

# 5 种毛茛科植物个体大小依赖的繁殖分配和性分配

赵志刚<sup>1</sup> 杜国祯<sup>1\*</sup> 任青吉<sup>2</sup>

(1 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

(2 甘南州草原工作站, 甘肃合作 747000)

**摘要** 植物繁殖分配和性分配是生活史理论的核心问题, 一直受到生态学家、进化生物学家们的关注。通过对青藏高原东部高寒草甸(3 500 m)及亚高山草甸(2 900 m)毛茛科 5 种虫媒两性花植物花期的繁殖分配和性分配的研究发现: 1) 个体越大, 繁殖投入越高, 繁殖分配越低, 与以往研究结果一致; 2) 性分配是个体大小依赖的, 大个体更偏向雌性器官的资源投入, 花粉胚珠比与个体大小的关系较复杂, 因种而异; 3) 花期雌雄功能之间存在资源分配上的权衡(Trade-off), 并且种群之间有差异, 表明其受环境条件影响。

**关键词** 繁殖分配 性分配 生活史理论 高寒草甸 两性花 个体大小依赖 花粉胚珠比 权衡

## SIZE-DEPENDENT REPRODUCTION AND SEX ALLOCATION IN FIVE SPECIES OF RANUNCULACEAE

ZHAO Zhi-Gang<sup>1</sup> DU Guo-Zhen<sup>1\*</sup> and REN Qing-Ji<sup>2</sup>

(1 State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

(2 Grassland Workstation of Tibetan Autonomous Prefecture of Gannan, Hezuo, Gansu 747000, China)

**Abstract** Reproductive allocation and sex allocation are central to plant life-history theory. Especially in recent years, more and more ecologists and evolutionists have focused on the sex allocation theory. Reproductive allocation discusses the trade-off between growth and reproduction, and sex allocation primarily studies the optimal allocation of resources to two sexes, which may explain the diversity of breeding systems in plants.

To examine the adaptation of size-dependent resource allocation and discuss the effective factors on resource allocation, the variations of reproductive and sex allocation of five insect-pollinated hermaphrodite species in Ranunculaceae were studied in two populations, located separately at East Tibetan Alpine Meadow (3 500 m) and Sub-Alpine Meadow (2 900 m). Sampling positions were located in Maqu (101°53' E, 35°58' N) and Hezuo (102°53' E, 34°55' N) in Gansu Province, respectively. From June to September in 2001, we sampled stochastically by the different phenology of five species at floral stage including under- and above-ground parts. The samples collected were individually enclosed into sampling bottles and fixed in FAA (alcohol, formaldehyde, acetic acid, 8:1:1). The samples were heated to constant weight for 10 h at 65 °C. Each individual was dissected into different parts, such as flowers (androecium, gynoecium and corolla etc.), roots, stems and leaves, then were weighed under the Sartorius Balances (10<sup>-4</sup> g), and P/O (pollen/ovule ratios per flower) were counted in haemacytometer under the microscope. Individual size is represented by vegetative biomass. Reproductive allocation is the proportion of biomass of total flowers to vegetative biomass; sex allocation is the proportion of androecium biomass to biomass of total flowers. We used the power function  $Y = aX^b$  to analyse relationships between individual size and reproductive components.

Our results showed: 1) in all five species, the reproductive investment increases but the proportion of reproduction (reproductive allocation) decreases with increased individual size, which is consistent with the previous conclusions, indicating size-dependency of reproductive allocation at flowering. 2) there is significant negative size-dependent sex allocation in these species, in that the larger individual allocates more resources to female function (i.e. gynoecium). This means that plants can adjust the resource allocation between the two sexes by its status at flowering to gain higher fitness. However, the relationship between P/O (pollen/ovule ratio) and size is complicated and differs among species. 3) the trade-off between male and female allocation existed, and is influenced by environment. This result confirms the assumption of sex allocation theory.

**Key words** Size-dependent, East Tibetan alpine meadow, Reproductive allocation, Sex allocation, Ranunculaceae, Insect-pollinated, Hermaphrodite, P/O

植物生长的基本活动就是从环境中获取资源、利用资源,并对资源进行配置。近 30 年来,人们从实验和理论两个方面对植物的资源分配主要是繁殖分配和性分配进行了广泛而深入的研究,尤其是性分配的研究已成为进化生物学家们讨论的热点。繁殖分配是植物生活史理论研究的核心之一,指资源分配到繁殖体占营养体的比例,而性分配主要研究繁殖资源在雌雄两个性别之间的最优分配问题(张大勇 2000),一直受到进化生物学家的青睐。

由于植物生长的可塑性(Happer, 1977),自然种群中的植物总是有大有小,呈现出大小等级性。Weiner(1988)认为个体大小和繁殖分配是一种简单的线性负相关,并且植物必须生长到一定的大小才会开始繁殖,即能够繁殖的植物个体大小有一个阈值。Samson 和 Werk(1986)、Rees 和 Crawley(1989)也相继发现在一些物种中存在大小依赖的繁殖分配的线性模型,不过后者认为并不存在个体大小的阈值。Sugiyama 和 Bazzaz(1998)通过比较 4 种回归模型发现,异速模型  $y = ax^b$  是植物繁殖投入和个体大小的最适关系。而关于种群内性分配变异的研究尽管较少,无一例外地都说明虫媒植物性分配和个体大小负的相关性,即大个体偏向雌性分配。

