

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0686

刘丹, 祝洪波, 石靖宇, 马菡泽, 陈亚丽, 黄代红. 同域分布的两种荒漠春季十字花科草本植物的花部特征与花气味差异性比较. 草业科学, 2023, 40(5): 1315-1325.

LIU D, ZHU H B, SHI J Y, MA H Z, CHEN Y L, HUANG D H. Comparison of the floral trait and scent from two sympatric desert spring flowering Brassicaceae herbs. Pratacultural Science, 2023, 40(5): 1315-1325.

同域分布的两种荒漠春季十字花科草本植物的 花部特征与花气味差异性比较

刘 丹¹, 祝洪波¹, 石靖宇¹, 马菡泽¹, 陈亚丽², 黄代红¹

(1. 新疆农业大学生命科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830052; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘要: 卡拉麦里山自然保护区是我国著名的荒漠有蹄类野生动物自然保护区, 春季开花植物是该保护区荒漠植被的重要组成部分, 也是食草野生动物赖以生存的优良牧草。西伯利亚离子芥 (*Chorispora sibirica*) 和扭果花旗杆 (*Dontostemon elegans*) 是广泛同域分布在该区域砾质荒漠上的两种十字花科春季开花草本植物。为了比较这两种草本植物的花部特征与花气味的差异性, 对两物种的花部性状进行野外观测和测量, 同时收集并分析其花气味挥发物的组成。结果表明: 1) 两种草本植物的花均具有典型的虫媒花特征, 如较大的花冠直径、鲜艳的颜色和芳香的气味, 并且两物种的主要花部性状存在着显著的差异, 尤其表现在花冠的颜色、直径、花瓣宽以及雌雄蕊长上。2) 两种草本植物的花气味中共分离出 41 种挥发物, 主要以萜类化合物为主, 其中西伯利亚离子芥花气味的主要成分为顺- β -罗勒烯, 而扭果花旗杆的花气味中 α -蒎烯和苯乙醛的含量最高。主成分分析表明两物种花气味的化学组成表现出明显的种间差异性。同域分布中的两种荒漠草本植物具有相似的花部特征和花气味, 可吸引共享传粉者, 促进两物种进行异交, 从而增加开花植物的后代适合度; 推测共享传粉者可以利用两草本植物之间的这种差异性来区分出各物种, 进而分别为其传粉, 从而可以保障两草本植物的种间生殖隔离, 维持了该区域内的物种多样性, 也对该区域野生动物的保育具有重要意义。

关键词: 卡拉麦里山自然保护区; 同域分布; 砾质荒漠; 西伯利亚离子芥; 扭果花旗杆; 花部特征; 花气味

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2023)05-1315-11

Comparison of the floral trait and scent from two sympatric desert spring flowering Brassicaceae herbs

LIU Dan¹, ZHU Hongbo¹, SHI Jingyu¹, MA Hanze¹, CHEN Yali², HUANG Daihong¹

(1. College of Life Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, Xinjiang, China;

2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China)

Abstract: Mt. Kalamaili Nature Reserve is a famous nature reserve of desert ungulates in China. Desert spring flowering plants are an important part of the desert vegetation in this reserve and an excellent source of forage for herbivorous wild animals. *Chorispora sibirica* and *Dontostemon elegans* are the two kinds of Brassicaceae desert spring-flowering herbs that are widely sympatrically distributed on the gravelly desert in this region. To compare the differences in the floral characteristics and scent between the two desert herbs, we observed and measured the floral characteristics of the two species in the field and collected and analyzed the composition of their volatile floral scent. The results showed that: 1) both desert

收稿日期: 2022-09-01 接受日期: 2022-11-03

基金项目: 国家自然科学基金 (31760139); 新疆维吾尔自治区自然科学基金面上项目 (2022D01A195); 贵州省林业局科技项目 (黔林科合 [2020]09)

第一作者: 刘丹 (1998-), 女, 山西大同人, 在读硕士生, 研究方向为植物繁殖生态学。E-mail: 18335200929@163.com

通信作者: 黄代红 (1986-), 男, 甘肃甘谷人, 副教授, 博士, 研究方向为植物繁殖生态学。E-mail: huangdaihong1986@163.com

herbs showed typical entomophilous flower traits, such as a larger corolla diameter, bright colors, and a strong floral fragrance. The two herbs exhibited significant differences in the main floral characteristics, especially in their corolla color and diameter, petal width, and stamen length. 2) A total of 41 volatiles were isolated and identified from the floral scents of the two desert herbs, mainly terpenoids. Among them, (Z)- β -Ocimene was the main component of the floral scent of *C. sibirica*, while the highest amounts of α -pinene and phenylacetaldehyde were detected in the floral scent of *D. elegans*. The principal component analysis indicated that there is obvious interspecific variation in the chemical composition of the floral scents among the two desert herbs. The two sympatric desert herbs can attract their pollinators through obvious floral characteristics and scents in spring, to promote their own outcrossing, which may increase the offspring's fitness. Shared pollinators may use this difference between the two species to distinguish between them and then separately pollinate each species to ensure the interspecific reproductive isolation between the two species, maintaining the species diversity in this region; this would be significant for the conservation of wild animals in this region.

Keywords: Mt. Kalamaili Nature Reserve; sympatric distribution; gravelly desert; *Chorispora sibirica*; *Dontostemon elegans*; floral traits; floral scent

Corresponding author: HUANG Daihong E-mail: huangdaihong1986@163.com

传粉是被子植物有性生殖过程中的关键阶段之一。由于植物具有固着生长的习性,开花植物必须依赖一定的媒介才能进行花粉传递从而完成有性生殖^[1]。地球上将近 90% 的开花植物均依靠动物(绝大多数为昆虫)传粉来完成繁殖^[2]。开花植物通常利用其花部形态,包括花色、花蜜和花香等吸引传粉者为其进行传粉^[3]。花气味是开花植物与传粉昆虫相互作用的一种媒介,由植物花及腺体释放的具有香气、呈挥发性的有机化合物,可以吸引并介导传粉昆虫进行访花^[4-5]。由于每种植物都生活在特定群落之中,其繁殖还受到其他植物的影响^[6]。亲缘关系较近的开花植物会表现出相似的花性状,可能共享传粉者,在传粉生态位上产生重叠^[7]。为避免物种间对传粉者资源的竞争而导致两物种无法长期共存,其也会进化出不同的传粉综合征以区分不同传粉者,从而减少传粉的生态位重叠^[8-11]。而区分不同传粉者的依据并不需要全部的传粉综合征不同,其中细微的花性状改变也会使得传粉者发生变化^[7]。

