) mm (图1B)。

3.2 花期苞叶形态及内外温度和湿度变化

3.2.1 苞叶形态特征

雪莲植株上的茎生苞叶及花序总苞的苞片外均被疏柔毛。其中, 茎生苞叶 17 ± 4 枚, 由茎生叶特化而成, 呈半透明的膜质, 浅黄色, 长 (104.60 ± 15.98) mm, 宽 (44.40 ± 12.67) mm, 常排列成3–5层包被着顶生可育的复头状花序; 花序外苞叶半透明膜质, 常1枚, 条形至披针形, 长 (47.75 ± 14.31) mm, 宽 (13.20 ± 7.39) mm; 花序总苞上的苞片76 ± 8枚, 披针形或长椭圆形, 长 (22.00 ± 3.74) mm, 宽 (3.30 ± 0.76) mm, 常排列成2–3层。

3.2.2 茎生苞叶内/外温度和湿度变化

雪莲植株茎生苞叶内/外温度和湿度日变化显

著($p < 0.01$)。每天8:00时苞叶内/外温度基本相同, 随着光照的增强, 苞叶内/外温度逐渐升高, 且苞叶内侧温度高于苞叶外侧, 至14:00时温度升高至最大值, 苞叶内/外温差达 7.2°C , 此后, 随着光照减弱, 温度也逐渐降低, 至20:00时苞叶内/外温度又基本一致。在相对应的时间内, 苞叶内侧相对湿度明显高于外侧的, 平均湿度差为12.8%, 随着光照增强, 苞叶外侧湿度呈现出先下降后上升的变化, 且在14:00时达到最低值, 而苞叶内侧湿度基本处于缓慢上升趋势, 至14:00时苞叶内/外侧相对湿度差达54.2%。在20:00时至第2天8:00时, 苞叶内、外温度和湿度基本一致(图2)。

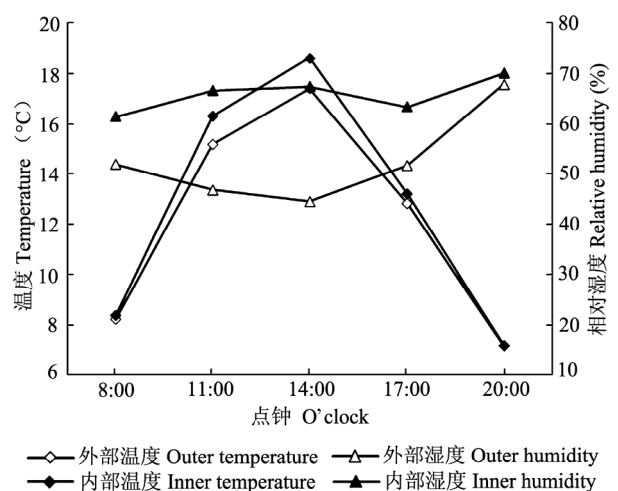


图2 雪莲茎生苞叶内/外温度和相对湿度的日变化。

Fig. 2 Diurnal changes of temperature and relative humidity inside and outside the involucre bracts of *Saussurea involucreta*.

表1 2003、2005和2007年雪莲个体和群体水平的开花物候(平均值±标准偏差)
Table 1 Flowering phenology of *Saussurea involuocrata* at the individual and population levels in 2003, 2005 and 2007 (mean ± SD)

项目 Item	参数 Parameter	2003	2005	2007
个体水平 Individual level				
始花日期及当日花数(<i>n</i> 为开花植株数) Date of initial flowering period and day flower number (<i>n</i> , flowering plant number)	日期 Date (month-day)	6-23	6-20	6-15
	平均花数 Mean flower number	14 ± 3 (<i>n</i> = 2)	17 ± 4 (<i>n</i> = 3)	15 ± 3 (<i>n</i> = 2)
	变异范围 Variation range (d)	11–17	17	12–18
花期持续时间 Anthesis duration period	持续时间 Duration (d)	42	45	46
	变异范围 Variation range (d)	34–47	35–56	38–51
盛花期开始时间及当日花数 Date of peak flowering period and flower number	日期 Date (month-day)	7-8	7-3	7-5
	平均花数 Mean flower number	230	216	228
	变异范围 Variation range (d)	142–263	156–247	135–259
群体水平 Population level				
始花日期及当日花数(<i>n</i> 为开花植株数) Date of initial flowering period and flower number (<i>n</i> , flowering plant number)	日期 Date (month-day)	6-27	6-23	6-17
	平均花数 Mean flower number	13 ± 3 (<i>n</i> = 3)	15 ± 3 (<i>n</i> = 5)	14 ± 3 (<i>n</i> = 4)
花期持续时间 Anthesis duration period	持续时间 Duration (d)	74	69	86
盛花期开始时间及当日花数 Date of peak flowering period and flower number	日期 Date (month-day)	7-11	7-3	7-8
	平均花数 Mean flower number	218	237	243
末花期开始时间及当日花数 Date of final flowering period and flower number	日期 Date (month-day)	9-2	8-29	8-24
	平均花数 Mean flower number	2	5	4