植物的雌雄功能在时间上存在分离:雄性功能主要在花期完成,雌性功能主要包括种子的成熟。在花期和果实成熟期,植物所利用的有效的资源库是不同的(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Geber & Charnov, 1986; Brunet, 1992),资源限制的压力在生活期各阶段也是不同的,因而不同阶段的结论可能与理论预测也不一样。因此,认为应该在生活史的不同阶段考虑繁殖分配和雌雄分配及相互关系,例如,在花期讨论花的资源分配和性分配,在果实成熟期讨论果期繁殖分配和雌性分配。所以,该本以青藏高原东部高寒草甸及亚高山草甸常见的 5 种毛茛科植物为研究对象,在不同生活期(花期、果期)检验大小依赖的资源分配对策的适应性,探讨繁殖分配和性分配的影响因素。该文中,以花期的植物为材料,检验下面几个问题:1)大小依赖的繁殖分配和性分配在毛茛科植物中是否是普遍的现象;2)花期繁殖分配是否是个体大小依赖的,性分配和个体大小是否存在负的相关性;3)性分配理论假定的雌雄之间的 Trade-off 是否存在。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和样地

实验所用材料为青藏高原东部高寒草甸、亚高山草甸分布的毛茛科植物的 5 个主要种:展毛翠雀(*Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*)、露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum*)、毛茛状金莲花(*Trollius ranunculoides*)、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)和云生毛茛(*Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*)。5 个种均为虫媒两性花植物,花期和果期均有部分重叠,但不影响采样。其中,露蕊乌头是一年生,其余 4 个种为多年生植物。采样地点为甘肃省的玛曲和合作。玛曲(101°53' E, 35°58' N)地处青藏高原东北缘,平均海拔为 3 500 m,年均气温为 1.2 °C,月均温从 1 月的 -10 °C 到 7 月的 11.7 °C,年降水量为 620 mm,植被属高寒草甸类型(吴征镒, 1980)。合作(102°53' E, 34°55' N)海拔高度为 2 900 ~ 3 000 m,平均气温为 2.0 °C,最冷的 12、1、2 月 3 个月平均气温为 -8.9 °C,最热的 6 ~ 8 月 3 个月平均气温为 11.5 °C,属亚高山草甸植被类型(杜国祯等, 1995)。

### 1.2 取样

2001 年 6 ~ 9 月,根据这 5 个种不同的物候期,于各物种的花中前期,随机挖取整株(地上和地下),尽量保证根系的完整,每个种的样品均采集 1 次。每个样地、每个种各取 15 ~ 35 株。用花药未裂的花记数花粉数和胚珠数,花药近 1/2 开裂的用以称量繁殖器官各部分的生物量。样品在野外采集后均分株装入样本瓶,用 FAA 液(80%酒精:甲醛:乙酸为 8:1:1)固定。

### 1.3 测量

#### 1.3.1 P/O 的计数

花药未裂的花取其所有花药,在 1:3 盐酸溶液中,80 °C 下加热 4 h,水解,然后移入 0.5 ml 的乳酸-甘油(3:1)混合液中,涡流搅动 30 s,移入血球记数板,每次约 0.1 ml,每个样滴 4 次,每次记数 4 个角的 4 个方格(0.1 mm),取 4 次的平均值估算每朵花的总花粉数(Solomon, 1986)。胚珠数在解剖镜下记数。

#### 1.3.2 生物量的测定

样品烘干后(65 °C, 10 h)用电子天平(万分之一 g)称重。称量部分为花、营养部分(根茎叶)、雄蕊群、心皮、花被等,并且记数每株总的花药数和心皮数。

### 1.4 数据分析

个体大小用营养部分(根、茎、叶)干重表示,繁殖分配为总花干重占营养部分干重的百分比,即花期繁殖分配,性分配为雄蕊群生物量占总花干重的

百分比,即花期性分配; $\delta/\text{♀}$ 为总雄蕊生物量/总心皮生物量, $P/O$ 是单花的花粉数与胚珠数的比。根据个体大小和各繁殖组分的异速关系,我们用异速模型(Klinkhamer *et al.*, 1997; Wright & Barrett, 1999)  $Y = aX^b$  来分析个体大小( $X$ )与繁殖组分( $Y$ )的相关性。个体大小与繁殖组分的数据均进行自然对数转换,再作最小二乘法回归(均在 Excel 软件中进行),回归系数  $b$  也就是异速模型中的指数。通过验证,我们认为雌、雄生物量和繁殖生物量(个体总花干重)之间同样适合异速关系  $y = ax^b$ ,  $y$  指雌或雄性生物量,  $x$  指繁殖生物量。经变换得到:雌、雄性分配与繁殖生物量的异速模型:  $y/x = ax^{b-1}$ ,  $y/x$  即雌或雄性分配,那么  $y/x$  随  $x$  的变化取决于回归系数  $b$  的值。不论雌、雄的  $b$  值都大于 1(雌雄性分配随个体繁殖资源量的增加而升高),或都小于 1(两性分配随繁殖资源量的增加而减小),两性之间不存在 Trade-off; 如果雌雄的  $b$  值一个大于 1, 另一个小于 1, 意味着当性分配随繁殖资源增加时,雌性分配减小了,或是相反的结论,说明雌雄资源分配之间存在 Trade-off。