卡拉麦里山有蹄类自然保护区,是新疆乃至全国著名的荒漠有蹄类野生动物自然保护区^[12-13]。该保护区野生动物种类繁多,重点保护动物有蒙古野驴(*Equus hemionus*)、鹅喉羚(*Gazella subguttarosa*)等草食物种^[12-14]。春季开花植物是该区域上荒漠植被的主要组成部分,以十字花科、菊科和豆科植物为主^[15]。同时,春季开花植物也可为野生草食保护动

物提供必不可少的饲草^[16]。因此,该区域内荒漠春季开花植物的成功繁殖可为野生草食动物提供重要的物质基础。然而,该区域上的荒漠植物在干旱、少雨、强光辐射、风沙大等极端的荒漠环境下长期生长繁殖,其有性生殖也形成了一系列适应机制和策略^[17-18]。例如分布于天山南麓的砾石戈壁裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*),具有适应荒漠极端环境的雌雄异位花部特征,同时具有风媒和虫媒两种传粉模式,繁育系统是异交为主、部分自交亲和的兼性异交类型,裸果木通过采取以上花部机制和繁育机制来平衡由于异花传粉者不足所造成的传粉限制,从而保障繁殖^[19]。目前关于该区域荒漠开花植物的有性繁殖策略,尤其是花性状和花气味的方面的研究大多集中于单个物种^[20-21],而对该环境下同域分布的亲缘关系较近植物的花性状和花气味差异的研究不仅可以揭示同域分布物种间花部特征和花气味的差异,而且对进一步阐明花部特征和花气味与传粉者间的关系具有重要科学意义。

西伯利亚离子芥(*Chorispora sibirica*)和扭果花旗杆(*Dontostemon elegans*)是广泛同域分布于该区域砾质荒漠上的两种春季开花的十字花科草本植物。本研究以这两种植物为研究材料,通过野外测量两物种的花部性状来比较其差异性;同时利用固相微萃取法分别收集两物种的花气味挥发物,运用 GC-MS 技术分析挥发物的化学组成,使用主成分分析法比较两物种花气味之间化学组成的差异性,来

探讨导致两草本植物花部特征和花气味产生种间差异性的生态学意义, 为揭示该保护区乃至北疆荒漠植物的有性繁殖策略提供理论资料。

1 材料与方法

1.1 研究区域及材料

选择新疆准噶尔盆地内古尔班通古特沙漠东缘的卡拉麦里山保护区砾质荒漠(地处 45°12'29.66" N, 89°24'55.85" E, 海拔 1099 m)为研究区域(图 1)。该地图数据来源于国家科技基础条件平台“国家地

球系统科学数据中心”(http://www.geodata.cn)。研究材料为广泛同域分布在该荒漠上的两种春季开花的十字花科草本植物(图 2 A、B), 其中西伯利亚离子芥为一年生草本, 而扭果花旗杆为多年生草本, 均为总状花序。经多年的野外调查发现, 两物种均为 5 月初开花, 花期一般为 35~45 d, 两种开花植物的花色鲜艳, 花香浓郁, 能够吸引一些相同的传粉昆虫进行传粉, 两物种之间共享传粉者(图 2 C-F)。

1.2 花部特征的测量

为比较同一荒漠中两种十字花科草本植物的花

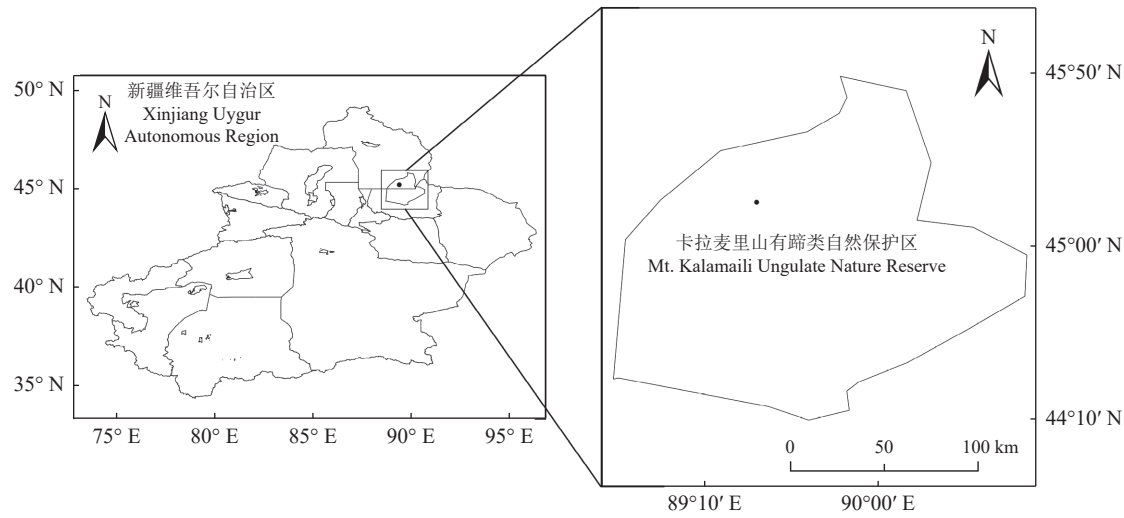


图 1 卡拉麦里山有蹄类自然保护区
Figure 1 Location map of Mt. Kalamaili Ungulate Nature Reserve

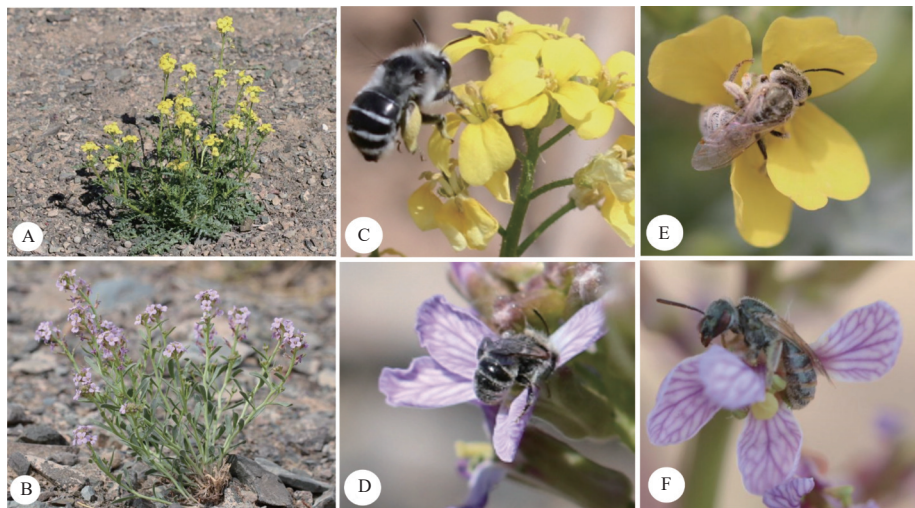


图 2 两种荒漠草本植物的植株与其上的共享传粉者

Figure 2 Plants of two herbs and their shared pollinators

A, 西伯利亚离子植株; B, 扭果花旗杆的植株; C 和 D, 白颊无垫蜂; E 和 F, 拟孔蜂。
A, Plants of *Chorispora sibirica*; B, Plants of *Dontostemon elegans*; C and D, *Amegilla albigena*; E and F, *Hoplitis* sp.