3.3 开花物候与开花式样

3.3.1 群体与个体水平的开花物候

进入生殖生长的雪莲植株顶端复头状花序于6月中下旬始花, 7月上旬进入盛花期, 8月下旬或9月上旬进入末花期。群体花期为65–75天, 单株花期为45–55天, 盛花期持续时间约35天, 每株每天开放的花序数平均为12个, 最高可达20个, 每头状花序开放持续时间为20–25天, 每株每天开放的小花数平均为201个, 最高可达320个, 存在大量集中式开花阶段。且不同年份间的开花物候差异不显著($p > 0.05$)。其群体和个体水平的开花物候见表1。

3.3.2 单花开放式样

雪莲单花开放持续时间为4–6天。开花时, 复头状花序顶端的头状花序最先开放, 随后, 周围的头状花序逐渐开放。每个头状花序中, 边缘的小花(缘花)先开, 然后依次向中央开放。

根据花部特征的变化, 雪莲单花开放过程可分为7个阶段: (1)花药筒和花冠呈乳白色, 柱头与花药筒顶端平齐, 此阶段持续约2天(图3 II, II1); (2)花药筒紫色, 花冠转变为淡紫色, 花药筒和花柱均开始伸长, 柱头仍与花药筒顶端平齐, 柱头呈淡紫色, 此阶段持续约1天(图3 I2, II2); (3)花药筒和花冠亮

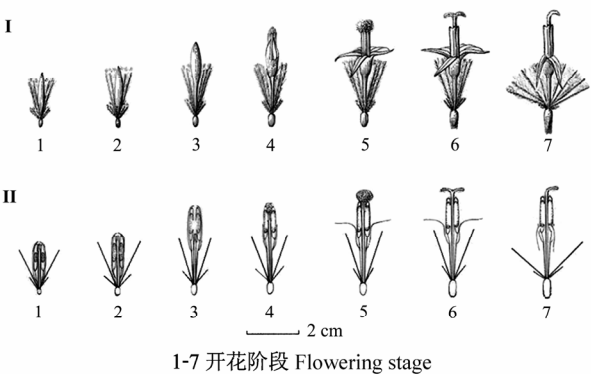


图3 雪莲小花开放过程(谭黎霞绘)。I, 小花开放7个阶段的花部特征。II, I中各对应时期的纵剖结构示意图。
Fig. 3 The flowering process of a floret in *Saussurea involuocrata* (drew by Tan Li-Xia). I, Floret traits during the seven stages of flowering process. II, Floret sketch structures in vertical section corresponding to each stage of I.

紫色, 花冠管和花药筒迅速伸长, 聚合花药纵向内向开裂, 进入雄性阶段, 柱头位于花药筒基部, 持续约1天(图3 I3, II3); (4)花冠檐部深紫色的裂片紧贴于花药筒, 但未展开, 花冠筒膨大, 花柱迅速伸长从花药筒中露出, 持续约1天(图3 I4, II4); (5)花冠裂片彼此分离, 并向四周辐射状展开, 此时有花蜜产生, 花柱继续伸长, 花柱顶端和柱头外侧的刷状