## 2 结果分析

### 2.1 个体大小与生物量分配

#### 2.1.1 个体大小与繁殖分配关系(分析数据均来自高海拔区(3400 m)的样品)

5 个种均表现为个体越大繁殖分配越低(图 1)。云生毛茛繁殖分配与个体大小呈显著的负相关( $p < 0.05$ ),毛茛状金莲花达到极显著( $p < 0.001$ )。而个体大小与繁殖投入是显著正相关(图 2),除了展毛翠雀( $p = 0.0970$ )的相关性接近显著。植物个体越大,对繁殖的绝对投入越高,但其相对的繁殖分配越低;小个体的繁殖分配则相对较高,与以往的结论一致。

#### 2.1.2 个体大小与性分配的关系

从表 1 可知 5 个种雌、雄器官(雄蕊群、心皮)的生物量投入与个体大小呈显著的正相关,个体越大,对雌雄的资源投入越高( $b > 0$ ),但相对的性分配(总花干重投入到雄蕊的比例)随个体大小的增加而减小( $b < 0$ )。露蕊乌头( $p < 0.001$ )、毛茛状金莲花( $p < 0.05$ )达到显著的负相关,而且较大的个体更偏向雌性分配,因为 5 个种的  $\delta/\text{♀}$  的  $b$  值均小于零,云生毛茛、钝裂银莲花达到显著的负相关( $p < 0.05$ ),说明,小个体对雄性功能的分配比例更高。统计上的不显著可能是采样时个体间花期不同造成的。

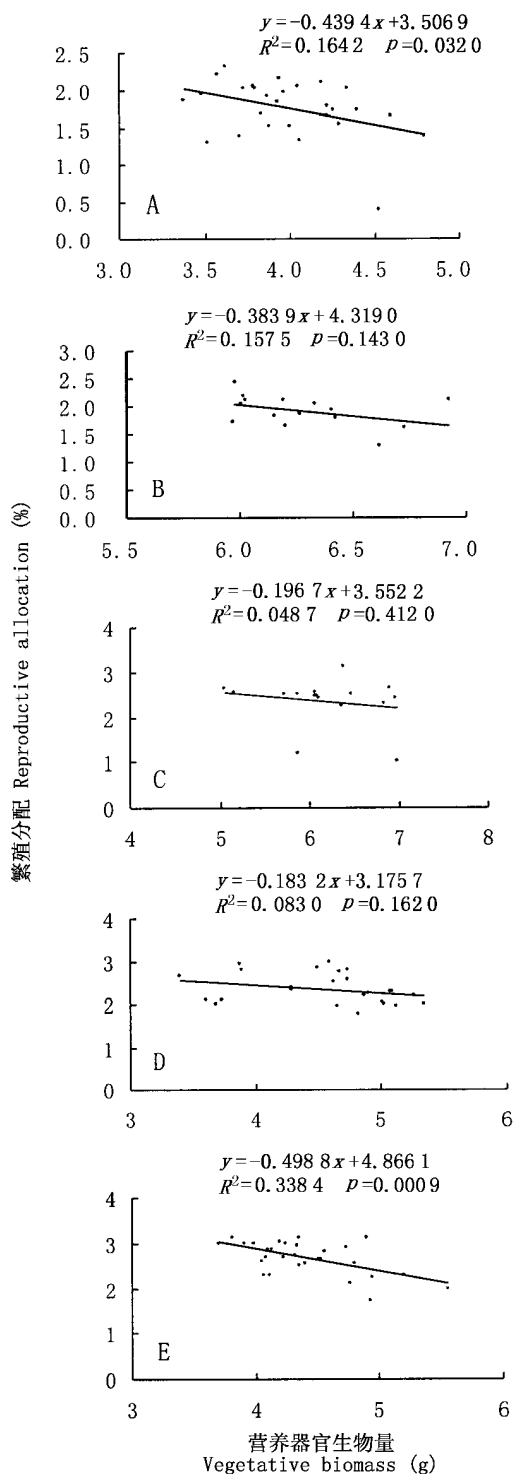


图 1 繁殖分配(%) ( $y$ )与个体大小( $x$ )的回归分析(繁殖分配指总花的生物量占营养器官生物量的比例,个体大小用营养器官生物量表示, $x$ 、 $y$  均进行自然对数转换)

Fig. 1 Regression of reproductive allocation ( $y$ ) on size ( $x$ ) (Reproductive allocation means biomass of total flowers/vegetative biomass, the size represented by vegetative biomass, both  $x$  and  $y$  are ln-transformed)

A: 云生毛茛 *Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes* B: 展毛翠雀 *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* C: 露蕊乌头 *Aconitum gymnantrum* D: 钝裂银莲花 *Anemone obtusiloba* E: 毛茛状金莲花 *Trollius ranunculoides*