部特征的差异,在研究区域内分别选取 15 株发育良好的两种植物的植株进行标记,在盛花期每个标记植株上分别随机选取一朵完全开放的花,先使用体视显微镜(SMZ25,尼康株式会社,日本)对其进行拍照,然后利用电子游标卡尺(SY168-150,深圳市源恒通科技有限公司,中国)(精确到 0.01 cm)对其进行测量,主要包括萼片长、宽,花瓣长、宽,花冠直径、深度,长、短雄蕊的花药长和宽,雌蕊的花柱长、子房长和宽。其中,花冠直径为花冠两端间的距离,花冠深度为花冠基部至花瓣顶端的距离^[22-23]。

1.3 花气味的组成分析

1.3.1 花气味收集

采用固相微萃取法^[24]对两种草本植物的花气味挥发物进行收集吸附。主要操作流程如下:首先挑选并称取每种植物的完全开放的花朵 0.5 g (约 25 朵),将其放置于 20 mL 的密闭顶空瓶中,然后将挥发物收集吸附采样器(PDMS-DVB-CAR)插入其中,萃取头伸入瓶中距离瓶中花朵上方约 0.5 cm 处,最后在 30 ℃ 下静置吸附 40 min。吸附完毕后将萃取头取出,直接插入 GC-MS 进样口进行热解吸(40 ℃)^[25]。

1.3.2 花气味化学分析

采用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS; GC, HP-7890; MS, HP-5977; 安捷伦科技,美国)进行气味挥

发物的分析及鉴定^[26]。

1) GC条件:色谱柱采用 HP-5 苯甲基硅氧烷(30 m×320 μm×0.25 μm);不分流进样,进样量为 1 μL,流量为 2.5 mL·min⁻¹;柱箱程序升温设置:初始温度为 40 ℃,保持 5 min,之后以 3 ℃·min⁻¹ 上升到 160 ℃,直接以 10 ℃·min⁻¹ 上升到 200 ℃,保持 5 min。

2) MS 条件:离子轰击源设为扫描功能,扫描范围为 35~400 amu,电离方式 EI;电子能量 70 eV;前进样口温度 220 ℃,载气为高纯氦气。离子源温度 230 ℃,MS 四极杆 150 ℃。

3) 气味化合物的鉴定:由 GC-MS 分析得到质谱数据,利用仪器自带的标准谱库(NIST08)检索目标化合物。运用离子流峰面积归一化法计算出气味中各挥发物组分的相对百分含量。

1.4 数据统计分析

试验流程如图 3 所示。所有数据均表示为平均值±标准差。采用两独立样本 *t* 检验对两种十字花科草本植物的花部特征差异性和花气味化合物类别差异性进行分析,采用 factoextra 包的 fviz_pca_ind 函数,对两种花气味化学成分进行主成分分析,并利用非参数检验 Kruskal-Wallis test 对两者主成分进行差异显著性检验。数据均在 R4.1.2 中分析,图片均采用 Origin 2021b 和 Photoshop CS6 软件制作完成。

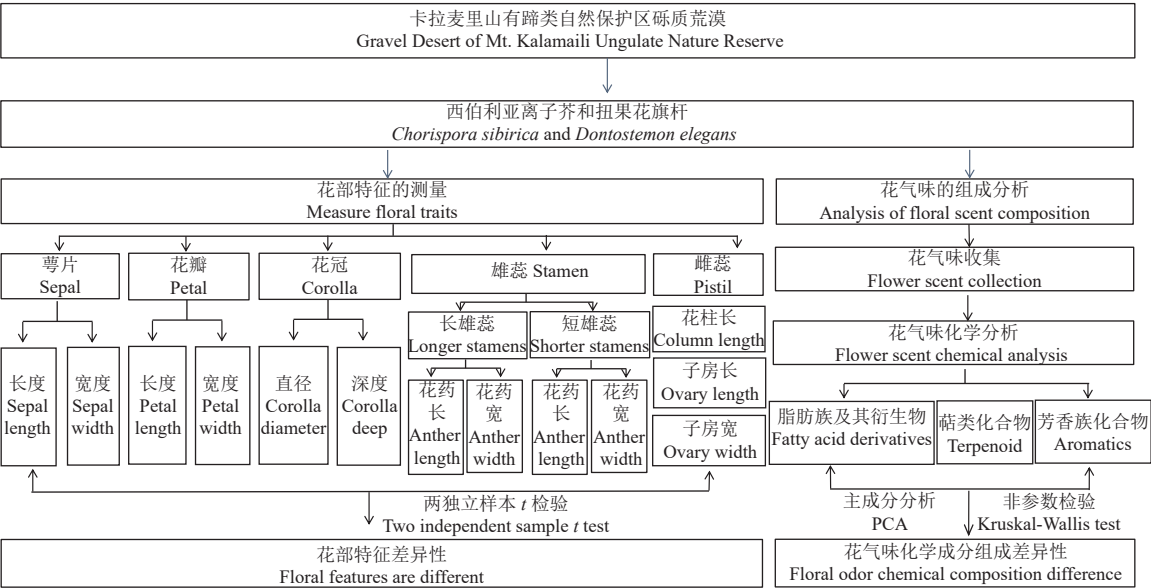


图 3 试验流程图

Figure 3 Test flow chart

2 结果与分析

2.1 两种草本植物花部特征的比较

野外观测发现, 两种草本植物具有一些相似的花部特征, 如均为两性花, 花冠都呈十字形, 辐射对称, 雄蕊均为四强雄蕊。然而, 两物种在萼片和花瓣的外部形态上存在着明显差异: 西伯利亚离子芥花中的萼片为绿色, 长倒卵状椭圆形, 边缘白色膜质, 花色为鲜艳黄色, 花瓣倒心形, 中央有深色脉纹, 顶端微凹, 有小缺口楔形。而扭果花旗杆的萼片披针形, 边缘膜质, 为褐色, 花瓣蓝紫色, 倒卵形, 具紫色脉纹, 顶端圆 (图 4)。

