珙桐(*Davidia involucrata* Baill.)苞片功能性状及性状间关系对海拔的响应

刘婷婷[1] 刘沁松[1,2] 徐文娟[1,2] 徐治兵[1] 李中阳[1] 杨宝臻[1] 胥 晓[1,2*]
([1]西南野生动植物教育部重点实验室, 四川南充 637009; [2]西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009)

摘 要 珙桐(*Davidia involucrata* Baill.)的苞片被认为是对传粉者和非生物因素等驱动力的适应,往往受到环境因子的影响。为揭示其功能性状及其性状间关系对海拔的响应,本研究采用独立样本 *t* 检验和标准化主轴分析方法对比了四川龙苍沟 1400 和 1800 m 不同海拔珙桐种群中花苞片的功能性状和性状间关系。结果显示:1)低海拔(1400 m)珙桐种群大、小苞片的长、宽和面积,以及单花苞片总面积均显著大于高海拔(1800 m)种群($P<0.05$),且高、低海拔种群的大、小苞片面积及重量呈等比例生长;2)低海拔珙桐种群大、小苞片干重及单花苞片总干重均显著高于高海拔种群($P<0.05$);3)高、低海拔种群的花序轴长与干重均无显著差异($P=0.446$; $P=0.791$),高海拔花序轴干重与长间呈异速生长关系,而低海拔呈等速生长关系;4)珙桐大、小苞片的长宽间、面积间以及重量间关系在高、低海拔上均表现出等速生长,单花苞片的总面积和总干重分别与花序轴干重在高、低海拔上均表现出等速生长关系,而与花序轴长表现出异速生长关系。上述结果表明,珙桐苞片的功能性状及其性状间关系在不同海拔存在显著差异,这种现象可能是其在长期进化过程中抵抗环境干扰、保护繁育器官和提高授粉几率而形成的一种适应策略。

关键词 珙桐; 花序轴; 性状; 异速生长; 繁殖器官

Altitudinal changes of functional traits and relationships among traits of bracts in dove tree (*Davidia involucrata* Baill.).

LIU Ting-ting[1], LIU Qin-song[1,2], XU Wen-juan[1,2], XU Zhi-bing[1], LI Zhong-yang[1], YANG Bao-zhen[1], XU Xiao[1,2*] ([1]*Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (China West Normal University), Ministry of Education, Nanchong* 637009, *Sichuan, China*; [2]*College of Life Science, China West Normal University, Nanchong* 637009, *Sichuan, China*).

Abstract: Bracts of dove tree (*Davidia involucrate* Baill.) are adaptive to the driving forces of pollinators and abiotic factors, which are sensitive to environmental factors. To reveal the changes of functional traits and their relationships across different altitudes, the independent-sample *t* test and standardized major axis estimation were used to examine the functional traits and relationships of bracts in dove trees at 1400 m and 1800 m in Longcanggou, Sichuan. The results showed that: (1) Length, width and area of large and small bracts, as well as the total area of single flower bract in the population from low altitude (1400 m) were significantly larger than that from high altitude (1800 m) ($P<0.05$), while area and mass of large and small bracts in high and low altitude populations grew in proportion. (2) The mass of the large and small bracts and the total mass of the single flower bract in the population from low altitude (1400 m) were significantly higher than those from high altitude (1800 m) ($P<0.05$). (3) There was no significant difference in the length and the mass of inflorescence axis between high and low altitude populations ($P=0.446$; $P=0.791$). There was an allometric relationship between the mass of the inflorescence axis and the length at high altitude, but an isometric relationship at low altitude. (4) The

国家自然科学基金项目(31900277)和西华师范大学英才基金(17Y351)资助。
收稿日期: 2019-08-26 接受日期: 2019-12-24
*通讯作者 E-mail: xuxiao_cwnu@163.com

relationships between length, width, area and mass of bracts showed isometric relationships at high and low altitudes. The total area and the total mass of single flower bract showed an isometric growth relationship with the mass of inflorescence axis at high and low altitudes, but showed an allometric growth with the length of inflorescence axis. In all, our results highlighted differences in the functional traits and the relationships between traits of bracts in dove tree at different altitudes, which may be an adaptive strategy to resist environmental interference, protect reproductive organs, and improve pollination rate.

Key words: *Davidia involucrata* Baill.; inflorescence axis; trait; allometric growth; reproductive organ.

苞片是指着生于花序轴上或花序轴上每一分枝或单花的花梗基部及其以下的变态叶状物,通常起到保护花芽的作用,也被认为是大多数被子植物花瓣的进化来源之一(Takhtajan,1991;Balthazar *et al.*,1999)。由于植物种类不同,苞片的形状、大小和色泽存在差异,因此苞片也是鉴别植物种属或古植物化石的重要依据(Ball *et al.*,1996)。虽然大多数植物苞片的颜色为绿色且外形较小,但少数植物苞片的形态会发生变异,呈现其他不同颜色,并表现出不同的功能。从现有文献来看,有关苞片的研究主要集中在不同植物间苞片的形态学比较、苞片的功能和作用、园艺植物苞片的选育、关键基因对苞片发育的影响以及苞片的化学成分分析等方面。如中国昆仑山地区棱子芹属植物苞片的形态特征比较(冯缨等,2009);鹅耳枥(*Carpinus laxiflora*)苞片对种子成熟的影响(Hori *et al.*,1993),金粟兰科(Chloranthaceae)植物苞片的功能研究(Balthazar *et al.*,1999);三角梅(*Bougainvillea spectabilis*)苞片的凋落延迟研究(Saifuddin *et al.*,2009);拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中控制苞片发育的关键基因筛选(Karim *et al.*,2009);辛夷(*Flos magnoliae*)苞片中化学成分分析(胡静等,2019)。近些年随着生物学技术与研究手段的发展,对于植物苞片的相关研究逐步发展到发育遗传学(Zhao *et al.*,2013)、传粉生态学(Song *et al.*,2013)和演化生物学(Feng *et al.*,2011)等。尽管如此,有关植物苞片的功能性状及性状间关系对环境的响应却很少报道。