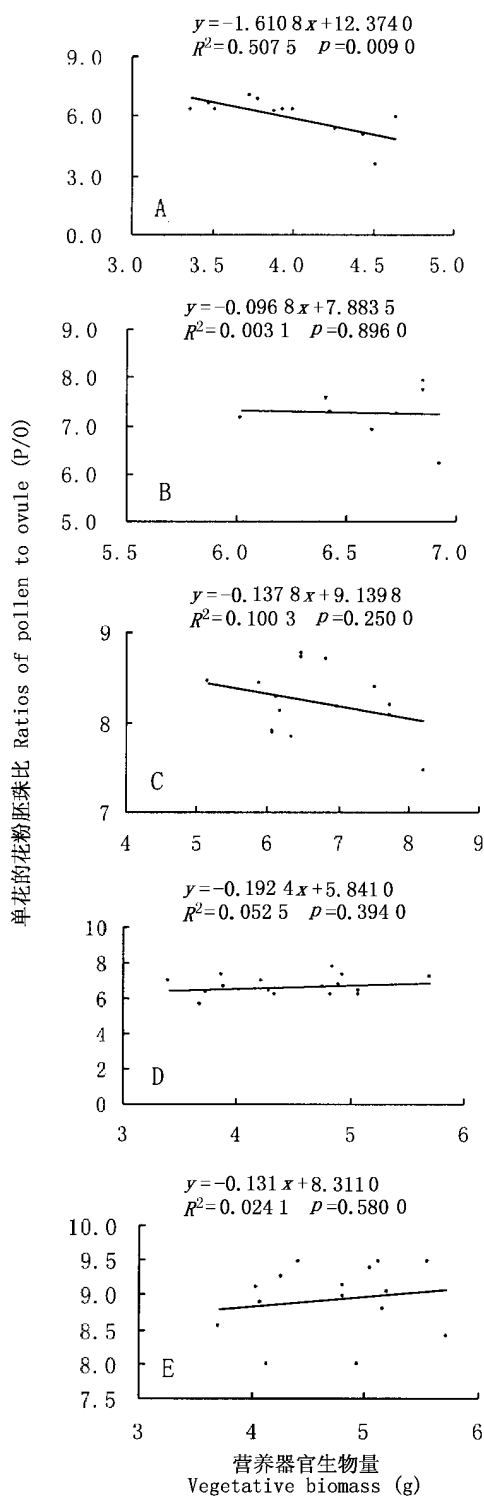
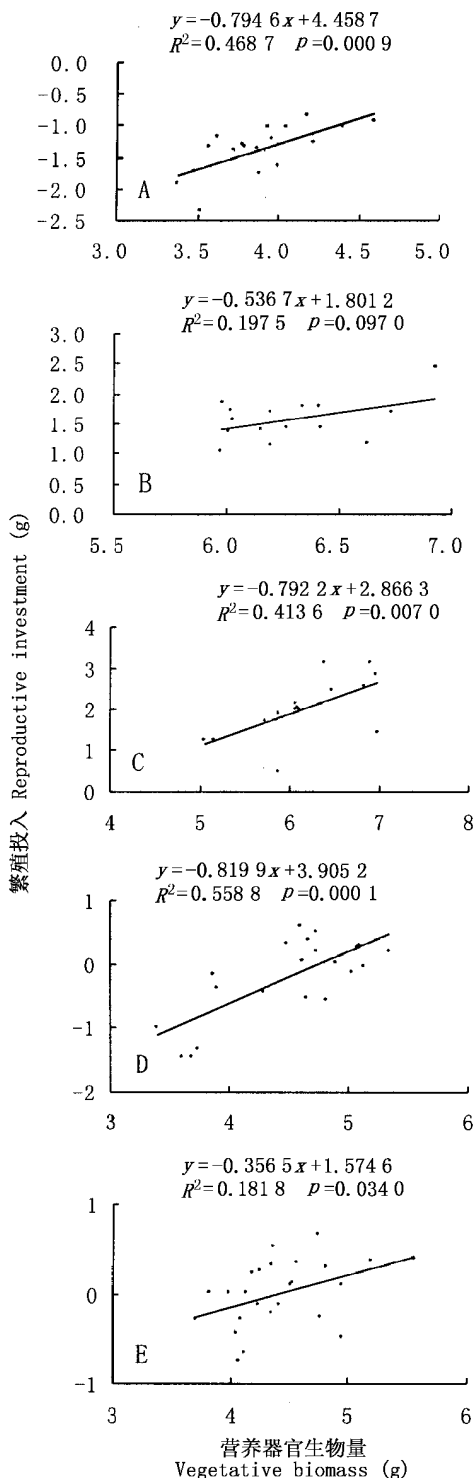


图2 繁殖投入(y)与个体大小(x)回归分析  
(繁殖投入指总花生物量,个体大小用营养器官生物量表示,x、y均进行自然对数转换)  
Fig.2 Regression of reproductive investment (y) on size (x)  
(Reproductive investment means biomass of total flowers, the size represented by the vegetative biomass, both x and y are ln-transformed)

图3 P/O与个体营养器官生物量(x)的关系  
(P/O指单花的花粉胚珠比,x、y均进行自然对数转换)  
Fig.3 Relationships between P/O and individual vegetative biomass (g) in five species of Ranunculaceae (P/O指单花的花粉胚珠比, both x and y are ln-transformed)