对花各部分测量 (表 1) 发现, 西伯利亚离子芥的花萼宽 (2.12 cm) 和花瓣宽 (5.98 cm) 均显著高于扭果花旗杆 ($P < 0.05$), 同时, 西伯利亚离子芥的花冠直径 (14.39 cm) 也显著高于扭果花旗杆 ($P < 0.05$); 然而, 扭果花旗杆的花冠深度 (6.21 cm) 显著大于西

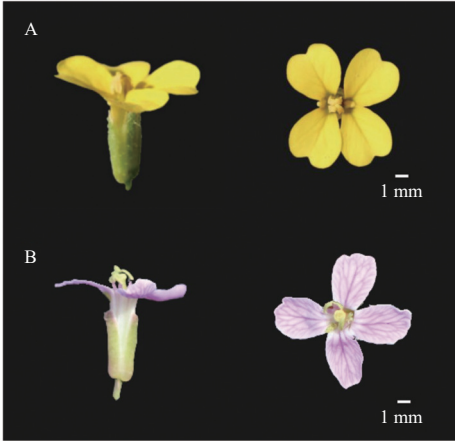


图 4 西伯利亚离子芥 (A) 与扭果花旗杆 (B) 单花花部特征
Figure 4 Floral features of a single flower of *Chorisporea sibirica* (A) and *Dontostemon elegans* (B)

伯利亚离子芥 ($P < 0.05$), 扭果花旗杆的萼片长 (6.20 cm) 也显著大于扭果花旗杆 ($P < 0.05$), 两者在花瓣长度上并没有显著差异。此外, 两种花的长、短雄蕊总

表 1 两种草本植物的花部性状差异性比较
Table 1 Comparison of the floral traits of the two herbs

花部性状 Floral trait		西伯利亚离子芥 <i>Chorisporea sibirica</i>	扭果花旗杆 <i>Dontostemon elegans</i>
萼片 Sepal	萼片长 Sepal length	5.26 ± 0.47b	6.20 ± 0.72a
	萼片宽 Sepal width	2.12 ± 0.42a	1.60 ± 0.26b
花冠 Corolla	花冠直径 Corolla diameter	14.39 ± 1.09a	10.39 ± 1.72b
	花冠深度 Corolla deep	5.27 ± 0.48b	6.21 ± 0.73a
花瓣 Petal	花瓣长 Petal length	11.06 ± 1.03a	10.85 ± 3.06a
	花瓣宽 Petal width	5.98 ± 0.86a	4.07 ± 0.81b
雄蕊 Stamen	长雄蕊总长 Long stamen length	6.77 ± 0.70b	7.99 ± 0.70a
	长雄蕊花药长 Long stamen anther length	1.68 ± 0.22a	1.85 ± 0.23a
	长雄蕊花药宽 Long stamen anther width	0.69 ± 0.15a	0.61 ± 0.13a
	短雄蕊总长 Shorter stamens length	5.48 ± 0.87b	6.54 ± 0.93a
	短雄蕊花药长 Shorter stamens anther length	2.38 ± 1.49a	1.84 ± 0.29a
	短雄蕊花药宽 Shorter stamens anther width	0.86 ± 0.18a	0.65 ± 0.18b
雌蕊 Pistil	雌蕊总长 Pistil length	6.80 ± 0.73b	8.55 ± 1.14a
	花柱长 Column length	4.07 ± 0.95b	6.91 ± 1.24a
	子房长 Ovary length	0.93 ± 0.18a	0.88 ± 0.16a
	子房宽 Ovary width	0.73 ± 0.14a	0.85 ± 0.20a

同行不同字母表示两种草本植物的相同花部特征之间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different capital letters within the row indicate significant differences between the different herbs for the same floral traits at the 0.05 level.

长、雌蕊总长及花柱长也均存在着显著差异 ($P < 0.05$)。以上结果说明这两种草本植物的花部特征具有明显的种间差异性。

2.2 两种草本植物花气味挥发物化学组成的比较

利用 GC-MS 方法 (图 5) 从两种草本植物的花气味中共分离到 41 种挥发物 (表 2), 西伯利亚离子芥和扭果花旗杆分别含有 22 种和 31 种, 两者共同含有 12 种, 如 α -蒎烯、 β -月桂烯、顺- β -罗勒烯、苯甲醛、苯乙醇等在两种花气味挥发物中均有发现。西

伯利亚离子芥中特有化合物有 10 种, 如硫氰酸甲酯、 β -月桂烯、反- β -罗勒烯和连四甲苯等只在西伯利亚离子芥的花气味挥发物中出现; 扭果花旗杆有 19 种, 如顺-3-己烯丁酸酯、丁酸己酯、 α -侧柏烯和苯乙醛等只在扭果花旗杆花气味挥发物中出现。西伯利亚离子芥花气味挥发物中相对含量较高的有顺- β -罗勒烯 (75.58%), 扭果花旗杆花气味挥发物中含量较高的有 α -蒎烯 (26.18%) 和苯乙醛 (18.76%)。因此, 两种草本植物花气味挥发物的化合物组成之间具有明显差异。

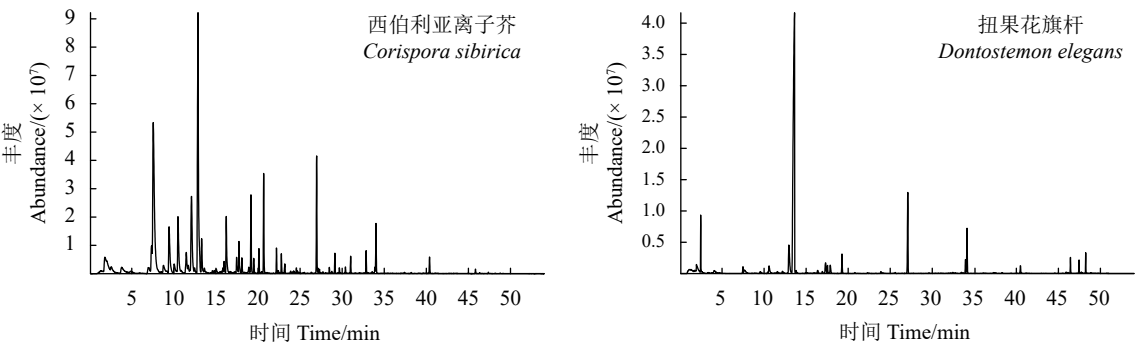


图 5 西伯利亚离子芥和扭果花旗杆花气味的 GC- MS 总离子流图
Figure 5 Total ion chromatograms of the floral scent components in *Corispora sibirica* and *Dontostemon elegans* using gas chromatography-mass spectrometry

