应用与环境生物学报 2011, 17(4): 467~472
Chin J Appl Environ Biol=ISSN 1006-687X
2011-08-25
DOI: 10.3724/SP.J.1145.2011.00467

多齿马先蒿与刺齿马先蒿花部形态、昆虫访花频率及种子产量比较研究*

袁一斌 慕军鹏 彭幼红 孙书存**
（中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室 成都 610041）

摘 要 若尔盖高原的马先蒿属植物花部形态多样化, 为探讨花冠差异是否与不同的繁殖对策相联系, 在该区四川红原县分别对短管无喙的多齿马先蒿（*Pedicularis polyodonta*）和长管具喙的刺齿马先蒿（*P. armata*）的花部形态、昆虫访花频率和种子产出进行了比较研究. 多齿马先蒿的花冠呈“鸟头”状, 多个花的集合与鸟群相似, 因此特别检测了这种拟态是否具有规避鸟类和蝗虫或吸引蜂类传粉的功能. 研究发现, 与刺齿马先蒿相比, 多齿马先蒿的花冠较小、数量较少, 但花蜜含量较高, 因此蜂类访问频率较高, 结实率高. 两种马先蒿的单花种子产量没有显著差异; 多齿马先蒿单个个体的种子数量较多, 但种子较小. 研究表明, 为提高繁殖成功率, 多齿马先蒿倾向于依赖花质量（如花蜜含量所指示）和种子数量, 而刺齿马先蒿倾向于依赖花数量. 蝗虫对两种马先蒿的危害没有显著差异, 说明多齿马先蒿的“鸟头”拟态不具有规避蝗虫的功能; 在具有“鸟头”花冠的多齿马先蒿的样地, 鸟类的拜访频率较刺齿马先蒿显著较少, 但蜂类的访问频率显著较高, 说明“鸟头”拟态可能与规避鸟类、保护传粉者有关, 其拟态功能需要进一步实验验证. 图2 表1 参37

关键词 马先蒿; 花部形态; 繁殖成功; 拟态; 高寒草甸; 若尔盖高原
CLC Q948.122

Comparative Study on Flower Trait, Pollinator Visitation Rate and Seed Production of Two *Pedicularis* Species*

YUAN Yibin, MU Junpeng, PENG Youhong & SUN Shucun**
(*ECORES Lab, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041, China)

Abstract *Pedicularis* species display high variation in their flower sizes and shapes on alpine meadows. In order to explore whether the flower morphologies are associated with their reproductive strategies among the species, and to test whether the mimicry functioned to avoid birds and/or herbivore visit and attract insect pollinators, flower trait, nectar volume, pollinator visitation rate, and seed output were investigated for a short-tubed, toothed species (*Pedicularis polyodonta*) and a long-tube, beaked species (*P. armata*) on Zoige Plateau, Sichuan, China. In particular, flowers of the former species have bird head-like corollas, making the plants look like a flock of birds foraging on ground, and appearing to be a type of mimicry. It was found that *P. polyodonta* had fewer and smaller flowers with a larger volume of nectar, and its flowers were more frequently visited by bees and with more fruit set. *P. polyodonta* had more and smaller seeds than did *P. armata*. However, the two *Pedicularis* species did not differ in seed output per flower, suggesting that the reproductive successes of *P. polyodonta* and *P. armata* are primarily dependent upon flower quality (as indicated by nectar volume) and quantity (as indicated by flower number per individual), respectively. In addition, there was no significant difference in locusts' feeding preference between *P. polyodonta* populations with or without the bird head-like corollars, suggesting that the mimicry did not prevent insect herbivores. Bird visitation rate was higher, but bee visitation rate was lower in *P. armata* than *P. polyodonta* stands, suggesting that the mimicry might be helpful to attracting bees but preventing birds visit. Fig 2, Tab 1, Ref 37

Keywords *Pedicularis*; flower trait; reproductive success; mimicry; alpine meadow; Zoige Plateau
CLC Q948.122

每个物种都有维持种群繁衍的潜能, 但采取的生活史对策可能千差万别. 例如, 植物个体大小和繁殖分配是影响繁殖成功（Reproductive success）的两个重要因素, 一个个体小的物种可以通过提高繁殖分配和降低种子大小达到与个体大的物种同样的繁殖成功[1~2]. 同样, 以动物为媒介的异花授粉植物也可以通过不同的手段吸引传粉者, 影响传粉者的行为和访问频率, 最终影响其繁殖成功[3~4].