毛将花粉刷出花药筒, 2 h后可见白色花粉粒堆积于花药筒顶端, 持续1-2天(图3 I5, II5); (6)花冠裂片黄褐色, 花粉逐渐散落, 紫红色的柱头裂片展开呈“Y”型并进入雌性阶段, 暴露出内侧的授粉面接受花粉(图3 I6, II6); (7)授粉完成, 花冠裂片黄褐色, 花药筒和柱头裂片逐渐皱缩(图3 I7, II7)。整个过程表现出典型的雌雄异位和雄性先熟, 具有明显的花粉次级展现特征。

方差分析结果显示, 不同发育时期小花的花冠管长度($F = 633.872, p < 0.001$)、花冠筒直径($F = 155.067, p < 0.001$)、花丝长($F = 900.173, p < 0.001$)、花药长($F = 9.036, p < 0.001$)、花柱长($F = 479.515, p < 0.001$)以及柱头裂片长($F = 17.813, p < 0.001$)均存在显著差异(图4)。

3.4 花期泌蜜动态变化

雪莲小花的蜜腺位于花冠管基部, 呈环状。在开花过程中, 小花泌蜜持续时间可达3天, 每天从9:00花冠裂片展开时开始泌蜜, 至19:00左右停止, 且花期每天的泌蜜量是逐渐增加的(图5A)。花蜜糖浓度的日变化与泌蜜量相似, 每天从9:00时起逐渐升高, 12:00时达到最高值, 随后逐渐下降。开花第1天的糖浓度最高, 第3天时最低(图5B)。

3.5 结籽率与结籽数

雪莲花序的结籽数和结籽率分别可达到 126.0 ± 10.5 和 $91.7\% \pm 4.2\%$, 单株结籽数为 $3\ 326.4 \pm 28.7$ 个, 说明在自然条件下, 雪莲可以顺利地完有性

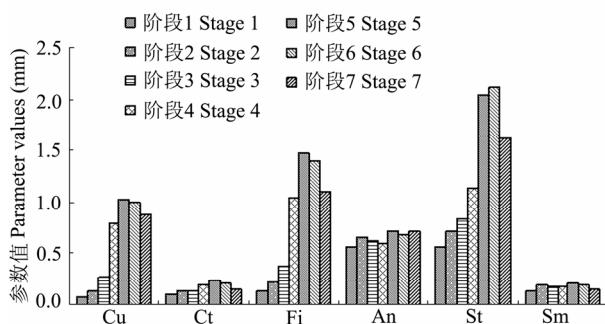


图4 雪莲开花过程中小花花部特征的数量变化。An, 花药长; Ct, 花冠筒直径; Cu, 花冠管长; Fi, 花丝长; Sm, 柱头裂片长; St, 花柱长。

Fig. 4 Quantitative changes in floret characteristics during the flowering process in *Saussurea involucrata*. An, length of anther; Ct, diameter of corolla tube; Cu, length of corolla tubula; Fi, length of filament; Sm, length of stigma lobes; St, length of style.

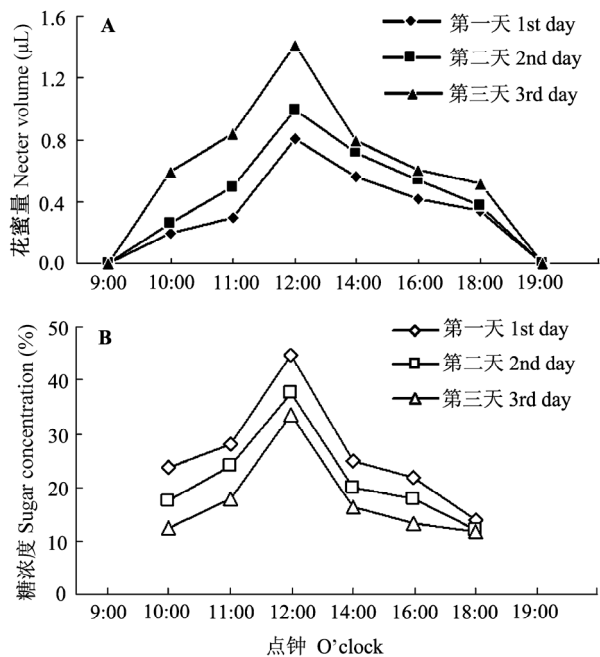


图5 雪莲花的泌蜜动态。A, 每个小花泌蜜量的日变化。B, 每个小花糖浓度的日变化。

Fig. 5 Dynamics of nectar secretion in florets of *Saussurea involucrata*. A, Diurnal change of nectar volume per floret. B, Diurnal change of sugar concentration per floret.