A、B、C、D、E 同图1 See Fig.1

A、B、C、D、E 同图1 See Fig.1

2.1.3 P/O与个体大小的关系

不同的种,单花的P/O与个体大小的关系存在差异(图3)。展毛翠雀、露蕊乌头、毛茛状金莲花、

钝裂银莲花与个体大小没有显著的相关性,而云生毛茛的P/O随个体大小的增加而减小,表现

表 1 花期繁殖组分( $y$ )与个体大小( $x$ )回归分析( $x$ 和 $y$ 均进行自然对数转化)Table 1 Regression of reproductive component ( $y$ ) on size ( $x$ ) during flowering periods in five Ranunculaceae species (both  $x$  and  $y$  are ln-transformed)

| 物种<br>Species                           | 繁殖组分<br>Reproductive component | 数量<br>$N$ | 相关指数<br>$R^2$          | 回归系数<br>$b$ |
|---|--------------------------------|-----------|------------------------|-------------|
| 云生毛茛<br><i>Ranunculus longicaulis</i>   | 雄性生物量 Androecium               | 20        | 0.239 8 <sup>*</sup>   | 0.602 6     |
| var. <i>nephelogenes</i>                | 雌性生物量 Gynoecium                | 20        | 0.208 6 <sup>*</sup>   | 0.903 4     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 28        | 0.047 4 <sup>ns</sup>  | -0.206 2    |
| 展毛翠雀<br><i>Delphinium kamaonense</i>    | ♂/♀                            | 28        | 0.137 8 <sup>*</sup>   | -10.037 0   |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 19        | 0.263 0 <sup>*</sup>   | 0.477 0     |
| var. <i>glabrescens</i>                 | 雌性生物量 Gynoecium                | 19        | 0.335 1 <sup>*</sup>   | 0.538 3     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 31        | 0.107 2 <sup>ns</sup>  | -0.345 3    |
| 露蕊乌头<br><i>Aconitum gymnantrum</i>      | ♂/♀                            | 31        | 0.002 7 <sup>ns</sup>  | -0.241 2    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 16        | 0.562 6 <sup>***</sup> | 0.853 6     |
| Aconitum <i>gymnantrum</i>              | 雌性生物量 Gynoecium                | 16        | 0.382 4 <sup>**</sup>  | 0.791 6     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 25        | 0.416 6 <sup>***</sup> | -0.220 4    |
| 钝裂银莲花<br><i>Anemone obtusiloba</i>      | ♂/♀                            | 25        | 0.136 1 <sup>ns</sup>  | -1.733 6    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 15        | 0.635 8 <sup>***</sup> | 0.876 4     |
| Anemone <i>obtusiloba</i>               | 雌性生物量 Gynoecium                | 15        | 0.526 1 <sup>**</sup>  | 0.833 7     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 33        | 0.056 1 <sup>ns</sup>  | -0.227 5    |
| 毛茛状金莲花<br><i>Trollius ranunculoides</i> | ♂/♀                            | 33        | 0.116 2 <sup>*</sup>   | -2.890 8    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 14        | 0.317 8 <sup>*</sup>   | 0.673 7     |
| Trollius <i>ranunculoides</i>           | 雌性生物量 Gynoecium                | 14        | 0.320 0 <sup>*</sup>   | 0.567 8     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 29        | 0.190 2 <sup>*</sup>   | -0.314 9    |
|   | ♂/♀                            | 29        | 0.101 9 <sup>ns</sup>  | -13.609 0   |

\* :  $p < 0.05$  \*\* :  $p < 0.01$  \*\*\* :  $p < 0.001$  ns : 无显著性差异 No significance出极显著的负相关( $p < 0.01$ )。

## 2.2 低海拔区(2 900 m)植物花期的资源分配与个体大小

从表 2 可知,低海拔区 5 个种的资源投入与个体大小的关系与前文高海拔区的结论是一致的,个体越大,对花的投入越高( $b > 0$ ),而其所占比例越低( $b < 0$ );较大个体更偏向雌性器官的分配,而对雄性资源分配更低( $b < 0$ ),不论是生物量还是百分比。尽管有些结果在统计中不显著,但基本一致的趋势仍表明存在普遍的 SDS(Size-dependent strategy)现象。

## 2.3 花期繁殖资源对雌、雄性分配的 Trade-off

从表 3 中所列的雌雄生物量的  $b$  值(一个大于 1,另一个小于 1)可以发现,这 5 种毛茛科植物的雌雄功能间均存在 Trade-off。而且,种群之间存在差异,如展毛翠雀在合作的种群中,资源在雌雄功能间的分配没有表现出 Trade-off( $b$  均小于 1),但在玛曲的种群内存在 Trade-off,有露蕊乌头、钝裂银莲花种群间也有差异。

## 3 讨论

该文研究结果说明花期繁殖分配和性分配的大小依赖性在不同海拔的这 5 种毛茛科植物中是一致的,并且雌雄资源分配之间存在 Trade-off,表明这一类植物形成大小依赖的资源分配对策的生物学因素或环境因素是相似的。Charnov(1982)指出:SDS 的

适应性最严格的检验是比较同一个种在不同或隔离生境下的 SDS,正如我们对不同海拔种群的研究一样;不仅如此,而且我们认为对同一地区多个亲缘种(不同属)的比较全面的调查研究是必要的,可能更能说明这一类植物大小依赖的资源分配对策是在相似的选择压力下形成的,具有适应性。