动物传粉效率与植物的花色[5]、花大小[6]、花挥发物[7]、花蜜含量和花粉数量[8]以及花寿命[9]有关; 各个性状不是单独发挥作用, 通常交织在一起影响昆虫或者动物的访花频率. 例如, 花朵较大、花蜜含量较高、花粉数量较多的个体吸引昆虫访花的能力较花朵小、花蜜产量低、花粉数量少的个

收稿日期: 2010-12-23 接受日期: 2011-03-10
*中国科学院知识创新工程方向性项目资助 Supported by the Main Direction Program of Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: sunsc@cib.ac.cn)

体大[7, 10]. 例如，翠雀草属植物（*Delphinium nelsonii*）鲜艳的蓝色花及丰富的花蜜，增加了蜂鸟和熊蜂访花的几率[10]. 花部产生的报酬物的种类也影响昆虫的访花频率，蜜蜂喜欢拜访花蜜和花粉数量较多的花朵，而苍蝇只对具有花蜜含量较高的个体感兴趣[11]. 花管短而宽的蓝色和紫色花个体较受蜜蜂的青睐，而夜蛾偏好在花冠白色、有香味、花管较长的花朵上停留[12]. 此外，植物还常常模拟（拟态行为）具有丰厚报酬物种的花色、气味和花形态吸引昆虫访花[13~15]，提高传粉效率. 例如，一种广泛分布在地中海区域的兰科植物紫花头蕊兰（*Cephalanthera rubra*），花朵几乎不产生花蜜，仍然能够吸引很多的昆虫访花，原因是它模拟花蜜含量较高的圆叶风铃草（*Campanular rotundifolia*）的花色，诱骗昆虫访花[14]. 但自然界中，植物生活史中可利用的资源毕竟有限，一个繁殖相关性状上的投资资源过多，势必降低其他性状的资源投入. 例如，投资在花数量上的资源过多，投入在花质量（如花蜜含量）的资源可能要下降. 因此，除了众所周知的种子大小和数量权衡外，植物可能在花数量和质量、动物传粉频率、结实率间作出权衡提高繁殖成功. 例如，一种植物可以在花数量较多，但质量较低、动物传粉效率和结实率低下的情况下，获取与花数量较少，但质量较高、传粉效率和结实率较高的物种相近的繁殖成功.

马先蒿属（*Pedicularis* L.）植物在青藏高原广泛分布，物种分化强烈[16]. 早期研究表明，马先蒿属主要是以异花授粉为主的虫媒花植物[17]，影响传粉效率的因素主要有花形态、花大小、花蜜含量、花粉数量、花寿命、花期及传粉者数量、种类和行为等[17~20]，这些因素单独或者综合起来影响物种的繁殖成功率. 在一些马先蒿属植物中可能还存在一种特殊的策略，即花冠整体上的拟态，分布在川西高原上的多齿马先蒿（*P. polyodonta* L.）花冠的盔类似于“鸟头”形状，植物个体上多个花的聚合则表现出“鸟群”的状态（图1）. 这种拟态的生态学效应推测可能与昆虫的访花频率和植食昆虫对花器官的取食率有关，最终影响物种的繁殖成功率. 本研究比较了多齿马先蒿和刺齿马先蒿（*P. armata*）的花部形态、花的质量（花粉和花蜜含量）、昆虫访问频率以及繁殖分配和繁殖成功（种子产量）的关系，同时检测了两种马先蒿是否影响鸟类的访问频率、昆虫的访问频率和植食昆虫对叶片和花器官的取食率，从而探讨拟态的可能生态学效应.



（A）多齿马先蒿 *P. polyodonta*　　（B）刺齿马先蒿 *P. armata*

图1 拟态多齿马先蒿（A）和无拟态刺齿马先蒿（B）花性状示意图

Fig. 1 Pictures showing the similarity in color and difference in shape between *P. polyodonta* (A) and *P. armata* (B)

A具有“鸟头”状花冠拟态特征；B作为对照 A is the species with mimicry of bird head-like corollas, and B serves as a control species

1 材料与方法

1.1 样地选择

本研究地点在中国科学院成都生物研究所高寒草甸生态系统定位研究站，位于四川省西北部的红原县境内，地理坐标为北纬33°03′，东经102°36′. 平均海拔3 500 m 以上. 属大陆性温带季风气候，年均温0.6~1.1 ℃，7月平均气温10.9 ℃，1月平均气温−10.3 ℃，全年≥10 ℃积温仅为865 ℃，不存在绝对无霜期. 年均降水量为650~730 mm，80%是集中在5~9月. 年日照时间数2 000~2 400 h [21].