生殖, 并有很高的结籽率。

4 讨论

4.1 茎生苞叶的作用

苞叶是指包裹在花茎基部、花序或花外, 由叶片特化而来的结构, 通常具有保护花序、花和果实等作用(李扬汉, 1984)。但在不同物种中, 苞叶的作用有所特化。如珙桐(*Davidia involucrata*)花序外的白色苞叶在花期具有吸引传粉昆虫, 以及保护花粉免受雨水伤害等功能(Sun *et al.*, 2008), 而其他植物的苞叶可作为蜜导信号, 并有保护花和花粉免被取食等作用(Anderson, 1976; Armbruster, 1997; Armbruster *et al.*, 2005)。对生长在高寒区域的植物而言, 苞叶还具有避免强烈的紫外线辐射对雌雄配子体造成伤害和提高花序内部温度等功能(Ohba, 1988; Tsukaya *et al.*, 2002; 何亚平等, 2005)。如生长在东喜马拉雅和横断山区高山带的大黄属植物塔黄(*Rheum nobile*), 其花序外苞叶对光合作用激活光(PA)和红外线辐射(IR)的透射率远大于对紫外线的, 对漫射光辐射的透射率远大于对直射光辐射的透

射率,使苞片内花序周围的温度比苞片外的气温高出约10℃(Omori & Ohba, 1996, 1999),形成了苞片内的“温室效应”(Tsukaya *et al.*, 2002; 杨扬和孙航, 2006),提高了对繁殖器官的保护作用及其对高寒环境的适应能力。本研究通过对雪莲花期茎生苞叶内/外温度和湿度的观测发现,在天气良好的白天,其苞叶内的温度和湿度明显高于苞叶外,可为苞叶内侧花序中小花的传粉和受精,以及胚和种子的发育提供良好的微环境。此外,在天山山脉的高山带,雪莲的花期正是全年中降水最为集中的时期,苞叶的存在可能与防止降水对花粉及柱头的冲刷、提高花粉活力与柱头可授性以及传粉效率有关;在开花过程中,其茎生苞叶由绿色逐渐转变为半透明的淡黄色或白色,可能与吸引传粉者有关(Sun *et al.*, 2008)。但由于受严酷的环境限制了研究的开展,这些推测还需要进一步验证。

4.2 花粉次级展现的生态学意义

花粉次级展现(secondary pollen presentation)系指植物将花粉展现在除花药以外的部位(如花丝、雌蕊、花被或苞片),从而被传粉媒介带走的现象(Howell *et al.*, 1993; 张大勇, 2004; 陆婷和谭敦炎, 2007)。此现象广泛存在于菊科、桔梗科和桃金娘科等植物中(Imbert & Richards, 1993)。花粉次级展现可分为两种方式:一种是主动式的花粉次级展现,即花粉主动沉积并黏着在花柱和花被等部位再被转运的过程;另一种是被动式的花粉次级展现,即由于花柱的快速生长将花粉带出并散布在其他部位上保留较长时间活力的过程(Leins & Erbar, 1990; Howell *et al.*, 1993; Erbar & Leins, 1995)。雪莲小花的开放过程可划分为明显的雌雄性阶段,且存在着典型的次级花粉展现现象:花药内向开裂后花粉被柱头基部外侧的花柱毛(stylar hairs)逐渐刷出花药筒,再被传粉媒介带走,此过程属于被动式花粉次级展现中的“刷状机制(brushing mechanism)”(Leins & Erbar, 1990; Erbar & Leins, 1995)。该机制的优势在于,将花内的花粉逐步释放,提高了雪莲花粉散布和沉降到异花柱头的有效性,可避免其花内雌雄功能间的相互干扰和花内自交(Barrett, 2002)。此外,在雪莲开花过程中,复头状花序内小花间雌、雄性阶段的高度重叠,将不可避免地导致同株花序内或花序间的花粉传递,这种同株异花间的花粉传递可导致其自交率的升高和花粉输出量的下降,从而降