在分离得到的 41 种化合物中, 包括 3 种化学类型 (图 6), 分别隶属于脂肪族及其衍生物 (10 种)、萜类化合物 (20 种) 和芳香族化合物 (11 种), 两种草本植物花气味挥发物均以萜类化合物为主, 在西伯利亚离子芥和扭果花旗杆中相对含量分别高达 93.63% (13 种) 和 60.76% (16 种); 西伯利亚离子芥中的脂肪族及其衍生物和芳香族化合物含量均不高于 5% ($F = 9440.678, P < 0.05$), 扭果花旗杆中芳香族化合物相对含量为 33.79% (9 种), 脂肪族及其衍生物 5.45% (6 种) 含量最少 ($F = 46.23, P < 0.05$) (表 2)。两独立样本 t 检验结果表明, 两种草本植物的花气味化合物都以萜类化合物为主, 但两者的相对含量之间无显著差异 ($P < 0.05$); 扭果花旗杆中的芳香族化合物含量显著高于西伯利亚离子芥 ($P < 0.05$); 脂肪族及其衍生物含量均最少, 但扭果花旗杆中含量仍显著高于西伯利亚离子芥 ($P < 0.05$)。以上结果说明了两种草本植物的花气味的化合物种类间具有明显的差异。

为比较两种草本植物的花气味化合物组成之间

的差异性, 对两物种的花气味的 8 个顶空样品 (每物种各 4 个) 中分离出的 41 种化合物进行主成分分析。结果显示 (图 7), 主成分 1 (PC1) 和主成分 2 (PC1) 的方差累计贡献率高达 77.8%, 接近 80%, 可认为这两主成分包含了两物种花气味中的主要化学信息。西伯利亚离子芥和扭果花旗杆的花气味顶空样品分别相聚在一起, 两者之间无交叉和重叠, 互相分离。对两个主成分进行非参数 Krushal-Wallis 检验表明, 用 PC1 和 PC2 可以将两物种的花气味明显地区分开 ($\chi^2 = 5.33, P = 0.020$)。以上结果显示两种草本植物花气味的化学组成表现出明显的种间差异性。

3 讨论与结论

春季是开花植物每年旺盛生长并开花结实的季节, 也是野生草食动物和家畜经历食物严重短缺的漫长冬季后恢复体膘并提高幼畜成活率的关键时期。春季开花植物是该保护区砾质荒漠早春植被的重要组成部分, 其生产繁殖可为该区域野生草食保护动物和家畜提供必需的饲草^[26]。由于该保护区砾

表 2 两种草本植物花气味化合物的相对含量
Table 2 Relative contents of the floral scent compounds in the two herbs

化合物 Compound		保留时间 Retention time/min	相对含量 Relative content/%	
			西伯利亚离子芥 <i>Chorispora sibirica</i>	扭果花旗杆 <i>Dontostemon elegans</i>
脂肪族及其 衍生物 Fatty acid derivatives	硫氰酸甲酯 Methyl sulfocyanate	2	2.01 ± 0.01	—
	异硫氰酸异丙酯 Isopropyl isothiocyanate	4	0.53 ± 0.00	—
	3-丁烯基异硫氰酸酯 3-Butenyl isothiocyanate	10	—	1.57 ± 0.00
	顺-β-丙酸己烯酯 (Z)-β-Hexenyl propionate	16	—	0.69 ± 0.00
	顺-3-己烯丁酸酯 (Z)-3-Hexenyl butyrate	18	—	1.31 ± 0.00
	反-3-己烯丁酸酯 (E) 3-Hexenyl butyrate	20	—	1.33 ± 0.01
	丁酸己酯 Hexyl butanoate	20	—	0.14 ± 0.00
	2-甲基-1-(1,1-二甲基)-2-甲基-1,3-丙二醇丙酸酯 2-methyl-1-(1,1-Dimethylethyl)-2-methyl- 1,3-propanediyl propionate	37	0.24 ± 0.00	—
	异丁胺 2-Butylamine	1	1.37 ± 0.00	—
	顺-3-己烯-1-醇 (Z)-3-Hexenol	5	—	0.42 ± 0.00
萜类化合物 Terpenoid	α-侧柏烯 α-Thujene	7	—	2.29 ± 0.01
	α-蒎烯 α-Pinene	8	0.85 ± 0.01	26.18 ± 0.10
	β-蒎烯 β-Pinene	10	0.36 ± 0.00	5.08 ± 0.02
	β-月桂烯 β-Myrcene	11	1.75 ± 0.00	6.01 ± 0.01
	α-水芹烯 α-Phellandrene	11	—	0.31 ± 0.00
	D-柠檬烯 D-Limonene	12	0.75 ± 0.01	7.62 ± 0.03
	反-β-罗勒烯(E)-β-ocimene	13	9.28 ± 0.02	—
	顺-β-罗勒烯(Z)-β-Ocimene	13	75.58 ± 0.03	7.27 ± 0.12
	γ-萜烯 γ-Terpinene	14	—	0.33 ± 0.00
	1,1-二甲基-2-(3-甲基-1,3-丁二烯)-环丙烷 1,1-Dimethyl-2-(3-methyl-1,3-butadienyl)-cyclopropane	14	0.32 ± 0.00	0.19 ± 0.00
	2,3-二氢-3-甲基呋喃 2,3-Dihydro-3-methylfuran	15	—	0.16 ± 0.00
	反-β-萜品油烯 (E)-β-Terpinolene	15	0.12 ± 0.00	0.30 ± 0.00
	β-芳樟醇 β-Linalool	16	—	0.26 ± 0.00
	波斯菊萜 Cosmene	17	0.33 ± 0.00	0.14 ± 0.00
	3,4-二甲基-2,4,6-二卤代双环 3,4-Dimethyl-2,4,6-octatriene	17	2.06 ± 0.00	0.29 ± 0.00
	茶香酮 Ketoisophorone	18	—	3.50 ± 0.01
	别罗勒烯 allo-Ocimene	18	1.27 ± 0.00	—
	5-氟-2-羟基苯乙酮 5-Fluoro-2-hydroxyacetophenone2.	19	—	0.73 ± 0.00
	马鞭烯酮 Verbenone	21	0.40 ± 0.00	—
	α-金合欢烯 α-Farnesene	34	0.55 ± 0.01	—
芳香族 化合物 Aromatics	苯甲醚 Anisole	6	—	0.18 ± 0.00
	苯甲醛 Benzaldehyde	9	0.59 ± 0.00	1.31 ± 0.00
	对甲基苯甲醚 4-Methylanisole	12	—	0.80 ± 0.00
	苯甲醇 Benzyl alcohol	16	—	0.54 ± 0.00
	苯乙醛 Benzeneacetaldehyde	13	—	18.76 ± 0.09
	甲基苯乙基醚 β-Phenylethyl methyl ether	15	—	0.32 ± 0.00
	连四甲苯 Prehnitol	15	0.19 ± 0.00	—
	苯甲酸甲酯 Methyl benzoate	16	0.12 ± 0.00	0.10 ± 0.00
	苯乙醇 Phenylethyl Alcohol	16	0.64 ± 0.00	7.90 ± 0.07
	苯乙酸甲酯 Methyl benzeneacetat	20	—	3.87 ± 0.04
	邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	48	0.67 ± 0.01	—