研究地点为高寒草甸，植物群落的优势种以四川嵩草（*Kobresia setchwanensis*）和高山嵩草（*K. pygmaea*）为主，其伴生种主要有马先蒿（*Pedicularis* spp.）、鹅绒委陵菜（*Potentilla anserina*）、高山紫菀（*Aster alpina*）、条叶银莲花（*Anemone trullifolia* var. *linearis*）、草玉梅（*Anemone rivularis*）、高山唐松草（*Thalictrum alpinum*）等[22].

1.2 物种选择

马先蒿属（*Pedicularis* L.）植物花冠形态变化极具多样性，按照Li的观点[23]，主要分为4种类型，即盔无齿型、盔具二齿型、短管具或长或短的喙和长管具喙型. 其中盔无齿和具二齿是比较原始的类型，而短管具喙型是介于无喙与长管具喙型的中间类型，长管具喙型是最为进化的一种花冠类型. 据统计，川西高原红原—若尔盖一带大约有二十多种马先蒿属植物分布[17]，花冠类型主要以长管具喙、短管无喙和具喙为主，该地区主要的传粉者为熊蜂（*Bombus*）. 本研究主要选择具有短管具喙的多齿马先蒿和长管无喙的刺齿马先蒿为研究对象，选择两种物种的原因是：1）多齿马先蒿的花冠有类似于“鸟头”拟态的特征，而刺齿马先蒿花冠没有“鸟头”的特征，用来比较拟态效应是较为理想的材料；2）除了花冠特征外，花色是访花昆虫活动频率大小最主要的区别因素，二者花色均为黄色，排除了花色的干扰；3）二者的花期重叠.

1.3 实验方法

1.3.1 个体大小和繁殖分配及花大小和花数量 在两种马先蒿的开花盛期，分别随机选择没有被取食和染病的个体15个，记录每个个体上开花的花数，并在每个个体上随机选取且完全开放的花朵各1朵，用带有刻度的直尺测量（0.1 cm）花冠长度直径. 然后小心地挖取整个植株，用自来水冲洗根部的泥土，接着依照花、茎、叶、根依次分开，包括测定直径后的花朵，放入事先准备好的纸袋内，带回实验室，放入烘箱75 ℃下连续烘干48 h，用天平称取花、茎、叶、根的干重（g）. 用花、茎、叶和根干重的总和表示植株的个体大小；花干重占茎、叶、根干重的比例表示繁殖分配. 用花的干重除以花数量得到每个个体的单个花朵的平均干重.

在开花后期，随机选取多齿马先蒿和刺齿马先蒿生长健康、完整的植株，统计单株上的花数作为单株植物的花总数.

1.3.2 花期、花寿命和花蜜含量 随机选取10个1 m × 1 m的样方，挂牌标记刺齿马先蒿和多齿马先蒿各10株，记录每朵花的开花时间. 将样方内10%的马先蒿个体花朵开放时间设

为初花期，90%的马先蒿个体花谢时间设为开花末期. 将从初花期至开花末期间的时间作为花期.

随机选取多齿马先蒿和刺齿马先蒿的小花各20个，在小花初次开放时挂牌标记，记录开花日期（t_1），以后每天观察花朵的开放情况，当花冠关闭凋谢时记下花朵凋谢时间（t_2），计算花寿命 $t = t_2 - t_1$.

随机选取健康无病虫害的两种马先蒿各20朵小花，小心用镊子打开花冠，将直径（d）为0.3 mm的毛细吸管轻轻插到花多底部，吸取花蜜，用直尺量取毛细管中花蜜的高（h），单位为mm. 花蜜计算公式采取$V = \pi \times (d/2)^2 \times h$，单位为μL.

1.3.3 **蜂类访花频率**　在9个样方内连续观察访花昆虫的种类和访花情况. 在多齿马先蒿和刺齿马先蒿开花盛期的8:00~18:00之间，分别统计了71 h和90 h. 具体方法是：在观察访花频率之前，对每个样方中不同马先蒿的开花比例进行统计，然后观察熊蜂（*Bombus* spp.）和意大利蜂（*Apis mellifera*）的访花情况. 记录昆虫的种类、停留在不同花色的花上的时间、每种花色访问的次数[24~25]. 在观察过程中对在样方内首次出现的昆虫由另一人进行跟踪，在样方外用捕虫网诱捕，用镊子将昆虫夹进医用青霉素小瓶里，利用瓶中的乙酸乙酯麻醉昆虫至死. 部分标本只鉴定到科或目. 观察地面昆虫在1 m距离处进行，飞行类昆虫在3 m左右，这样可以尽可能地排除人为干扰. 最后，对昆虫的访花频率、单花访问频率进行计算，参照Arroyo方法[25]进行，单位为次/（flower ×h）.