低植株作为异交父本的适合度(Harder & Barrett, 1996)。这种同株异花间的传粉在露蕊乌头(*Aconitum gymnanthum*) (张挺峰等, 2006)、麻花艽(*Gentiana straminea*) (Duan *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006)、黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*) (张金菊等, 2008)和少花柊叶(*Phrynum oliganthum*) (段友爱和李庆军, 2008)等植物中普遍存在。但雪莲小花在开放过程中表现出的动态式雌雄异位、雄性先熟和雌雄阶段分离等特点,在一定程度上减少了花内雌雄功能间的相互干扰、自体自花授粉和同株异花授粉的机会,提高了异花传粉的可能性,对于提高雪莲后代的适合度具有重要的生态学意义。

4.3 开花特性对高山环境的适应

植物开花特性是一个很重要的适合度因子,不仅影响个体和种群的繁殖成功(Rathcke & Lacey, 1985),还影响与传粉者间的协同进化关系,如花的颜色、气味、花蜜和花粉影响传粉者的数量、种类和访花行为(Waser & Price, 1981; Weiss, 1991)。另外,植物的开花还受非生物因子如光周期、温度与营养元素等影响(Pilson, 2000; 何亚平等, 2005)。在高山生态系统中,由于受融雪时间的影响,植物的生长主要集中在春季和夏季,开花也限制在融雪期后的较短生长期内(Arroyo *et al.*, 1982),因此,快速开花就成为其顺利结实的重要前提(Kudo & Suzuki, 2002)。新疆天山1号冰川区域全年的降水和温度变化极大,但6–8月的降水丰沛,白天平均气温均高于0℃,为雪莲的开花结实提供了相对良好的环境条件。雪莲的盛花期持续时间约35天,每株每天平均开花数为201个,形成了大量同步开花现象。Herrera (1986)将这种开花具有高度同步性的现象称为“集中开花模式”(mass-flowering pattern)。由于单位时间内开放少量的花将不利于吸引足够的传粉者,因此,此现象被认为是在环境选择压力下形成的一种适应(Bawa, 1983)。此外,雪莲花期散发出的浓郁气味、由多个头状花序构成的复头状花序、紫色小花较长的开花和泌蜜持续时间,及其充足的泌蜜量和较高的糖浓度,均有利于其在相对集中的开花期内吸引更多的传粉者,以维持其较高的访花频率,使每朵花获得更多的交配机会,同时,雪莲的花蜜还可补偿传粉者在高寒地区访花时付出的能量消耗(何亚平等, 2005)。

自然生境中雪莲头状花序的结籽数和结籽率

分别为 126.0 ± 10.5 和 $91.7\% \pm 4.2\%$, 单株结籽数为 $3\ 326.4 \pm 28.7$, 说明在严酷的高山环境条件下, 雪莲能顺利地其有性生殖过程并产生大量种子。因此, 对雪莲资源的保护重点应放在对人为因素的管理和控制方面。

致谢 国家973计划前期研究专项(2010CB134510)和新疆维吾尔自治区重大科技专项(200731138-1)资助。实验过程得到中国科学院天山冰川观测试验站站长李忠勤及有关工作人员的支持和帮助。美国Kentucky大学生物系的Carol C. Baskin教授和Jerry M. Baskin教授对本文的英文部分进行了修改。在此一并致谢。