海拔是影响植物生长的重要环境因子。随着海拔的升高,植物生长所需的生物因素(如传粉者)和非生物因素(温度、水分和光照等)将发生变化,从而导致植物的生长发育和形态建成受到影响(阮勇强等,2013),尤其是对环境变化更为敏感的繁殖器官(花和花序)(Fabbro *et al.*,2004)。如,川西风毛菊(*Saussurea dzeurensis*)繁殖器官的生物量与海拔呈负相关(王一峰等,2015);檀香风铃(*Campanula punctata* var. *hondoensis*)和莲瓣兰(*Cymbidium tortisepalum*)的花形随海拔升高而变小(Nagano *et al.*,2014;索默等,2016),而金雀儿(*Cytisus scoparius*)和狼毒(*Euphorbia fischeriana*)的花随海拔升高而变大(Baonza *et al.*,1997;张茜等,2015);大耳叶风毛菊(*Saussurea macrota*)随海拔升高面临传粉困难,其部分花部特征发生变异,以此保证传粉的成功率(陈亭等,2014)等。作为植物花序的主要构件,多数植物的苞片承担着保护花芽和吸引昆虫的作用(Balthazar *et al.*,1999),其形态、大小和功能性状也必然会受到海拔的影响,尤其是那些特别发达和功能多样的苞片。然而,相关的研究工作开展较少。

珙桐(*Davidia involucrata* Baill.)系我国特产的单型属植物,也是国家一级濒危保护植物,隶属珙桐科(Davidiaceae)珙桐属(*Davidia*),其自然种群于甘肃、四川、湖北、湖南、贵州、云南、重庆及陕西等地的海拔 800~2400 m 范围内一般分布,而海拔 1100~1800 m 范围内较普遍分布(陶金川等,1986),落叶乔木,4—5 月开花,花杂性、同株,无花瓣,具长的总花梗,头状花序基部通常具有 2 枚(特殊具 3 或 4 枚)大型的长圆卵型或长圆倒卵形花瓣状苞片,形如飞鸽,又称"鸽子花"(苏瑞军等,2005;吴庆贵等,2013)。自 20 世纪 80 年代起,学者们对珙桐开展的大量研究主要集中在分布格局、生物学特征、繁育措施、化学成分、药理作用及遗传多样性研究等方面(Vekemans *et al.*,2012;Liu *et al.*,2019),但有关珙桐苞片的研究并不多见,仅限于遗传发育(Li *et al.*,2002;Vekemans *et al.*,2012)和功能作用(Sun *et al.*,2008,2011)。由于海拔或纬度的变化可导致植物苞片的发育和形态构成发生改变(穆立蔷等,2008),而苞片较大且功能多样(挡雨、护花和吸引传粉者)的植物在进化过程中更易受到外部环境的影响和选择(Sun *et al.*,2008,2011)。因此,我们推测珙桐苞

片的功能性状及其内在关系极可能受到海拔变化的影响,并在高低海拔间出现显著差异。为了验证该假设,我们以四川省雅安市龙苍沟内分布的天然珙桐种群为研究对象,分别比较了1400和1800 m两个海拔珙桐种群中苞片的大小、面积、重量及其支撑部分(花序轴)的长与重量,并用异速生长模型对高、低海拔珙桐种群中苞片的功能性状间关系进行了比较分析,研究结果为从功能生态学角度揭示珙桐花器官对海拔变化的适应机制提供参考。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区域及样地概况

四川省雅安市荥经县龙苍沟(29°31′05″N—29°38′65″N,102°49′22″E—102°55′56″E)野生珙桐分布面积达十万亩,株数多,密度高,海拔跨度大,是实施本研究的理想地点。该区属龙门山地褶皱带南端,大相岭南段余脉东北侧,处于四川盆地西部山地向青藏高原的过渡带。气候属亚热带湿润季风气候区,林下土壤以山地黄壤、山地黄棕壤和山地暗棕壤为主。森林植被丰富,从下至上分布着常绿阔叶林(1400~1650 m)、常绿与落叶阔叶混交林(1650~1950 m)、针阔混交林(1950~2400 m)和亚高山暗针叶林(>2400 m)。

低海拔样地位于1400 m地段,年均温为12.5 ℃,年均降水量为977 mm,年均大雨和暴雨时数为139.2 h,4—5月(珙桐花期)风力达4级的平均时数为4.8 h(气象数据来源:https://www.meteoblue.com,下同)。植被属常绿阔叶林,常见乔木有丝栗(*Castanopsis platyacantha*)、瓦山锥(*C. ceratacantha*)、木荷(*Schima superba*)、大头茶(*Gordonia axillaris*)和楠木(*Phoebe zhennan*)等,常见灌木有尖叶山矾(*Symplocos sumuntia*)、紫花冬青(*Ilex chinensis*)、柃木(*Eurya japonica*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、蔷薇(*Rosa multiflora*)、旌节花(*Stachyurus szechuanensis*)、荚蒾(*Viburnum dilatatum*)和忍冬(*Lonicera japonica*)等。

高海拔样地位于1800 m地段,年均温为9.9 ℃,年均降水量为1476 mm,年均大雨和暴雨时数为410.0 h,4—5月风力达4级的平均时数为24.0 h。植被属于常绿与落叶阔叶混交林,常见乔木有瓦山锥(*C. ceratacantha*)、木荷(*S. superba*)、水青冈(*Fagus longipetiolata*)、中华槭(*Acer sinense*)、长尾槭(*A. caudatum*)、毛序花楸(*Sorbus keissleri*)等,常见灌木有杜鹃(*Rhododendron simsii*)、柃木(*Eurya japonica*)、山胡椒(*Lindera glauca*)、方竹(*Chimonobambusa quadrangularis*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)、悬钩子(*Rubus corchorifolius*)等。

1.2 取样及测量方法

2019年4月在高、低海拔地段分别选择阳光充足、地势平缓开阔处作为取样地。珙桐种群处于盛花期且苞片的颜色由绿转至洁白时开始取样。于2019年的4月22日采集1400 m样地的植株样品,1周之后的4月29日采集1800 m样地的植株样品。各样地分别选择8株具代表性的、生长正常、无明显病虫害的Ⅴ级(胸径大于22.5 cm)成熟珙桐植株(参考苏瑞军等,2005)作为样树。低海拔(1400 m)样树的平均株高、平均胸径和平均树龄(参考吴庆贵等,2013)分别为13.6 m、31.1 cm和22.5 a;高海拔(1800 m)样树的平均株高、平均胸径和平均树龄分别为12.9 m、48.3 cm和29.2 a。取样时从每株植株下层树冠的阳面随机选取3枝完整的一年生小枝的苞片及其支撑器官花序轴用作研究。为避免苞片失水变形,取样时用冰盒保鲜,带回实验室后储存于4 ℃冰箱待测。