1.3.4 **结实率、每果种子数和种子大小**　在马先蒿结实期，分别随机选取多齿马先蒿和刺齿马先蒿各10个1 m × 1 m马先蒿样方，统计其内每株马先蒿小花总数和结实小花数，计算结实数与花数的比率作为结实率. 种子成熟时，小心摘取蒴果，每个物种15个，先统计每个果实内的种子数量作为每果种子数，然后带回实验室用天平测定种子干重，得到单个种子干重作为种子大小.

1.3.5 **花冠拟态的生态学效应**　分别研究花冠拟态对鸟类和蜂类访花频率以及对蝗虫取食危害程度的影响. 在地形地貌相对一致的草甸群落中，分别选取两个马先蒿居群，面积为20 m × 20 m，观察鸟类的活动频率. 居群1为拟态的多齿马先蒿，居群2为无拟态的刺齿马先蒿，统计每个样方内的马先蒿种类和数量，以及每种的株数和小花数，观察并记录鸟类在不同样方内的访问频率，鸟类记录的距离约在20 m左右，用望远镜进行连续观察，主要根据鸟的活动规律选取观察时段，观察时间是从早晨7:00~20:00，计算单位面积上鸟类的活动频率，单位为次/（h×m²）. 用两个居群中的单位面积单位时间上蜂类访问次数来表示昆虫的活动频率. 在两个马先蒿居群中分别选取9个1 m × 1 m样方来观察，方法与观察鸟类访问频率类似.

随机选取10个包含多齿马先蒿的样方，分别用直径30 cm的铁丝网（孔径0.8 cm × 0.8 cm）罩住，记录每个样方中总的小花数目（N）. 其中5个样方内的多齿马先蒿剪去花冠上的“鸟头”部分，另5个样方的马先蒿花冠保留“鸟头”作为对照. 用捕虫网捕捉蝗虫（小翅雏蝗*Chorthippus fallax* Zub），选取个体大小相似、健康的蝗虫放入铁丝网内，每个样方2只，共20只. 24 h后统计每个样方内马先蒿小花被啃食的数量（n），计算马先蒿小花被蝗虫取食的比例（H, %），$H = n \times 100 / N$.

1.4 数据分析

采用单因素方差分析对花大小、花冠直径、单株小花数、个体大小、花期、花寿命、花蜜含量、昆虫访花频率、单位面积上鸟类的活动频率和昆虫的活动频率、结实率和种子大小、蝗虫取食率进行检验，所有的数据都在SPSS 16.0 统计软件上进行.

2 结 果

2.1 个体大小和繁殖分配及花大小和花数量

两种马先蒿的个体干重都不超过4.00 g，但是多齿马先蒿显著小于刺齿马先蒿；繁殖分配也是如此（表 1）. 两种马先蒿的个体拥有的花数相差很大，多齿马先蒿平均为11.43个，而刺齿马先蒿高达70.27个. 而且，刺齿马先蒿还具有较大的花冠，其直径为2.1 cm，平均干重为23 mg，显著高于多齿马先蒿（表1）.

2.2 花期、花寿命和花蜜含量

刺齿马先蒿的花期明显长于多齿马先蒿，两者分别为约70 d和30 d（表 1），其中多齿马先蒿在整个花期都被刺齿马先蒿花期覆盖. 但是就单花寿命而言，多齿马先蒿显著长于刺齿马先蒿（表1）. 然而花蜜含量却呈相反的趋势. 多齿马先蒿平均每朵花的含蜜量为1.89 μL，而刺齿马先蒿的花蜜含量

表1 多齿马先蒿（*P. polyodonta*）与刺齿马先蒿（*P. armata*）花冠性状、个体大小、繁殖分配、访花频率和种子性状比较

Table 1 Differences in flower trait, plant size, reproductive allocation, pollinator visitation rate and seed trait between *P. polyodonta* and *P. armata*