参考文献

- Ægisdóttir HH, Thórhallsdóttir TE (2006). Breeding system evolution in the Arctic: a comparative study of *Campanula uniflora* in Greenland and Iceland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38, 305–312.
- An LZ (安黎哲), Dai YL (戴怡龄), Chen T (陈拓), Xu SJ (徐世健), Zhang MX (张满效), Liu YH (刘艳红), Cheng GD (程国栋) (2004). Comparative study of the characteristics of leaf morphological structure of *Leontopodium leontopodioides* (Compositae) for three elevations at the source area of the Ürümqi River. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 26, 474–481. (in Chinese with English abstract)
- An ZX (安争夕), Shen GM (沈观冕), Zhai DT (翟大彤), Wei Y (魏岩), Dilixiat (地立夏提) (1999). Compositae. In: An ZX (安争夕) ed. *Flora Xinjiangensis*, Vol. 5 (新疆植物志, 第5卷). Xinjiang Science & Technology & Hygiene Publishing House, Ürümqi. 264. (in Chinese)
- Anderson GJ (1976). The pollination biology of *Tilia*. *American Journal of Botany*, 63, 1203–1212.
- Armbruster WS (1997). Exaptations link the evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology*, 78, 1661–1674.
- Armbruster WS, Antonsen L, Pelabon C (2005). Phenotypic selection on *Dalechampia* blossoms: honest signaling affects pollination success. *Ecology*, 86, 3323–3333.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack R (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187–203.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagran C (1982). Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *American Journal of Botany*, 69, 205–223.
- Barrett SCH (2002). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154–159.
- Bawa KS (1983). Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ eds. *Handbook of Experimental Pollination Ecology*. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 394–410.
- Bingham RA, Orthner AR (1998). Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Dafni A (1992). *Pollination Ecology: a Practical Approach*. Oxford University Press, New York.
- Diggle PK (1992). Development and the evolution of plant reproductive characters. In: Wyatt R ed. *Ecology and Evolution of Plant Reproduction: New Approaches*. Chapman & Hall, New York. 326–355.
- Duan YA (段友爱), Li QJ (李庆军) (2008). The pollination biology of *Phrynium oliganthum* (Marantaceae). *Journal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), 46, 545–553. (in Chinese with English abstract)
- Duan YW, He YP, Liu JQ (2005). Reproductive ecology of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Gentiana straminea* (Gentianaceae), a hermaphrodite perennial characterized by herkogamy and dichogamy. *Acta Oecologica*, 27, 225–232.
- Erbar C, Leins P (1995). Portioned pollen release and the syndromes of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales-complex. *Flora*, 190, 323–338.
- Harder LD, Barrett SCH (1996). Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: Lloyd DG, Barrett SCH eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman & Hall, New York. 140–190.
- Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004). Beyond floricism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, 19, 137–148.
- Herrera J (1986). Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Donana, south Spain. *Vegetatio*, 68, 91–98.
- He T (何涛), Wu XM (吴学明), Jia JF (贾敬芬) (2007). Research advances in morphology and anatomy of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau and their adaptations to environments. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 2574–2583. (in Chinese with English abstract)
- He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK (2006). Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics and Evolution*, 256, 17–33.
- He YP (何亚平), Fei SM (费世民), Liu JQ (刘建全), Chen