### 3.1 个体大小与花期繁殖分配

实验结果表明个体大小与繁殖分配的异速关系:植物个体越大,花期繁殖投入越高,而投入到花的资源所占比例越小,符合以往果期繁殖分配的结论。由于在繁殖初期资源状况良好,繁殖代价较小,或采样时个体的物候差异,繁殖分配与个体大小的负相关在统计中可能不明显。许多研究已表明繁殖分配(不论花期还是果期)的大小依赖性(Happer, 1977; Samson & Werk, 1986; Weiner, 1988; Rees & Crawley, 1989; Thompson *et al.*, 1991; de Jong & Klinkhamer, 1994; Schmid *et al.*, 1995; Sugiyama & Bazzaz, 1998; Zhang & Jiang, 2002)。通常资源有效性、竞争和遗传差异是造成种群个体大小差异的主要原因,并产生繁殖分配的强烈的大小依赖性,而这种依赖性归因于内在影响即资源获取和繁殖分配在一个植株内的生理权衡(Trade-off)(Pickering, 1994)。因为对一个有限的资源库来说,对繁殖活动投入的加大,意味着对叶和根的营养活动投入的减少,所以导致获取资源的能力下降,影响个体的存活和生长。Reekie(1998)认为:繁殖分配随个体大小增大而减

表 2 低海拔区花期资源分配 ( $y$ ) 与个体大小 ( $x$ ) 的回归分析 (个体大小用营养器官的生物量来表示,  $x$  和  $y$  均进行自然对数转化)  
 Table 2 Relationships between flowering-stage resource allocation ( $y$ ) and plant size ( $x$ ) at the lower altitude (size represented by the biomass of vegetative organs, both  $x$  and  $y$  are ln-transformed)

| 物种<br>Species   | 繁殖组分<br>Reproductive component | 数量<br>$N$ | 相关指数<br>$R^2$          | 回归系数<br>$b$ |
|---|--------------------------------|-----------|------------------------|-------------|
| 云生毛茛<br><i>Ranunculus longicaulis</i><br>var. <i>nephelogenes</i> | 总花干重 Total flowers             | 10        | 0.289 4 <sup>ns</sup>  | 0.819 8     |
|   | 繁殖分配 Reproductive allocation   | 10        | 0.019 3 <sup>ns</sup>  | -0.180 2    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 10        | 0.154 0 <sup>ns</sup>  | 0.702 3     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium                | 10        | 0.287 3 <sup>ns</sup>  | 0.976 2     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 10        | 0.007 8 <sup>ns</sup>  | -0.117 5    |
|   | ♂/♀                            | 10        | 0.025 2 <sup>ns</sup>  | -0.273 9    |
| 展毛翠雀<br><i>Delphinium kamaonense</i><br>var. <i>glabrescens</i>   | 总花干重 Total flowers             | 16        | 0.803 4 <sup>***</sup> | 0.888 8     |
|   | 繁殖分配 Reproductive allocation   | 16        | 0.060 2 <sup>ns</sup>  | -0.111 2    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 16        | 0.263 0 <sup>*</sup>   | 0.477 0     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium                | 16        | 0.335 1 <sup>*</sup>   | 0.538 3     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 16        | 0.152 7 <sup>ns</sup>  | -0.411 8    |
|   | ♂/♀                            | 16        | 0.005 6 <sup>ns</sup>  | -0.061 3    |
| 露蕊乌头<br><i>Aconitum gymnantrum</i>                                | 总花干重 Total flowers             | 10        | 0.976 9 <sup>***</sup> | 0.944 3     |
|   | 繁殖分配 Reproductive allocation   | 10        | 0.128 5 <sup>ns</sup>  | -0.055 7    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 10        | 0.944 5 <sup>***</sup> | 0.714 0     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium                | 10        | 0.903 6 <sup>***</sup> | 0.969 4     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 10        | 0.644 0 <sup>**</sup>  | -0.230 3    |
|   | ♂/♀                            | 10        | 0.449 7 <sup>*</sup>   | -0.255 3    |
| 钝裂银莲花<br><i>Anemone obtusiloba</i>                                | 总花干重 Total flowers             | 20        | 0.158 1 <sup>*</sup>   | 0.348 4     |
|   | 繁殖分配 Reproductive allocation   | 20        | 0.396 4 <sup>**</sup>  | -0.651 6    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 20        | 0.031 4 <sup>ns</sup>  | 0.211 3     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium                | 20        | 0.219 8 <sup>*</sup>   | 0.884 0     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 20        | 0.021 5 <sup>ns</sup>  | -0.098 5    |
|   | ♂/♀                            | 20        | 0.228 1 <sup>*</sup>   | -0.672 7    |
| 毛茛状金莲花<br><i>Trollius ranunculoides</i>                           | 总花干重 Total flowers             | 15        | 0.800 8 <sup>***</sup> | 0.828 4     |
|   | 繁殖分配 Reproductive allocation   | 15        | 0.147 1 <sup>ns</sup>  | -0.171 6    |
|   | 雄性生物量 Androecium               | 15        | 0.367 1 <sup>*</sup>   | 0.337 0     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium                | 15        | 0.490 0 <sup>**</sup>  | 0.967 7     |
|   | 雄性分配 Sex allocation            | 15        | 0.636 3 <sup>***</sup> | -0.491 4    |
|   | ♂/♀                            | 15        | 0.267 4 <sup>*</sup>   | -0.630 7    |