特征 Trait	多齿马先蒿 *P. polyodonta*		刺齿马先蒿 *P. armata*		*F*	*P*
	Mean ± SE	*N*	Mean ± SE	*N*		
花冠直径 Corolla diameter (*d*/cm)	1.4 ± 0.02	15	2.1 ± 0.02	15	408.77	<0.001
花大小 Flower size (*m*/mg)	9.434 ± 1.007	15	23.43 ± 1.08	15	88.98	<0.001
单株小花数 Flower number per plant	11.73 ± 0.27	97	70.27 ± 5.01	52	901.4175	<0.001
个体大小 Plant size (*m*/g)	0.2472 ± 0.0354	15	3.3118 ± 0.7960	15	18.60	<0.001
繁殖分配 Reproductive allocation	0.2804 ± 0.0634	15	0.3899 ± 0.07473	15	22.653	<0.001
花寿命 Flower longevity (*t*)	8.23 ± 0.18	20	6.97 ± 0.16	20	34.781	<0.001
花蜜含量 Nectar volume (*V*/L)	1.89 ± 0.187	20	0	20		
昆虫访花频率 Visitation rate (r/flower^{-1} h^{-1})	0.0017 ± 0.00017	15	0.0005 ± 0.00024	15	14.028	<0.001
结实率 Fruit set ratio	0.6535 ± 0.01832	15	0.0555 ± 0.00751	15	138.85	<0.001
每果种子数 Seed number	27.8 ± 1.2806	10	9.9 ± 1.0269	10	118.92	<0.001
种子大小 Seed size (*m*/mg)	0.47 ± 0.0380	15	3.17 ± 0.1660	15	35.174	<0.001

太少，以致不能被检测到.

2.3 昆虫访花频率

意大利蜂和雄蜂是两种马先蒿的主要访花者. 两种昆虫的访花频率在多齿马先蒿显著高于刺齿马先蒿，前者是后者的3倍多（表 1）.

2.4 结实率、每果种子数和种子大小

刺齿马先蒿的结实率显著低于多齿马先蒿（表1），前者是后者的8倍左右. 单个种子干重在多齿马先蒿显著较小，仅为刺齿马先蒿的1/7. 刺齿马先蒿的每果种子数明显少于多齿马先蒿（表1），后者大约是前者的3倍.

根据单个个体花数、结实率、每果种子数和种子大小的平均数，可以计算出多齿马先蒿的单个个体的种子数量为213.10个，种子总干重为1.00 g；刺齿马先蒿的种子总数为38.61个，总干重为1.22 g.

2.5 花冠拟态的生态学效应

样方中活动频率较高的鸟类是鸟纲雀形目文鸟科麻雀属的树麻雀（*Passer montanus*）亚成体. 树麻雀对刺齿马先蒿居群的访问频率显著高于多齿马先蒿居群（图2）. 但是，昆虫访花频率在多齿马先蒿居群显著高于刺齿马先蒿居群，前者是后者的近7倍（图2）.

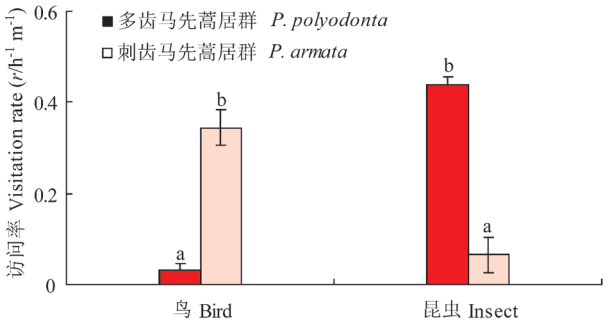


图2 多齿马先蒿和刺齿马先蒿居群中鸟类和昆虫活动频率比较

Fig. 2 Variations in the birds and insects' visitation rates among the populations of *P. polyodonta* and *P. armata*

不同小写字母表示两个居群差异显著（$P<0.05$）

The error bars denote standard error. Significant differences ($P<0.05$) between the populations detected by ANOVA are indicated by different letters

“鸟头”花冠保留与否对蝗虫采食多齿马先蒿的行为影响不大. 具有“鸟头”拟态的多齿马先蒿与去除“鸟头”拟态的对照，两者花冠被蝗虫取食损失比例都约在20%~25%之间.