采用Canon Scan LiDE210对采集到的珙桐一年生小枝大、小苞片和花序轴进行扫描成图,并用Image J软件对图中大、小苞片的长、宽和面积以及花序轴的长度进行测量,随后将各一年生小枝样品按大苞片、小苞片和花序轴分装于信封袋中在恒温干燥箱中用70 ℃烘干至恒重,最后用精度为0.00001的电子天平称重。

1.3 数据分析

分析前先对每个小枝的性状特征(其中单花苞片为单花的大苞片与小苞片之和,花序轴为单花的支撑结构)求算术平均值,之后进行对数(以10为底)转换用于海拔间性状特征的比较。高、低海拔苞片及花序轴的性状数据的差异采用软件SPSS 22.0(SPSS Inc.,Chicago,IL,USA)进行分析,采用独立样本t检验(independent-samples t test)检验两个海拔珙桐的苞片及花序轴的形态特征和生物量的显著性。其次,高、低海拔苞片与花序轴功能性状间关系的差异采用软件SMATR Version 2.0(Falster *et al.*,2006)进行分析。分析时选取标准化主轴估计(standardized major axis estimation,SMA)的方法(Warton *et al.*,2006)进行线性回归分析。将$Y=bX^a$线性转化为$\log Y=\log b+a\log X$,Y和X为两个功能特

表 1 高、低海拔珙桐种群苞片的形态特征差异(平均值±标准误差)

Table 1 Difference of morphological characteristics of bract in dove tree population at high and low altitudes (mean±SE)

海拔 Altitude (m)	大苞片长 Large bract length (cm)	大苞片宽 Large bract width (cm)	大苞片面积 Large bract area (cm^2)	小苞片长 Small bract length (cm)	小苞片宽 Small bract width (cm)	小苞片面积 Small bract area (cm^2)	单花苞片总面积 Total area of single flower bract (cm^2)
1400	14.26±0.36	8.26±0.28	88.63±5.10	9.76±0.27	5.81±0.16	42.84±2.19	131.46±6.82
1800	12.86±0.42	7.42±0.24	71.89±4.19	8.29±0.34	4.76±0.18	31.03±2.21	102.92±5.98
P	0.016*	0.029*	0.015*	0.001**	<0.001***	<0.001***	0.003**

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$。

征参数,a 为相关性的斜率($|a|=1$ 时表示等速生长关系,$|a|$ 显著偏离 1 时表示异速生长关系),b 为性状关系的截距;其中,采用 Pitman(1939)方法计算异速生长回归斜率的置信区间,采用 Warton 等(2002)的方法来检验回归斜率的同质性和计算高、低海拔苞片与花序轴功能性状间的共同斜率及截距差异。实验结果用 Microsoft Excel 2010 软件绘图。所有检验的显著性水平为 $\alpha=0.05$。

2 结果与分析

2.1 高、低海拔珙桐种群苞片的形态特征

珙桐花的大、小苞片的长、宽和面积以及单花苞片总面积在高、低海拔存在显著差异。低海拔珙桐种群的苞片(大、小苞片)长、宽和面积以及单花苞片总面积均显著大于高海拔种群($P<0.05$)(表 1)。

2.2 高、低海拔珙桐种群苞片生物量与差异

珙桐花的大、小苞片的干重以及单花苞片总干重在高、低海拔存在显著差异。低海拔珙桐种群的大、小苞片的干重和单花苞片总干重均显著大于高海拔种群($P=0.007$;$P=0.010$ 和 $P=0.004$)(图 1)。

2.3 高、低海拔珙桐种群花序轴性状差异及关系

由图2A知,尽管高海拔珙桐种群的花序总轴长和花序轴干重在平均值上略高于低海拔,但统计检验不显著($P=0.446$;$P=0.791$)。此外,由图 2B 知,高、低海拔的花序轴干重与长间均呈显著正相关($P<0.001$),但两者无共同斜率:低海拔的生长斜率为 1.256 [95% CI =0.959~1.644]与 1 无显著差异($P=0.094$),即花序轴干重与长为等速生长关系,而高海拔的生长斜率为 1.709 [95% CI = 1.336~2.186]与 1 具显著差异($P<0.001$),即高海拔种群花序轴干重增加速度大于花序轴长,即花序轴干重与长为大于 1 的异速生长关系。