—, 未检测到。

—, not detected.

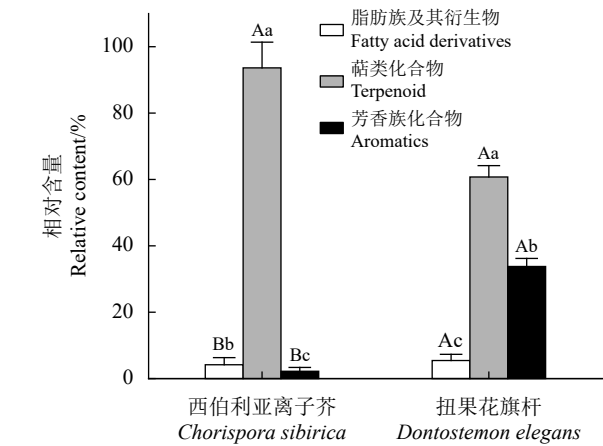


图 6 两种草本植物花气味化合物类别相对含量
Figure 6 Relative contents of the floral scent compounds class of the two herbs

不同大写字母表示同类花气味化合物不同草本植物之间差异显著 ($P < 0.05$)。不同小写字母表示同种草本植物不同花气味化合物类别之间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different capital letters indicate significant differences between the different herbs for the same types of floral scent compounds at the 0.05 level. Different lowercase letters indicate significant differences between the different types of floral scent compounds for the same herbs at the 0.05 level.

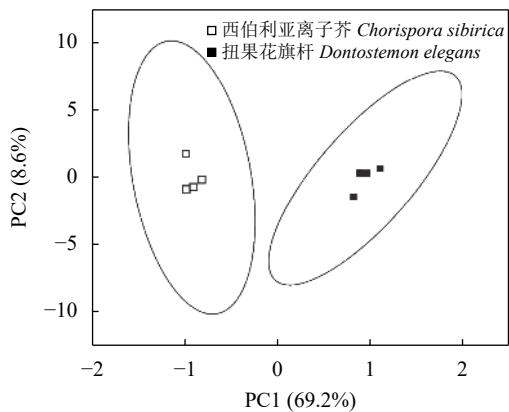


图 7 两种草本植物花气味化学组成分析
Figure 7 Analysis of the floral scent chemical composition of the two herbs

图中圆圈表示 95% 的置信区间。
Circles represent 95% confidence intervals.

质荒漠中多有干旱、少雨、强光辐射和风沙等极端环境条件,使得在分布于该区域的荒漠春季开花植物进化出了一系列适应机制和繁育策略,植物会通过自交的方式来保障繁殖,也会通过异交提高子代适合度^[17-18]。因此,该保护区内的春季开花植物的生长繁殖成功不仅对维持荒漠植物群落及其物种多样性具有重要生态价值,还是野生草食动物春季

赖以生存的重要物质基础。

同域分布的亲缘关系较近的开花植物通常会表现出相似的花性状从而共享传粉者^[7]。西伯利亚离子芥和扭果花旗杆作为该保护区砾质荒漠中主要分布的两种十字花科草本植物,其部分花部特征和花气味挥发物之间的相似性可能是其吸引相同的传粉昆虫访花的重要原因。由于该保护区砾质荒漠中植物组成简单、多度低,分布稀疏^[16],开花植物可能会表现出一定的花部特征来吸引传粉者。两种草本植物均具有典型的虫媒花特征,如较大的花冠直径、颜色鲜艳的花冠、花药和芳香的花气味。花气味主要成分中的顺- β -罗勒烯、苯乙醛、茶香酮都为植物花挥发物中的常见化合物,其通过相似的花部特征吸引同种传粉者访花并传粉,完成有性生殖,从而促进繁殖成功。这与在同域分布中 4 种旋花科植物花部综合征决定传粉者类群的研究结果一致,两种同域分布的旋花科虎掌藤属植物都表现出相似的花部特征,花瓣为蓝色和紫色,花冠直径均较大,由此可以吸引同科的蜜蜂昆虫传粉^[9]。经过前期野外调查和测量发现,两种草本植物的花部特征与传粉者的体征之间具有显著匹配性,这也为该区域荒漠植物与传粉昆虫互作建立了稳定的关系。

植物的传粉综合征会影响传粉昆虫的种类、访花行为和花粉传递^[27-28],一般认为花部特征能够在近距离吸引传粉者访花,而花气味可以在远距离上起到吸引作用^[29]。不同类型的传粉者对植物的偏好不同,鸟类传粉者倾向于访问红色的、具有长距、花蜜较稀释的花朵;蜂类传粉者访问的花大多呈现蓝紫色、具有较大花展示并且花蜜较浓;蛾类传粉者常夜间活动,其往往会被白色具香味的夜间开放的花朵所吸引^[30-31]。例如同域分布的 3 种紫堇属植物花部特征和传粉差异研究结果显示,3 种植物的花距长、花蜜量和花色之间均有显著差异,其中小花黄堇 (*Corydalis racemosa*) 为黄色花冠且直径较小。3 种植物都具有相同访花者,但其访花频率差异较大,小花黄堇的访花频率最低,这表明花色和花展示大小的差异可能是传粉者选择性访花的原因^[32]。本研究结果表明,两种草本植物的部分花部特征之间存在显著性差异,传粉者可能会依据两种植物中不同的花冠颜色、花冠直径、花瓣宽等花部性状区分荒漠开花植物,并分别为其传粉,从而保障两物