3 讨 论

植物的繁殖成功通常是各种性状权衡的结果. 本研究发现两种马先蒿花的质量和数量之间可能存在权衡. 多齿马先蒿以提高花的质量（不是花大小）为主要策略，增加花蜜含量，吸引昆虫访花；而刺齿马先蒿通过增加个体上的花数量和花大小，以提高昆虫的访花频率. 在繁殖产出上，两种马先蒿种子数量和大小之间也存在权衡. 在单花和个体水平上，多齿马先蒿产生的种子数量较多，但种子通常都很小，而刺齿马先蒿正好相反，种子较大、数量较少. 另外，多齿马先蒿具有精巧花冠，产生与“鸟头”类似的盔. 初步试验发现这种独特花冠拟态结构与鸟类的活动频率和昆虫的访花次数有一定的联系，暗示这种拟态结构可能影响了多齿马先蒿的繁殖成功.

植物的花数量和花质量都会影响传粉者访花频率[26~27]. 花器官较大和花数目较多的个体对传粉者更具有吸引力，如蝙蝠喜欢访问开花数目较多的花序[28]，因为可以节省觅食过程中的搜寻时间. 颜色鲜艳、花冠较大的花通常更容易受到昆虫的青睐，因为这些花通常含有较多的花粉或花蜜. 但是，花蜜含量可能是吸引昆虫访花的最直接、最有效的手段，因为花蜜通常是昆虫的碳水化合物的主要来源，是昆虫个体发育所必需的[29]；而且相对于花粉，单位质量的花蜜价值更高、在自然界更难以获取[30]. 因此，产生花蜜的物种相对于不产生花蜜的物种，昆虫访花频率明显增加[9]. 然而植物对花大小、花数量、花粉和花蜜等的投资不必成比例增加，在资源一定的情况下，植物可以依赖花的数量，也可以依赖花的质量（花蜜含量）来吸引昆虫访花. 本研究中的多齿马先蒿单花干重和花冠直径较小，单株上的花数量也很少，但是其花蜜含量很高，因此昆虫的访花频率较高，即通过提高花质量来保证昆虫传粉；其次多齿马先蒿花的寿命较长，因此每朵花得到授粉的机会增加，结实率较高. 刺齿马先蒿则采用了不同的策略，即增加花大小和数量，而不是降低花质量（不产生花蜜）来吸引昆虫访花. 另外刺齿马先蒿的花期较长，是多齿马先蒿的两倍多，因此避开了与多刺马先蒿对传粉者的竞争. 总体上看，多齿马先蒿提高了花质量、昆虫访花频率和结实率，但花数量少；而刺齿马先蒿虽然结实率较低，但花数量较高. 因此，两种马先蒿最后都取得了一定的种子产量.

虽然两种马先蒿都能产生种子，但多齿马先蒿的种子总干重显著较小. 如果两种马先蒿的单个种子大小相同，种子的其它属性相似，则多齿马先蒿可能会遭到竞争排斥，两种马先蒿可能不能长期共存. 研究发现多齿马先蒿的种子较小、单株种子数量较大，而刺齿马先蒿则相反. 这种种子大小与数量之间的权衡可能使这两种马先蒿通过生活史对策的差异来降低种间竞争、提高共存的机会. 种子大小和种子数量权衡关系是自然界中常见的权衡关系[31]，资源限制使植物不能同时生产更大、更多的种子，即生产大种子的物种通常使得可生育种子数量下降[32]. 研究表明种子大小和数量的权衡关系影响到植物的多个方面，如种间关系和群落结构[33]. 大的种子通常具有竞争优势，由大种子萌发生成的幼苗相对更耐胁迫微生境，成活率较高，而小种子在扩散方面更具优势，可以进入和占据更多类型的生境[34]. 本研究中的多齿马先蒿是一年生植物，较小的、数量巨大的种子容易得到扩散，占据新的生境，而多年生的刺齿马先蒿，较大的种子可以保证其幼苗期的耐受性和竞争力. 多齿马先蒿多出现在放牧强度较高、干扰较为严重的地方，而刺齿马先蒿则更多地出现在水分较好、地势平坦的草地上. 这种分布格局与其种子的特性是吻合的，也符合关于植物拓殖-竞争权衡（Dispersal-competition tradeoff）的假说[35].