2.4 高、低海拔珙桐种群苞片功能性状间关系

2.4.1 高、低海拔珙桐种群大、小苞片的长与宽间的关系 珙桐大、小苞片的长与宽之间均存在显著正相关,二者在高、低海拔间的共同斜率分别为

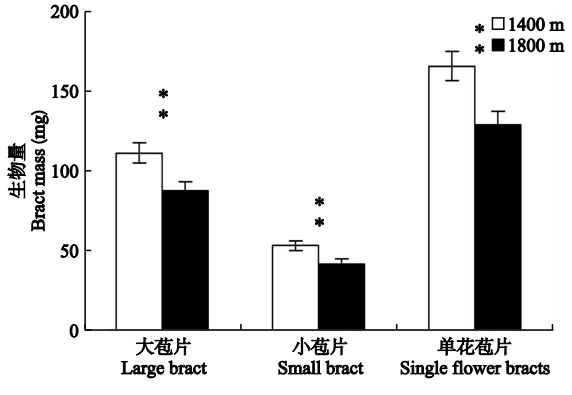


图 1 高、低海拔珙桐种群苞片生物量差异

Fig.1 Bract mass difference in dove tree population at high and low altitudes

** $P<0.01$。

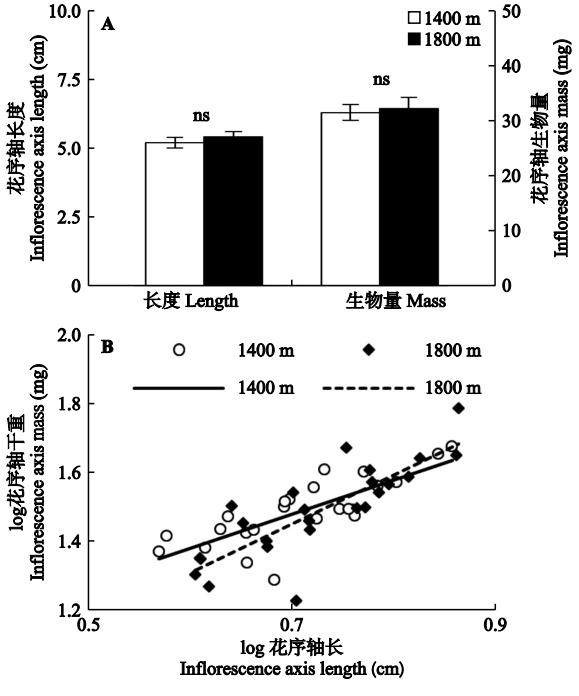


图 2 高、低海拔珙桐种群花序轴性状差异及关系

Fig.2 Differences and relationships among inflorescence axis traits in dove tree population at high and low altitudes

Note: ns : not significant.

表 2 高、低海拔珙桐种群苞片功能性状间标准化主轴的共同斜率、95%置信区间关系以及 SMA 回归参数

Table 2 Common slopes, 95% confidence intervals and SMA regression parameters for the relationships among the functional traits of bracts in dove tree population at high and low altitudes

y-x	共同斜率 Common slopes			SMA 回归参数 SMA regression parameters					
	Slope_c	CIs	$P_{(Slop)}$	Altitude (m)	R^2	$P_{(r)}$	Slope	*y*-intercept	$P_{(y\text{-intercept})}$
大苞片长-大苞片宽	0.889	0.709~1.114	0.302^{ns}	1400	0.395	0.001**	0.811	0.411	0.750^{ns}
Large bract length-Large bract width				1800	0.506	<0.001***	0.958	0.276	
小苞片长-小苞片宽	1.100	0.863~1.402	0.437^{ns}	1400	0.378	0.001**	1.021	0.209	0.352^{ns}
Small bract length-Small bract width				1800	0.358	0.002**	1.187	0.113	
大苞片面积-小苞片面积	0.910	0.732~1.131	0.388^{ns}	1400	0.534	<0.001***	0.921	0.444	0.204^{ns}
Large bract area-Small bract area				1800	0.425	0.001**	0.895	0.524	
大苞片干重-小苞片干重	0.821	0.674~1.000	0.051^{ns}	1400	0.623	<0.001***	0.773	0.714	0.543^{ns}
Large bract mass-Small bract mass				1800	0.539	<0.001***	0.883	0.515	
单花苞片总面积-花序轴长	1.433	1.112~1.849	0.006**	1400	0.397	0.001**	1.336	1.158	<0.001***
Total area of single flower bracts-Inflorescence axis length				1800	0.182	0.038*	1.575	0.851	
单花苞片总干重-花序轴长	1.622	1.265~2.081	<0.001***	1400	0.337	0.003**	1.515	1.129	<0.001***
Total mass of single flower bracts-Inflorescence axis length				1800	0.323	0.004**	1.740	0.825	
单花苞片总面积-花序轴干重	0.986	0.780~1.247	0.903^{ns}	1400	0.367	0.002**	1.064	0.523	<0.001***
Total area of single flower bracts-Inflorescence axis mass				1800	0.445	<0.001***	0.922	0.625	
单花苞片总干重-花序轴干重	1.123	0.934~1.347	0.211^{ns}	1400	0.700	<0.001***	1.207	0.409	<0.001***
Total mass of single flower bracts-Inflorescence axis mass				1800	0.591	<0.001***	1.018	0.575	

注:表中 Slope_c 表示共同斜率, CIs 表示 95%的置信区间, $P_{(Slop)}$ 表示共同斜率显著性检验水平, R^2 表示相关系数, $P_{(r)}$ 表示性状间关系显著性检验水平, Slope 表示性状间异速生长斜率, y-intercept 表示 *y* 轴截距, $P_{(y\text{-intercept})}$ 表示 *y* 轴截距显著性检验水平。* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$, ^{ns} 无显著差异。

Note: In the table, Slope_c represents the common slope, CIs represents the 95% confidence intervals, $P_{(Slop)}$ represents the level of significance testing for common slope, R^2 represents the correlation coefficients, $P_{(r)}$ represents the level of significance testing for relationship between traits, Slope represents the allometric growth slope between traits, y-intercept represents the intercept of y axial, $P_{(y\text{-intercept})}$ represents the level of significance testing for y-intercept. * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$, ^{ns} not significant.

0.889 [95% CI=0.709~1.114]和 1.100 [95% CI=0.863~1.402],均与 1 无显著差异($P=0.302$;$P=0.437$),表明大、小苞片的长与宽在不同海拔都表现出等速生长关系(表 2,图 3)。此外,大、小苞片的长与宽关系在高、低海拔间的 *Y* 轴截距均不显著($P=0.750$;$P=0.352$)(表 2)。

2.4.2 高、低海拔珙桐种群大、小苞片的面积间及干重间的关系 珙桐大、小苞片的面积间和干重间关系均存在显著的正相关,二者在高、低海拔间的共同斜率分别为 0.910 [95% CI=0.732~1.131]和 0.821 [95% CI=0.674~1.000],均与 1 无显著差异($P=0.388$;$P=0051$),表明大、小苞片的面积及干重在不同海拔都表现出等速生长关系(表 2;图 4)。此外,大、小苞片的面积间及其干重间关系在高、低海拔间的 *Y* 轴截距均不显著($P=0.204$;$P=0.543$)(表 2)。