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00056

- XM (陈秀明), Wang P (王鹏), Jiang JM (蒋俊明), He F (何飞) (2005). A preliminary review of studies of alpine plant breeding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 26, 43–49. (in Chinese with English abstract)
- Hodges SA, Whittall JB, Fulton M, Yang JY (2002). Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *The American Naturalist*, 159, S51–60.
- Howell GJ, Stater AT, Knox RB (1993). Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany*, 41, 417–418.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000). New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 45, 225–237. (in Chinese)
- Imbert FM, Richards JH (1993). Protandry, incompatibility, and secondary pollen presentation in *Cephalanthus occidentalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 80, 395–404.
- Jia BQ (贾宝全), Yan S (闫顺), Li GQ (李国旗), Xu YQ (许英勤) (2002). A preliminary study on the alpine vegetation and the biodiversity in the headwater area of Ürümqi River in the Tianshan Mountains. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 19, 17–20. (in Chinese with English abstract)
- Körner C (1999). *Alpine Plant Life*. Springer, Berlin.
- Kudo G, Suzuki S (2002). Relationships between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in Northern Japan: a comparison with a subarctic heathland in Northern Sweden. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34, 185–190.
- Leins P, Erbar C (1990). On the mechanisms of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales-complex. *Botanica Acta*, 103, 87–92.
- Leppik EE (1977). The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. In: Heywood VH, Harborne JB, Turner BL eds. *The Biology and Chemistry of the Compositae I*. Academic Press, London. 61–89.
- Li YH (李扬汉) (1984). *Botany* (植物学). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai.
- Li XR (李新蓉), Tan DY (谭敦炎), Guo J (郭江) (2006). Comparison of flowering phenology of two species of *Ammopiptanthus* (Fabaceae) under *ex situ* conservation in the Turpan Eremophytes Botanical Garden, Xinjiang. *Biodiversity Science* (生物多样性), 14, 241–249. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG, Barrett SCH (1996). *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman & Hall, New York.
- Lu T (陆婷), Tan DY (谭敦炎) (2007). Evolutionary implications of pollen presentation schedules in animal-pollinated plants. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15, 673–679. (in Chinese with English abstract)
- Molau J (1993). Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, 25, 391–402.
- Ohba H (1988). The alpine flora of the Nepal Himalayas: an introductory note. In: Ohba H, Mallia SB eds. *The Himalayan Plants Vol I*. University of Tokyo Press, Tokyo. 19–46.
- Omori Y, Ohba H (1996). Pollen development of *Rheum nobile* Hook. f. & Thomson (Polygonaceae), with reference to its sterility induced by bract removal. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 122, 269–278.
- Omori Y, Ohba H (1999). Selective light transmittance of translucent bracts in the Himalayan giant glasshouse plant *Pheum nobile* Hook. f. & Thomson (Polygonaceae). *Botanical Journal of Linnean Society*, 132, 19–27.
- Pilson D (2000). Herbivory and natural selection on flowering phenology in a wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 122, 72–82.
- Rathcke B, Lacey EP (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review Ecology and Systematic*, 16, 179–214.
- Roux F, Touzet P, Cuguen J, Corre V (2006). How to be early flowering: an evolutionary perspective. *Trends in Plant Science*, 11, 375–381.
- Scheffknecht S, Dullinger S, Grabherr G, Hulber K (2007). Mating systems of snowbed plant species of the north-eastern Calcareous Alps of Austria. *Acta Oecologica*, 31, 203–209.
- Sobrevila C, Wolfe LM, Murcia C (1989). Flower polymorphism in the beach plant, *Ipomoea imperati* (Vahl.) Grisebach (Convolvulaceae). *Biotropica*, 21, 84–88.
- Song CS (宋朝枢), Xu RZ (徐荣章), Zhang QH (张清华) (1989). *Rare Endangered Plants Lists of China* (中国珍稀濒危保护植物). China Forestry Publishing House, Beijing. 392–393. (in Chinese)
- Sun JF, Gong YB, Renner SS, Huang SQ (2008). Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nys-saceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *The American Naturalist*, 171, 119–124.
- Tan DY (谭敦炎), Zhu JW (朱建雯), Yao F (姚芳), Tian YW (田允温) (1998). Studies on reproduction ecology in *Saussurea involucrata*. I. Habitat and the analyses on

- botanic and phenological characters. *Journal of Xinjiang Agricultural University* (新疆农业大学学报), 21, 1–5. (in Chinese with English abstract)
- Tang LL (唐璐璐), Han B (韩冰) (2007). Effect of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15, 680–686. (in Chinese with English abstract)
- Totland Ø (1997). Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci*, a late-flowering alpine plant. *Arctic and Alpine Research*, 29, 285–290.
- Tsukaya H, Fujikawa K, Wu SG (2002). Thermal insulation and accumulation of heat in the downy inflorescences of *Saussurea medusa* (Asteraceae) at high elevation in Yunnan, China. *Journal of Plant Research*, 115, 263–268.
- van Doorn WG, van Meeteren U (2003). Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1801–1812.
- Waser NM, Price MV (1981). Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 35, 376–390.
- Weiss MR (1991). Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, 354, 227–229.
- Yang Y (杨扬), Sun H (孙航) (2006). Advances in the functional ecology of Alpine and Arctic plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 28, 43–53. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇) (2004). *The Evolution of Life-History and Reproductive Ecology of Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang JJ (张金菊), Ye QG (叶其刚), Yao XH (姚小洪), Zhang SJ (张胜菊), Huang HW (黄宏文) (2008). Preliminary studies on the floral biology, breeding system and reproductive success of *Sinojackia huangmeiensis*, an endangered plant in a fragmented habitat in Hubei Province, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 743–750. (in Chinese with English abstract)
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘建全) (2006). Pollination ecology of *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 44, 362–370. (in Chinese with English abstract)
- Zhao L (赵莉), Wang XL (王晓玲) (2003). Research on chemical composition, pharmacology and its clinic application of *Saussurea involucrata*. *Journal of Southwest University for Nationalities (Natural Science Edition)* (西南民族大学学报), 29, 424–428. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