多齿马先蒿的繁殖成功除了与高的花蜜含量有关，还可能与其花冠拟态有关. 花冠拟态是一种资源耗费小、收益可

能很大的一种生态策略, 植物常常模拟(拟态行为)具有丰厚报酬物种的花色、气味和花形态吸引昆虫访花[13~15], 提高授粉效率. 例如一些兰科植物投资部分资源模拟其他植物或者动物的颜色、形态和气味, 目的是提高昆虫的访花频率, 却不用给访花者提供任何报酬[28]. 生长在地中海地区的眉兰属植物(*Ophrys speculu*), 通过改变花形态和气味, 模拟传粉者雌性黄蜂的形态和性激素, 诱骗雄性黄蜂访花, 在与唇瓣进行拟交配行为过程中实现传粉[34, 36]. 本研究发现, 多齿马先蒿居群中昆虫的访花频率较刺齿马先蒿居群中的高, 但鸟类的活动频率较无拟态花冠的刺齿马先蒿低, 这暗示了拟态的生态学效应可能与规避鸟类、吸引昆虫传粉者有关. 鸟类通常能够区分365~565 nm波长的发射光, 还可以利用人类视野看不到的紫外光来区分地面目标或者其他动物, 分辨率很高. 其次, 拟态的“鸟头”通体为黄色, 与周围的绿色和灰色背景差异明显, 因此对蜂类可能具有较好的指引作用, 提高其搜索效率. 虽然野外并没有搜集到鸟类直接吞食蜜蜂和熊蜂的证据, 但动物志记载, 分布在川西高原一带的树麻雀(*P. montanus*)在繁育期(6~8月)主要取食膜翅目的蜜蜂和双翅目的苍蝇[37]. 因此可以推测大量拟态“鸟头”花冠构成的鸟群可以在地面提示树麻雀其已经占领某个生境, 从而规避鸟类, 间接增加了昆虫的访花频率, 提高了拟态马先蒿的结实率. 但本研究没有设置严格的对照(即没有“鸟头”花冠的多齿马先蒿)来验证“鸟头”的生态学效应, 也不能排除鸟类的访问频率受到其它因素影响的可能. 更重要的是, 较高的昆虫访花频率可以由多齿马先蒿的较高花蜜含量来解释. 因此马先蒿“鸟头”拟态对规避鸟类、吸引昆虫传粉者的功能需要进一步实验验证. 另外, 本研究还发现无论是保留还是去除“鸟头”, 蝗虫取食多齿马先蒿花冠的程度没有改变. 这说明“鸟头”拟态不具有规避食草动物的功能.

综上所述, 本研究表明两种马先蒿在花质量和数量、种子大小和种子数量之间存在有生活史权衡, 这些权衡对于两个物种的种群繁衍和在群落中的物种共存都可能非常重要. 然而, 虽然野外观察发现了花冠拟态与鸟类和昆虫传粉者的活动存在某种联系, 但其生态学效应还需要更多的证据来验证.

References

1 Lloyd DG. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *Am Naturalist*, 1987, **129** (6): 800~817

2 Grime JP. Plant Strategies and Vegetation Processes. London, UK: Wiley, 1979. 120~154

3 Galen C. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 1999, **49** (8): 631~640

4 Morales CL, Traveset A. A meta-analysis of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett*, 2009, **12** (7): 716~728

5 Darwin CR. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. London, UK: John Murray, 1859

6 Shuttleworth A, Johnson SD. A key role for flower scent in a wasp-pollination system in *Eucomis* (Hyacinthaceae). *Ann Bot*, 2009, **103** (5): 715~725

7 Irwin RE, Adler LS, Agrawal AA. Community and evolutionary ecology of nectar. *Ecology*, 2004, **85** (6): 1477~1478

8 Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V, Navarro J. Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orechidaceae)? *Ann Bot*, 2007, **100** (6): 1367~1371

9 Harder LD, Williams NM, Jordan GY, Nelson WA. The effects of floral design and display on pollinator economics and pollen dispersal. In: Chittka L, Thomson JD eds. Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001. 297~317

10 Waser NM, Price MV. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 1981, **35** (2): 376~390

11 Glover BJ. Understanding flowers and flowering. Oxford, UK: Oxford University Press, 2007. 181~191

12 Rausher MD. Evolutionary transitions in floral color. *Int J Plant Sci*, 2008, **169** (1): 7~21

13 Kunze J, Gumbert A. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behav Ecol*, 2001, **12** (4): 447~456

14 Nilsson AL. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborrine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature*, 1983, **305**: 799~800

15 Bernhardt P, Burns-Balogh P. Floral mimesis in *Thelymitra nuda* (Orchidaceae). *Plant Syst Evol*, 1986, **151**: 187~202