2.5 高、低海拔珙桐种群单花苞片与花序轴的关系

2.5.1 高、低海拔珙桐种群单花苞片与花序轴长的关系 珙桐单花苞片总面积、总干重分别与花序轴

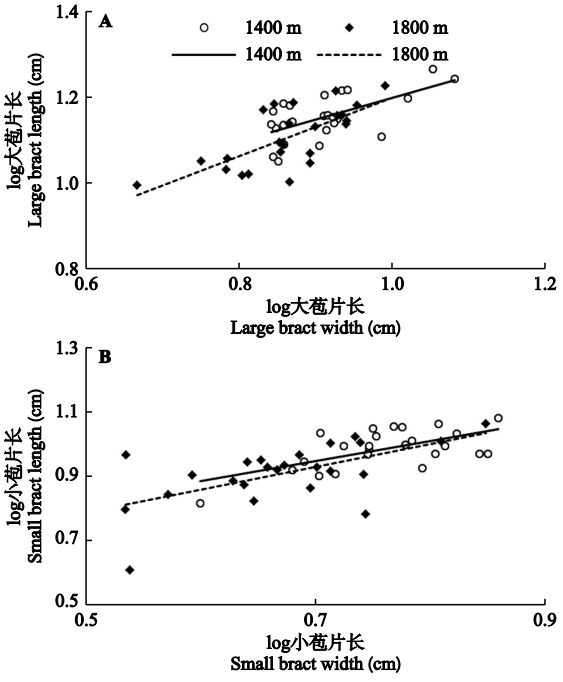


图 3 高、低海拔珙桐种群大、小苞片的长与宽间的关系

Fig.3 Relationship between length and width of lager and small bracts in dove tree population at high and low altitudes

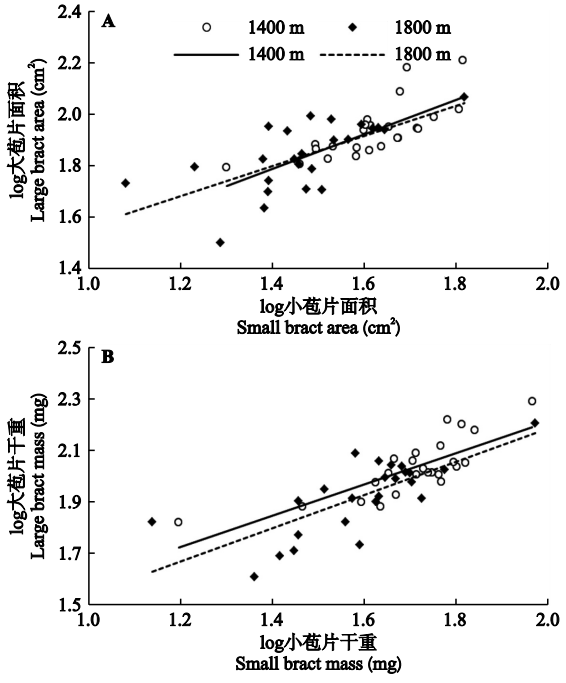


图 4　高、低海拔珙桐种群大、小苞片的面积间及干重间的关系

Fig. 4　Relationship between area and mass of lager and small bracts in dove tree population at high and low altitudes

长均存在显著的正相关,二者在高、低海拔间的共同斜率分别为 1.443[95% CI = 1.112 ~ 1.849]和 1.622[95% CI = 1.265 ~ 2.081],均与 1 具显著差异(P = 0.006;P<0.001),表明单花苞片总面积及其总干重分别与花序轴长在不同海拔都存在异速生长关系(表 2,图 5)。此外,单花苞片总面积及其总干重分别与花序轴长的关系在高、低海拔间的 Y 轴截距均具显著差异(P<0.001;P<0.001),表明在花序轴长为一定值时,低海拔种群具更多的单花苞片总面积和总干重;反之,在单花苞片总面积和总干重为一定值时,高海拔具更长的花序轴(表 2,图 5)。

2.5.2　高、低海拔珙桐种群单花苞片与花序轴干重的关系　珙桐单花苞片总面积、总干重分别与花序轴干重均存在显著的正相关,二者在高、低海拔间的共同斜率分别为 0.986[95% CI = 0.780 ~ 1.247]和 1.123[95% CI = 0.934 ~ 1.347],均与 1 无显著差异(P = 0.903;P = 0.211),表明单花苞片总面积及其总干重分别与花序轴干重在不同海拔都存在等速生长关系(表 2,图 6)。此外,单花苞片总面积及其总干重分别与花序轴长的关系在高、低海拔间的 Y 轴截距均具显著差异(P<0.001;P<0.001),表明在一定花序轴干重时,低海拔种群具有更大的单花苞片总

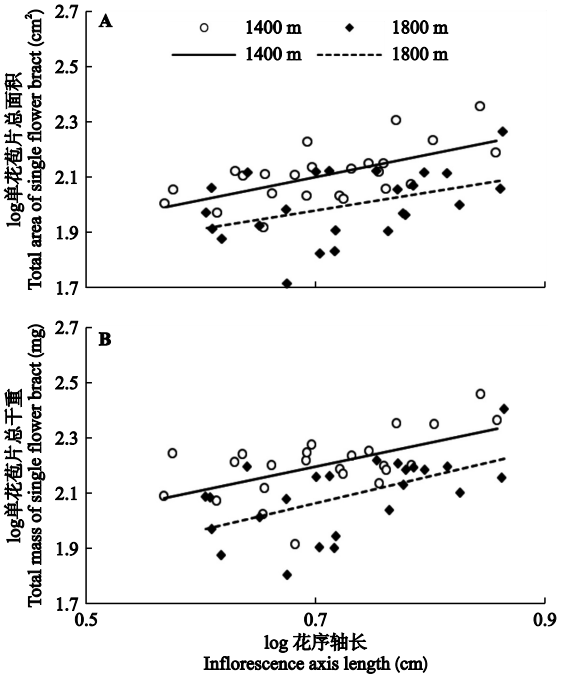


图 5　高、低海拔珙桐种群单花苞片总面积及其总干重与花序轴长的关系

Fig. 5　Relationship between total area and total mass of single flower bracts and inflorescence axis length in dove tree population at high and low altitudes

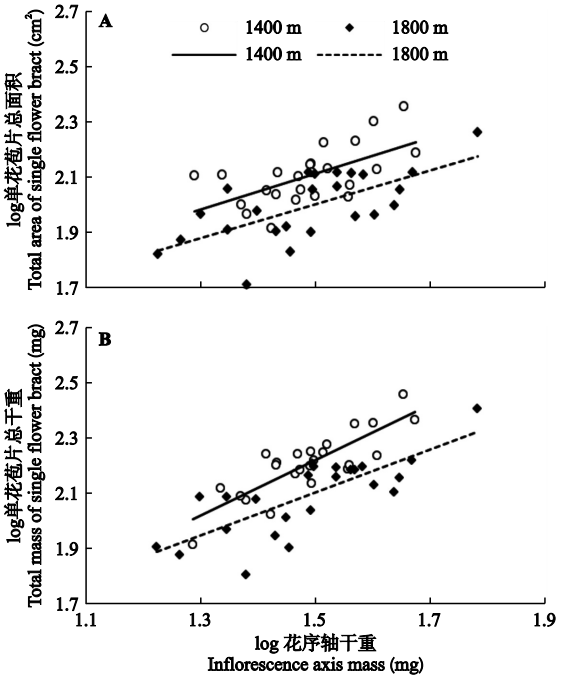


图 6　高、低海拔珙桐种群单花苞片总面积及其总干重与花序轴干重间的关系

Fig. 6　Relationship between total area and total mass of single flower bracts and inflorescence axis mass in dove tree population at different altitudes