表注同表 1 Notes see Table 1

表 3 不同种群内花期繁殖资源大小 ( $x$ ) 与雌、雄性生物量 ( $y$ ) 的回归分析 ( $x$  和  $y$  均进行自然对数转化)

Table 3 Regression analyses between reproductive resource status ( $x$ ) and two sexes allocation ( $y$ ) within population (both  $x$  and  $y$  are ln-transformed)

| 物种<br>Species   | 繁殖性状<br>Reproductive traits | 合作 Hezuo  |                        |             | 玛曲 Maqu   |                        |             |
|---|-----------------------------|-----------|------------------------|-------------|-----------|------------------------|-------------|
|   |                             | 数量<br>$N$ | 相关指数<br>$R^2$          | 回归系数<br>$b$ | 数量<br>$N$ | 相关指数<br>$R^2$          | 回归系数<br>$b$ |
| 云生毛茛<br><i>Ranunculus longicaulis</i> var.<br><i>nephelogenes</i> | 雄性生物量 Androecium            | 10        | 0.475 6 <sup>*</sup>   | 0.810 0     | 20        | 0.465 4 <sup>***</sup> | 0.723 4     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium             | 10        | 0.917 5 <sup>***</sup> | 1.144 7     | 20        | 0.618 8 <sup>***</sup> | 1.340 8     |
| 展毛翠雀<br><i>Delphinium kamaonense</i> var. <i>glabrescens</i>      | 雄性生物量 Androecium            | 16        | 0.160 1 <sup>ns</sup>  | 0.375 3     | 15        | 0.766 7 <sup>***</sup> | 1.157 8     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium             | 16        | 0.354 3 <sup>*</sup>   | 0.558 2     | 15        | 0.314 9 <sup>*</sup>   | 0.683 5     |
| 露蕊乌头<br><i>Aconitum gymnantrum</i>                                | 雄性生物量 Androecium            | 10        | 0.952 7 <sup>***</sup> | 0.750 6     | 16        | 0.710 7 <sup>***</sup> | 0.778 9     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium             | 10        | 0.921 6 <sup>***</sup> | 1.024 7     | 16        | 0.125 1 <sup>ns</sup>  | 0.367 5     |
| 钝裂银莲花<br><i>Anemone obtusiloba</i>                                | 雄性生物量 Androecium            | 20        | 0.508 2 <sup>***</sup> | 0.670 5     | 13        | 0.733 9 <sup>***</sup> | 0.755 5     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium             | 20        | 0.860 2 <sup>***</sup> | 1.379 6     | 13        | 0.834 8 <sup>***</sup> | 0.841 9     |
| 毛茛状金莲花<br><i>Trollius ranunculoides</i>                           | 雄性生物量 Androecium            | 15        | 0.583 7 <sup>***</sup> | 0.456 1     | 14        | 0.433 3 <sup>**</sup>  | 1.030 5     |
|   | 雌性生物量 Gynoecium             | 15        | 0.699 4 <sup>***</sup> | 1.249 0     | 14        | 0.242 0 <sup>*</sup>   | 0.646 8     |

表注同表 1 Notes see Table 1

少,或许是由于繁殖代价随个体大小增大的一个直接结果,代价的增大可以部分地解释为对繁殖支持结构的分配增加。在高寒草甸这个独特的生态系统中,毛茛科植物会受到各种外界因素的干扰,如牛羊的践踏(因为是天然牧场)、冰雹的损伤等,那么较大的植株风险也较大,繁殖的代价更高,这可能也是繁殖分配随个体大小减小的原因之一。Weiner(1988)认为植物开始繁殖必须达到一定的大小(大小阈值)是造成繁殖分配大小依赖性的生物学因素之一,该文的数据并不能证明存在这种大小阈值。

### 3.2 SDS的性分配

该文研究结果与SDS的理论预测是一致的,即大个体是偏雌的性分配,而小个体是偏雄的性分配。性分配的大小依赖性也曾受到质疑,例如,Lloyd和Bawa(1984)认为,个体大小和性表达的联系很弱;在*Discaria toumatou*(Lloyd & Bawa, 1984)和*Ranunculus*(Thompson *et al.*, 1991, 与该文研究的云生毛茛*Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*是不同的种),性表达并不随个体大小变化。尽管有这些例外,但在一次结实及多年生植物中,SDS似乎是普遍现象。Klinkhamer等(1997)总结过去自然种群和人工控制实验的数据,在44个单次结实的物种中,有26个是显著的SDS,其中25个种是随着植物大小的增加更注重雌性器官的投入。以上这些研究基本上都是从雌性功能(果实和种子)来考虑的,即雌性适合度与个体大小的关系,当然,性分配理论的预测也指的是果实期(种子),用花期的雄性投入和繁殖投入(果期+花期)的比值作为性分配的。正如前言所述,植物整个生活史是一个动态过程,资源库的压力在生活期各个阶段是变化的,而且花和果实(花粉和种子)的组成成分也不一样,即两性功能时间上的分离造成所利用资源库的不同。性别的改变可以发生在生活的各个时期,包括花的形成和果实的发育(Lloyd & Bawa, 1984),所以选择在生活期某个时刻,测量个体大小和繁殖资源分配的关系也许更能说明当时的权衡关系。该文结果表明花期性分配同样是大小依赖的,植物自身能够在生活期的不同阶段根据自身的资源状况调节两个性别的资源投入,大个体意味着较佳的资源状况,偏向雌性投入以产生更多的胚珠,生产更多的种子获得更高的适合度。