16 Macior LW. The pollination ecology of *Pedicularis* in Colorado. *Am J Bot*, 1970, **57** (4):716~72

17 Macior LW, Tang Y, Zhang JC. Reproductive biology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sichuan Himalayas. *Plant Spec Biol*, 2001, **16** (1): 83~89

18 Macior LW. The pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sierra Nevada of Califoinia. *Bull Torrey Bot Club*, 1977, **104** (2): 148~154

19 Wang H (王红), Li DZ (李德铢). A preliminary study of pollination biology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in northwest Yunnan, China. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1998, **40**: 204~210

20 Pennell FW. The scrophulariaceae of the Western Himalayas. *Acad Nat Sci Philadelphia Monogr*, 1943, **5**:113~157

21 He XY (何奕忻), Sun G (孙庚), Liu L (刘琳), Luo P (罗鹏), Wu N (吴宁), Luo GR (罗光荣). Effect of yak dung on high-frigid meadow soil nutrition in northwestern Sichuan, China. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2009, **15** (5): 666~671

22 Mu JP, Li GY, Sun SC. Petal color, flower temperature and behavior in an alpine annual herb, *Gentiana leucomelaena* (Gentianaceae). *Arct Antarct Alp Res,* 2010, **42** (2): 219~226

23 Li HL. Evolution in the flowers of *Pedicularis*. *Evolution*, 1951, **5** (2): 158~164

24 Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. Ⅱ Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Syst Evol*, 1985, **149**: 187~203

25 Rodríguez SM, Fenster CB. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* Species from Puerto Rico. *Ann Bot*, 2008, **102** (1): 23~30

26 Ashman TL, Cole DH, Bradburn M. Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology*, 2004, **85** (9): 2550~2559

27 Mitchell RJ. Heritability of nectar traits: Why do we know so little? *Ecology*, 2004, **85** (6): 1527~1533

28 Cunningham SA. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): Floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *Amer J Bot*, 1995, **82** (12): 1527~1536

29 Simpson BB, Neff JL. Evolution and diversity of floral rewards.In: Jones CE, Little RJ. Handbook of Experimental Pollination Biology eds. New York, USA: Van Nostrand Reinhold, 1983. 142~159

30 Harder LD, Barrett SCH. The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Funct Ecol*, 1992, **6** (2): 226~233

31 Smith CC, Fretwell SD. The optimal balance between the size and number of offspring. *Am Naturalist*, 1974, **108**: 499~506

32 Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M ed. Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Com-munities 2nd edn. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2000. 31~57

33 Moles AT, Westoby M. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 2006, **113**: 91~105

34 Schiestl FP, Peakall R, Mant J. Chemical communication in the sexually deceptive orchid genus *Cryptostylis*. *Bot J Linn Soc*, 2004, **144** (2): 199~205

35 Clark JS, Ladeau S, Ibanez I. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecol Monogr*, 2004, **74** (3): 415~442

36 Schiestl FP. On the success of a Swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*, 2005, **92** (6): 255~264

37 Fu TS (傅桐生), Song YJ (宋榆钧), Gao W (高玮). Fauna of china. Beijing, China: Science Press (北京: 科学出版社), 1998. **14**: 13~23

书 讯

保护人类赖以生存的生命系统
——《生物多样性公约》发展进程

徐庆华 著 科学出版社出版(2011年6月) ISBN 978-7-03-031307-2/Q•2724 ￥55.00 16开本 平装

内容简介

本书介绍了《生物多样性公约》(简称《公约》)的由来,《公约》文本的谈判历程和《公约》的主要内容,总结了历次缔约方大会的主要成果和各方在焦点问题上的立场,深入剖析了遗传资源获取与惠益分享、资金机制、战略计划、保护区、生物多样性与气候变化、生物燃料、外来入侵物种等重点谈判议题的发展脉络和各方主要分歧,记录了中国在《公约》谈判、履约过程中所做的工作和取得的成绩,为今后谈判和履约工作提供了宝贵的基础资料和经验。

本书可作为高校和科研院所专业人员、政府相关部门决策者和管理人员,以及公众了解该《公约》的参考资料。

欢迎邮购各类图书 欢迎致电索要书目
联系人:科学出版社科学销售中心 周文宇 电话:010-64017301 E-mail:zhouwenyu@mail.sciencep.com
网上订购:http://shop.sciencepress.cn;卓越网;当当网
科学出版中心生物分社 电话:010-64012501 网址:www.lifescience.com.cn E-mail: lifescience@mail.sciencep.com