面积和总干重;反之,在单花苞片总面积和总干重一定时,高海拔种群具有更多质量的花序轴(表2,图6)。

3 讨 论

特殊的苞片往往被认为是对各种驱动力(包括生物因素及非生物因素)的适应,以及某些植物成功繁殖的重要因素(Sun *et al.*,2008)。本研究发现,高、低海拔环境的差异性使珙桐苞片的面积和大小在种群间出现显著差异。低海拔珙桐种群的大、小苞片的长、宽、面积与质量,以及单花苞片面积与质量均比高海拔地区高,这种现象可能与不同环境下协同进化的选择差异有关。一般来说,由于协同进化,植物花的大小与传粉者的种类、多少、传粉频率以及所在环境的非生物因子有关。高海拔地区温度低,环境胁迫强,参与代谢的酶的活性小,植物的生长发育受到抑制(Nagano *et al.*,2014;王一峰等,2015;索默等,2016),而低海拔地区温暖湿润,适宜植物生长,传粉者(昆虫)的数量和种类更多,传粉者更偏好花型较大的个体(Blarer *et al.*,2002;Harder *et al.*,2009)。同时,低海拔地区风雨干扰较弱,传粉者的传粉活动受影响较小,传粉频率增大,从而促使虫媒传粉植物朝着更华丽、大型的花展示方向进化。如,低海拔的川西风毛菊(*Saussurea dzeurensis*)在花展示大小上投入更多(路宁娜等,2016)。另一方面,雨水和风是非生物因素,对花也起着选择性作用(王永健等,2010;Sun *et al.*,2011)。在本研究中,高海拔样地的年均降水量、4—5月风速达4级的平均时数及大雨与暴雨的年均时数之和分别为1476 mm、24.0 h和410.4 h,比低海拔地区分别高出51.1%、400.0%和194.8%,而年均气温(9.9 ℃)则比低海拔地区低26.3%(详见研究区域与样地概况)。高海拔地区降水量、大雨和暴雨日以及大风天气均高于低海拔地区,发育较小的苞片结构使受力面积减少,可减少风雨的阻力,不易掉落,从而更好地保护头状花序,减少降雨对花粉粒的冲刷(Sun *et al.*,2008,2011),这种选择也一定程度促进了高海拔的部分植物发育出更小的花保护结构(如苞片)。因此,高海拔地区的珙桐种群因环境气温低、外界气候干扰偏多,为减少降雨与大风天气的影响,在选择过程中可能逐渐向更小苞片方向进化,而低海拔地区的珙桐种群的生长环境更加适宜,可以发育出更大的苞片以此吸引传粉者,增大受粉几率,保障个体繁殖。

植物性状间的相关性是在对固着生长环境的适应变化中形成的,二者相互协调与协同进化(West *et al.*,1999;Yang *et al.*,2015)。本研究发现,在单花苞片总面积和总干重一定时,高海拔珙桐种群具有比低海拔种群更长、更大质量的花序轴,且高海拔珙桐种群的花序轴干重与长间存在>1的异速生长关系,而低海拔珙桐种群的花序轴干重与长间存在等速生长关系,表明高海拔珙桐种群更倾向于向花序轴投入更多资源。这种差异可能是花的支撑器官抵抗环境胁迫而形成的一种适应策略。珙桐花大,花序轴作为支撑器官要承担包括其节上的两个大苞片和其末端的头状花序等构件的重量,增加其资源投入可以满足支撑作用的需要(王永健等,2010;杨延霞等,2014)。低海拔地区风雨较弱,花序轴干重与长的等速生长也许就能足够抵抗外界干扰,而高海拔地区的植物遭受气候变化的干扰和破坏强度更大,植物需要分配更多的资源到支撑器官(张琳琳等,2013)。在本研究中,高海拔样地的气候环境比低海拔样地恶劣,尤其是大风和暴雨天气较多。我们认为,珙桐具有更长、更大质量的花序轴,可以增加其弹性,增大花器官对外界不良环境的抵抗力,故高海拔植株花序的干重与长间存在大于1的异速生长关系可以更好地应对风雨所带来的破坏。

此外,从其进化的适应意义来看,珙桐的大、小苞片作为明显的花瓣状器官,这种不对称性的存在既可保护头状花序免受降水和太阳辐射的影响(Aizen,2003;Sun *et al.*,2008),又可弥补吸引力的损失,增加其花序被传粉者发现的几率,从而尽可能地增加授粉机会(Vekemans *et al.*,2012)。本研究还发现,无论是在高海拔还是低海拔珙桐种群中,大、小苞片的功能性状间均表现出等速生长关系,维持二者形态与大小的相对稳定,从而保证苞片大小的不对称性。从遗传角度来说,植物各器官间的大小关系是由物种遗传性而决定存在的一种相对稳定特性(White,1981;Menges,1987),而这种相对稳定特性保证了植物在面对环境选择压力通过自然选择朝着最佳的生长关系进化(Weiner,2004;陆霞梅等,2007)。珙桐具保护头状花序而下垂的白色苞片是由基因 *DiDEF*、*DiAG*、*DiGLO1/2* 和 *DiTM6* 等所决定(Vekemans *et al.*,2012),而苞片呈非对称性存在的原因极可能与相关基因的调控作用有关。前人已经在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草