种的种间生殖隔离。

开花植物的花气味挥发物的组成及含量在一定程度上会影响传粉者的种类和访花频率,并关系到植物的繁殖成功^[33]。有研究表明,十字花科植物的特征挥发物为不饱和烃基异硫氰酸酯类^[34],本研究在两种荒漠草本植物花气味挥发物中均检测到硫氰酸酯类化合物,西伯利亚离子芥中含有两种,分别为硫氰酸甲酯和异硫氰酸异丙酯,扭果花旗杆中仅有3-丁烯基异硫氰酸酯一种。主成分分析结果表明两种草本植物花气味挥发物之间具有明显的差异性,西伯利亚离子芥花气味中主要成分为顺- β -罗勒烯,而扭果花旗杆花气味中主要化合物则为 α -蒎烯和苯乙醛,而罗长维^[35]在对麻疯树(*Jatropha curcas*)的不同花部特征对传粉昆虫的传粉行为和传粉效率的研究中指出,传粉昆虫会利用植物开花时所散发的不同花气味化学物质对其进行定向选择并完成传粉。因此,该研究区域两种同域分布的十字花科草本植物可能通过散发不同的花气味化合物来定向吸引传粉者,并根据主要花气味化合物的不同

来区分植物,分别为其传粉,从而保障两物种间的有效生殖隔离。然而,还需要进行两种草本植物花气味吸引传粉者的生物学行为学试验来进一步分析导致两种物种花气味挥发物之间显著差异性的原因。

综上所述,荒漠植被是荒漠生态系统中物质和能量流转的核心^[36]。在卡拉麦里保护区砾质荒漠中,本研究发现了同域分布中亲缘关系较近的荒漠开花植物的花部特征和花气味存在着种间差异,这可以进一步阐明该区域荒漠植物的有性生殖策略,也为荒漠植物对极端荒漠环境的适应机制研究提供基础资料。

致谢: 感谢卡拉麦里保护区管理站的工作人员为本研究野外试验的顺利开展提供大力的帮助;感谢新疆大学地理与遥感科学学院硕士研究生邢梦祥为本研究中卡拉麦里山有蹄类自然保护区区位图的制作提供帮助;感谢国家科技基础条件平台——国家地球系统科学数据中心(<http://www.geo.cn>)提供数据支撑,谨此致谢!

参考文献 References:

- [1] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. 生物多样性, 2007(6): 569-575.
HUANG S Q. Studies on plant-pollinator interaction and its significances. Biodiversity Science, 2007(6): 569-575.
- [2] OLLERTON J, WINFREE R, TARRANT S. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos*, 2011, 120(3): 321-326.
- [3] 方强, 黄双全. 群落水平上传粉生态学的研究进展. 科学通报, 2014, 59(6): 449-458.
FANG Q, HUANG S Q. Advances in pollination ecology at community level. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(6): 449-458.
- [4] PELLMYR O, THIEN L B. Insect reproduction and floral fragrances: Keys to the evolution of the angiosperms. *Taxon*, 1986, 35(1): 76-85.
- [5] HOSSAERT-MCKEY M, SOLER C, SCHATZ B, PROFFIT M. Floral scents: their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 2010, 20(2): 75-88.
- [6] 朱兴福. 同域分布的偏花报春和海仙报春的传粉生态学研究. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2009.
ZHU X F. Pollination ecology of two sympatric *Primula* specie (Primuiceae). Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2009.
- [7] LIU C Q, HUANG S Q. Floral divergence, pollinator partitioning and the spatiotemporal pattern of plant-pollinator interactions in three sympatric *Adenophora* species. *Oecologia*, 2013, 173(4): 1411-1423.
- [8] KAY K M, SCHEMSK D W. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of *Neotropical costus* (Costaceae). *Biotropica*, 2005, 35(2): 198-207.
- [9] WLOFE L M, SOWELL D R. Do pollination syndromes partition the pollinator community? A test using four sympatric morning glory species. *International Journal of Plant Science*, 2006, 167(6): 1169-1175.
- [10] MARTIN N H, WILLIS J H. Ecological divergence associated with mating system causes nearly complete reproductive isolation between sympatric *Mimulus* species. *Evolution*, 2007, 61(1): 68-82.
- [11] DELL'OLIVO A, HOBALLAH ME, GUBITZ T, KUHLEMEIER C. Isolation barriers between *Petunia axillaris* and *Petunia*