(*Antirrhinum majus*)中发现,花的不对称性受到 *CYCLOIDEA*(*CYC*)和 *RADIALIS*(*RAD*)等基因的控制,这是植物成熟花呈现出不对称性的根本原因(Costa *et al.*,2005)。此外,植物花对称性的变化不仅受基因调控作用,而且也是植株降低自交形成的一种进化策略。珙桐的两性花与雄花同株,由多数雄花与1个雌花或两性花成近球形的头状花序易产生自花传粉。前人研究表明,与单轴对称的花冠结构相比,左右不对称的花冠结构可以减少植物生殖器官间的相互干扰,利于传粉者进行传粉,从而降低自我授粉几率(蔡杰,2004)。因此,我们认为,高、低海拔珙桐种群大小苞片间均呈现等速生长有利于维持相对稳定的非对称性关系,这种关系既是基因调控的结果,也是该植物减少自交衰退、提高异花授粉概率的一种进化适应。

综上所述,我们的研究证实了珙桐种群苞片的功能性状及其性状间关系在不同海拔存在显著差异。低海拔珙桐种群苞片的大小、面积和重量显著大于高海拔种群,而高海拔珙桐种群更倾向于向花序轴投入更多资源。同时,苞片的功能性状间关系在高、低海拔上表现出等速生长,而与花序轴长间关系表现出异速生长。这种现象可能是珙桐在长期进化过程中抵抗环境干扰、保护繁育器官和提高授粉几率而形成的适应策略。

参考文献

蔡 杰. 2004. 马先蒿属不同对称性花冠的发生和分化(硕士学位论文). 昆明: 中国科学院昆明植物研究所. [Cai J. 2004. Floral ontogeny and divergence in *Pedicularis* L. with different symmetrical corollas (Master Thesis). Kunming: Kunming Institute of Botany, CAS.]

陈 亭, 王一峰. 2014. 青藏高原东缘大耳叶风毛菊繁殖特征对海拔的响应. 生态学杂志, **33**(12): 3216-3221. [Chen T, Wang YF. 2014. Response of reproductive characteristics of *Saussurea macrota* Franch. to elevation at eastern Qinhai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, **33**(12): 3216-3221.]

冯 缨, 吴玉虎, 沈观冕. 2009. 中国昆仑山地区棱子芹属植物苞片形态及其分类学意义. 植物研究, **29**(6): 674-680. [Feng Y, Wu YH, Shen GM. 2009. Bracts and bracteoles morphology of *Pleurospermum* Hoffm. in Kun-Lun mountains and its taxonomic significance. *Bulletin of Botanical Research*, **29**(6): 674-680.]

胡 静, 付志博, 桑情妮, 等. 2019. 辛夷、辛夷仁和辛夷外苞片中挥发性成分的比较. 中草药, **50**(7): 1555-1561. [Hu J, Fu ZB, Sang QN, *et al*. 2019. Comparative study of volatile components of *Magnoliae Flos*, *Magnoliae Flos kernels*, and *Magnoliae Flos* bracts. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, **50**(7): 1555-1561.]

陆霞梅, 周长芳, 安树青, 等. 2007. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力. 生态学杂志, **26**(9): 1438-1444. [Lu XM, Zhou CF, An SQ, *et al*. 2007. Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants. *Chinese Journal of Ecology*, **26**(9): 1438-1444.]

路宁娜, 曹素珍, 王一峰. 2016. 川西风毛菊(*Saussurea dzeurensis*)花展示的变异: 检验花及花序水平大小-数量的权衡. 生态学杂志, **35**(4): 843-848. [Lu NN, Cao SZ, Wang YF. 2016. Floral display of *Saussurea dzeurensis*: A test of the trade-off of size and number at flower and capitulum levels. *Chinese Journal of Ecology*, **35**(4): 843-848.]

穆立蔷, 刘立平, 安 磊, 等. 2008. 不同地理分布区的紫椴形态结构. 东北林业大学学报, **36**(1): 6-9. [Mu LQ, Liu LP, An L, *et al*. 2008. Morphological structure of *Tilia amurensis* in different geographical regions. *Journal of Northeast Forestry University*, **36**(1): 6-9.]

阮勇强, 张志翔, 刘忠华, 等. 2013. 早春低温开花植物花芽趋同进化特征研究. 西北植物学报, **33**(4): 729-734. [Ruan YQ, Zhang ZX, Liu ZH, *et al*. 2013. Convergent evolution of inflorescences in plants that develop at low temperatures in early spring. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, **33**(4): 729-734.]

苏瑞军, 苏智先. 2005. 珙桐种子散布、萌发及其种群龄级分配的关系研究. 林业科学, **41**(3): 192-195. [Su RJ, Su ZX. 2005. Study on relations of seed dispersal, germination and age-class distribution of population in *Davidia involucrata*. *Scientia Silvae Sinicae*, **41**(3): 192-195.]

索 默, 毕玉芬, 王鸿泽, 等. 2016. 云南野生莲瓣兰形态分异与海拔的关系. 生态学报, **36**(19): 6170-6177. [So M, Bi YF, Wang HZ, *et al*. 2016. Relationship between morphology and elevation in native *Cymbidium tortisepalum* in Yunnan province, China. *Acta Ecologica Sinica*, **36**(19): 6170-6177.]

陶金川, 宗世贤, 杨志斌. 1986. 珙桐的地理分布与引种. 浙江林学院学报, **3**(1): 31-39. [Tao JC, Zong SX, Yang ZB. 1986. The geographical distribution and introdution of *Davidia involucrata*. *Journal of Zhejiang forestry College*, **3**(1): 31-39.]

王一峰, 靳 洁, 侯宏红, 等. 2015. 川西风毛菊花期资源分配随海拔的变化. 植物生态学报, **39**(9): 901-908. [Wang YF, Jin J, Hou HH, *et al*. 2015. Changes in flowering resource allocation of Saussurea dzeurensis with elevations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **39**(9): 901-908.]

王永健, 方 兴, 钟章成. 2010. 不同生境对蝴蝶花花部与果实特征的影响. 生态学报, **30**(17): 4628-4635. [Wang YJ, Fang X, Zhong ZC. 2010. Effect of different habitats on floral, fruit and seed traits of *Iris japonica* Thunb. *Acta Ecologica Sinica*, **30**(17): 4628-4635.]

吴庆贵, 贺 静, 曾 艳, 等. 2013. 北川不同海拔珙桐种群年龄结构研究. 四川林业科技, **34**(5): 28-31. [Wu QG, He J, Zeng Y, *et al*. 2013. A study of age structure of *Davidia involucrata* population at different altitudinal gradients in Beichuan. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, **34**(5): 28-31.]

杨延霞, 王碧霞, 黄尤优, 等. 2014. 青杨雌雄植株小枝各结构间的相关关系. 西华师范大学学报: 自然科学版, **35**(1): 15-20. [Yang YX, Wang BX, Huang YY, *et al*.

2014. The relationships of internal structure of twig in female and male *Populus cathayana*. *Journal of China West Normal University*: *Natural Sciences*, **35**(1): 15-20.]

张 茜, 赵成章, 董小刚, 等. 2015. 高寒退化草地不同海拔狼毒种群花大小与叶大小、叶数量的关系. 生态学杂志, **34**(1): 40-46. [Zhang Q, Zhao CZ, Dong XG, *et al*. 2015. Relationship between flower size and leaf size, number of *Stellera chamaejasme* population of degraded alpine grassland along an altitude gradient. *Chinese Journal of Ecology*, **34**(1): 40-46.]

张琳琳, 赵晓英, 原 慧. 2013. 风对植物的作用及植物适应对策研究进展. 地球科学进展, **28**(12): 1349-1353. [Zhang LL, Zhao XY, Yuan H. 2013. Advances in the effects of wind on plants. *Advances in Earth Science*, **28**(12): 1349-1353.]

Aizen MA. 2003. Down-facing flowers, hummingbirds and rain. *Taxon*, **52**: 675-680.

Ball T, Gardner JS, Brotherson JD. 1996. Identifying phytoliths produced by the inflorescence bracts of three species of wheat (*Triticum monococcum* L., *T. dicoccon* Schrank., and *T. aestivum* L.) using computer-assisted image and statistical analyses. *Journal of Archaeological Science*, **23**: 619-632.

Balthazar MV, EndressPK. 1999. Floral bract function, flowering process and breeding systems of *Sarcandra* and *Chloranthus* (Chloranthaceae). *Plant Systematics & Evolution*, **218**: 161-178.

Baonza J, Malo JE. 1997. Floral size variability of *Cytisus scoparius* along and altitudinal gradient. *Lagascalia*, **19**: 845-850.

Blarer A, Keasar T, Shmida A. 2002. Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. *Ethology*, **108**: 341-351.

Costa MMR, Fox S, Hanna AI, *et al*. 2005. Evolution of regulatory interactions controlling floral asymmetry. *Development*, **132**: 5093-5101.

Fabbro T, Körner C. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, **199**: 70-81.

Falster DS, Warton DI, Wright IJ. 2006. User's guide to SMATR: Standardised major axis tests & routines version 2.0 [EB/OL]. [2019-08-23]. http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/.

Feng CM, Xiang QY, Franks RG. 2011. Phylogeny-based developmental analyses illuminate evolution of inflorescence architectures in dogwoods (*Cornus* s. l., Cornaceae). *New Phytologist*, **191**: 850-869.

Harder LD, Johnson SD. 2009. Darwin's beautiful contrivances: Evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, **183**: 530-545.

Hori Y, Tsuge H. 1993. Photosynthesis of bract and its contribution to seed maturity in *Carpinus laxiflora*. *Ecological Research*, **8**: 81-83.

Karim MR, Hirota A, Kwiatkowska D, *et al*. 2009. A role for *Arabidopsis PUCHI* in floral meristem identity and bract suppression. *Plant Cell*, **21**: 1360-1372.

Li YX, Su ZX, Chen F. 2002. Rapid extraction of genomic DNA from leaves and bracts of dove tree (*Davidia involucrata*). *Plant Molecular Biology Reporter*, **20**: 185-185.

Liu QS, Vetukuri RR, Xu WJ, *et al*. 2019. Transcriptomic responses of dove tree (*Davidia involucrata* Baill.) to heat stress at the seedling stage. *Forests*, **10**: 656.

Menges ES. 1987. Biomass allocation and geometry of the clonal forest herb *Laportea canadensis*: Adaptive responses to the environment or allometric constraints? *American Journal of Botany*, **74**: 551-563.

Nagano Y, Abe K, Kitazawa T, *et al*. 2014. Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecology and Evolution*, **4**: 3395-3407.

Pitman EJG. 1939. A note on normal correlation. *Biometrika*, **31**: 9-12.

Saifuddin M, Hossain ABMS, Normaniza O, *et al*. 2009. The effects of naphthaleneacetic acid and gibberellic acid in prolonging bract longevity and delaying discoloration of *Bougainvillea spectabilis*. *Biotechnology*, **8**: 343-350.

Song B, Zhang ZQ, Stöcklin J, *et al*. 2013. Multifunctional bracts enhance plant fitness during flowering and seed development in *Rheum nobile* (Polygonaceae), a giant herb endemic to the high Himalayas. *Oecologia*, **172**: 359-370.

Sun JF, Gong YB, Renner SS, *et al*. 2008. Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nyssaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *The American naturalist*, **171**: 119-124.

Sun JF, Huang SQ. 2011, White bracts of the dove tree (*Davidia involucrata*): Umbrella and pollinator lure? *Arnoldia*, **68**: 2-10.

Takhtajan AL. 1991. Evolutionary Trends in Flowering Plants. New York: Columbia University Press.

Vekemans D, Viaene T, Caris P, *et al*. 2012. Transference of function shapes organ identity in the dove tree inflorescence. *New Phytologist*, **193**: 216-228.

Warton DI, Weber NC. 2002. Common slope tests for bivariate errors in variables models. *Biometrical Journal*, **44**: 161-174.

Warton, DI, Wright IJ, Falster DS, *et al*. 2006. Bivariate line-fitting methodsfor allometry. *Biological Reviews*, **81**: 259-291.

Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**: 207-215.

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, **400**: 664-667.

White J. 1981. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology*, **89**: 475-500.

Yang YX, He XH, Xu X, *et al*. 2015. Scaling relationships among twig components are affected by sex in the dioecious tree *Populus cathayana*. *Trees*, **29**: 737-746.

Zhao YH, Zachary LR, Wang GY, *et al*. 2013. Developmental genetics of the perianthless flowers and bracts of a paleoherb species, *Saururus chinensis*. *PLoS ONE*, **8**: e53019.

作者简介 刘婷婷,女,1993年生,硕士研究生,主要从事植物生态学研究。E-mail: 490332989@qq.com

责任编辑 张 敏