- integrifolia* (Solanaceae). *Evolution*, 2011, 65(7): 1979-1991.
- [12] 刘玉燕, 刘浩峰, 刘敏. 新疆卡拉麦里山有蹄类自然保护区生物多样性保护研究. 干旱环境监测, 2005, 3: 131-135.
LIU Y Y, LIU H F, LIU M. Study on biodiversity conservation in the Karamori Mountain Nature Reserve, Xinjiang. *Arid Environmental Monitoring*, 2005, 3: 131-135.
- [13] 初红军, 蒋志刚, 葛炎, 蒋峰, 陶永善, 王臣. 卡拉麦里山有蹄类自然保护区蒙古野驴和鹅喉羚种群密度和数量. *生物多样性*, 2009, 17(4): 414-422.
CHU H J, JIANG Z G, GE Y, JIANG F, TAO Y S, WANG C. Population densities and number of khulan and goitred gazelle in Mt. Kalamaili Ungulate Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 2009, 17(4): 414-422.
- [14] 葛炎, 刘楚光, 初红军, 陶永善. 新疆卡拉麦里山自然保护区蒙古野驴的资源现状. 干旱区研究, 2003, 1: 32-34, 66.
GE Y, LIU C G, CHU H J, TAO Y S. Present situation of the *Equus hemionus* resources in the Karamori Mountain Nature Reserve, Xinjiang. *Arid Zone Research*, 2003, 1: 32-34, 66.
- [15] 唐海萍, 颜莉娟, 张新时. 新疆准噶尔盆地生物多样性保育与建立国家荒漠公园的构想. *生物多样性*, 2008(6): 618-626.
TANG H P, YAN L J, ZHANG X S. Biodiversity conservation and a conception for a national desert park in Dzungaria Basin, Xinjiang. *Biodiversity Science*, 2008(6): 618-626.
- [16] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. *生态学报*, 2002, 22(11): 1923-1932.
ZHANG L Y, CHEN C D. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Sandy Desert. *Acta ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1923-1932.
- [17] GRIME J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [18] 岳淑芳, 刘彩凤, 许冬梅. 荒漠草原5种禾本科牧草光合特性及其影响因子研究. 西南农业学报, 2015, 28(1): 390-396.
YUE S F, LIU C F, XU D M. Photosynthetic characteristics and main influence factors of five kinds of forage grass in desert steppe. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 28(1): 390-396.
- [19] 李新蓉, 唐欣, 付文洁. 荒漠孑遗植物裸木的花部特征及繁育系统. *生态学杂志*, 2016, 35(10): 2592-2598.
LI X R, TANG X, FU W J. Floral syndrome and breeding system of *Gymnocarpus przewalskii* Maxim. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(10): 2592-2598.
- [20] 王丽, 谭敦炎. 新疆党参的花部综合征与次级花粉呈现. *生物多样性*, 2011, 19(1): 24-33.
WANG L, TAN D T. Floral syndrome and secondary pollen presentation in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). *Biodiversity Science*, 2011, 19(1): 24-33.
- [21] 黄云兰, 安秀峰, 师东, 张爱勤. 新疆荒漠植物耳叶补血草的爆发式开花式样与传粉模式. *生物多样性*, 2012, 20(3): 368-375.
HUANG Y L, AN X F, SHI D, ZHANG A Q. Mast flowering and pollination mode in a desert plant *Limonium otolepis* (Plumbaginaceae) from Xinjiang, northwest China. *Biodiversity Science*, 2012, 20(3): 368-375.
- [22] 胡雷. 若尔盖高寒草甸“植物—传粉昆虫”二分网的结构和形成机制. 南京: 南京大学硕士学位论文, 2018.
HU L. The plant-pollinator bipartite and its formation mechanism in the Zoige alpine meadow. Master Thesis. Nanjing: Nanjing University, 2018.
- [23] 黄艳波, 魏宇昆, 王琦, 肖月娥, 叶喜阳. 舌瓣鼠尾草退化杠杆雄蕊的相关花部特征及传粉机制. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 753-761.
HUANG Y B, WEI Y K, WANG Q, XIAO Y E, YE X Y. Floral morphology and pollination mechanism of *Salvia liguliloba*, a narrow endemic species with degraded lever-like stamens. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(7): 753-761.
- [24] 陈雨. 苹果蝇访花行为与莱州崖角藤开花物候、生热节律及花气味成分间的关系. 昆明: 云南大学硕士学位论文, 2019.
CHEN Y. Correlation between flower-visiting behaviors of *Colocasiomyia* flies and flowering phenology, thermogenesis rhythm, and floral odor composition of *Rhaphidophora aichouensis*. Master Thesis. Kunming: Yunnan University, 2019.
- [25] 黄代红, 王志博, 杨丽芳, 石福臣, 李后魂. 黑面神雌花气味传粉前后的变化及其生态意义. *广西植物*, 2020, 40(7): 1010-1020.
HUANG D H, WANG Z B, YANG L F, SHI F C, LI H H. Variation of floral scent emitted by the female flowers of *Breynia fruticosa* (Phyllanthaceae) at pre-pollination, pollination and post-pollination stages and its ecological significance. *Guihaia*, 2020, 40(7): 1010-1020.

- [26] 张立运. 新疆的短命植物(三): 群落学意义和资源价值. 植物杂志, 2002(3): 4-5.
ZHANG L Y. Ephemeral plants in Xinjiang (III): Community significance and resource value. The Plant Journal, 2002(3): 4-5.
- [27] HARDER L D, BARRETT S C H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. Floral Biology, 1996: 140-190.
- [28] 龚燕兵, 黄双全. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. 生物多样性, 2007(6): 576-583.
GONG Y B, HUANG S Q. On methodology of foraging behavior of pollinating insects. Biodiversity Science, 2007(6): 576-583.
- [29] 任宗昕, 王红, 罗毅波. 兰科植物欺骗性传粉. 生物多样性, 2012, 20(3): 270-279.
REN Z X, WANG H, LUO Y B. Deceptive pollination of orchids. Biodiversity Science, 2012, 20(3): 270-279.
- [30] FAEGRI K, VAN DER PIJL L. The Principles of Pollination Ecology, 3rd ed. United Kingdom: Pergamon Press, 1979: 81-86.
- [31] RAUSHER MD. Evolutionary transitions in floral color. Journal of Plant Sciences, 2008, 169(1): 7-21.
- [32] 王慧, 李肖夏. 同域分布的紫堇属三种植物的繁育系统和传粉差异. 植物科学学报, 2017, 35(2): 186-193.
WANG H, LI X X. Differentiation in breeding system and pollination of three sympatric *Corydalis* species. Plant Science Journal, 2017, 35(2): 186-193.
- [33] 崔长杰, 邹璞, 匡延凤, 刘焕芳, 廖景平. 植物气味腺研究进展. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(6): 710-716.
CUI C J, ZOU P, KUANG Y F, LIU H F, LIAO J P. Research advances on the osmophores in plants. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2015, 23(6): 710-716.
- [34] 付国需, 李为争, 刘珂, 王英慧, 安靖靖, 吴少英, 原国辉. 不同科芳香植物特征挥发物的生源及其对昆虫行为的影响. 湖北省昆虫学会, 湖南省昆虫学会, 河南省昆虫学会. 华中昆虫研究(第五卷). 武汉: 湖北科学技术出版社, 2008: 21-34.
FU G X, LI W Z, LIU K, WANG Y H, AN J J, WU S Y, YUAN G H. Derivations of characteristic volatiles of aroma plants in different families and their effects on insect behaviors. Hubei Entomological Society, Hunan Entomological Society, Henan Entomological Society. Insect Studies in Central China (Vol. 5). Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2008: 21-34.
- [35] 罗长维. 麻疯树传粉昆虫组成及主要传粉者行为生态学研究. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文, 2012.
LUO C W. Pollinator composition and behavioral ecology of the main pollinators for *Jatropha curcas* L. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2012.
- [36] 吴克顺, 傅华, 张学英, 牛得草, 塔拉藤. 阿拉善荒漠草地8种牧草营养物质季节动态及营养均衡价评价. 干旱区研究, 2010, 27(2): 257-262.
WU K S, FU H, ZHANG X Y, NIU D C, Talateng. The seasonal dynamics of nutrient contents and the nutrition balanced values in the eight forage species in the Alxa Desert Grassland. Arid Zone Research, 2010, 27(2): 257-262.

(责任编辑 苟燕妮)