Wright和Barret(1999)以延龄草属(*Trillium*)的两个种(也是两性花虫媒植物)为研究材料,发现花期雌、雄器官的投入随个体大小都增加,但是雌性投入增加的更快,即大个体更偏向雌性器官的投入,

P/O与个体大小是显著的负相关,个体越大,P/O越低(偏雌的性分配),与该文的结论是相符的。对于虫媒植物,较大的植株生产更多的花,吸引更多的昆虫访花,增加了总的花粉输出,但是,这也产生了一个不可避免的代价——同株异花授粉(Klinkhamer *et al.*, 1997),每朵花的实际花粉输出减少了;而且,对于自交亲和的种,这也增强了花粉(自交的和异交的)对胚珠的竞争——局域配偶竞争(Wright & Barrett, 1999),个体总的适合度收益降低了,因此,较大的个体选择偏雌的性分配(减少花粉数,增加胚珠数),以使适合度收益达到最高,云生毛茛可能属于这种情况。而另外4个种的P/O与个体大小并没有显著的相关性,可能有多种原因,如传粉昆虫的效率较高(同株异花授粉的影响小),增加的雌性投入用于提高胚珠的质量(单个胚珠更重),当然,也有实验误差的可能性(样本量较小、取样误差等)。可见,P/O与个体大小的关系可能更为复杂,需要更多更精细(如花粉粒大小、数目的变化)的实验来验证。

### 3.3 雌、雄性分配的Trade-off

性分配理论假定总的繁殖资源是固定的,雌雄功能之间存在权衡(Trade-off),对雄性功能分配增多,那么雌性功能的分配就会减少(Charnov, 1982)。该文的结果证实雌雄同花植物的雌雄之间存在着Trade-off。当然,采用不同的测量指标(如氮、磷、碳等)可能会有影响。植物在两性功能资源分配的这种Trade-off应该产生负的遗传相关,而已有的数据显示既存在正的遗传相关的物种,也有负遗传相关的物种(Campbell, 2000),毛茛科植物两性功能权衡的遗传上的相关性检验将是今后工作的任务之一。

## 参 考 文 献

- Brunet, J. 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 79 ~ 84.
- Campbell, D. R. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 227 ~ 232.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female function in plants. *Evolution*, **41**: 948 ~ 968.
- Charnov, E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton: Princeton University Press.
- De Jong, T. J. & P. G. L. Klinkhamer. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology*, **82**: 399 ~ 402.
- Du, G. Z. (杜国祯) & G. Wang (王刚). 1995. Succession and qualitative change of artificial grassland of Gan Nan sub-alpine meadow. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **37**: 306 ~ 313. (in Chinese with English abstract)
- Geber, M. A. & E. L. Charnov. 1986. Sex allocation in hermaphrodites with partial overlap in male/female resource in-

- puts. *Journal of Theoretical Biology*, **118**: 33 ~ 43.
- Happer, J.L. 1977. *The population biology of plants*. San Diego: Academic Press.
- Klinkhamer, P. G. L., T.J. de Jong & H. Metz. 1997. Sex and size in cosexual plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 260 ~ 265.
- Lloyd, D.G. & K. S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, **17**: 255 ~ 338.
- Pickering, C. M. 1994. Size-dependent reproduction in Australian alpine *Ranunculus*. *Australian Journal of Botany*, **19**: 336 ~ 344.
- Reekie, E. G. 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany*, **76**: 43 ~ 50.
- Rees, M. & M.J. Crawley. 1989. Growth, reproduction and population dynamics. *Functional Ecology*, **3**: 645 ~ 653.
- Samson, D. A. & K. S. Werk. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *American Naturalist*, **127**: 667 ~ 680.
- Schmid, B., F. A. Bazzaz & J. Weiner. 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Canadian Journal of Botany*, **73**: 1831 ~ 1837.
- Solomon, B. P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **73**: 1215 ~ 1221.
- Sugiyama, S. & F. A. Bazzaz. 1998. Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity. *Functional Ecology*, **12**: 280 ~ 288.
- Thompson, B. K., J. Weiner & S. I. Warweck. 1991. Size-dependent reproductive output in agricultural weeds. *Canadian Journal of Botany*, **69**: 442 ~ 446.
- Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust eds. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. New York: Oxford University Press. 228 ~ 245.
- Wright, S. I. & S. C. H. Barrett. 1999. Size-dependent gender modification in a hermaphroditic perennial herb. *Proceedings of the Royal Society Ser. B*, **266**: 225 ~ 232.
- Wu, Z. Y. (吴征镒). 1980. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press. 624 ~ 649. (in Chinese)
- Zhang, D. Y. & X. H. Jiang. 2002. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plant. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**: 74 ~ 83.
- Zhang, D. Y. (张大勇). 2000. *Researches on theoretical ecology*. Beijing: China Higher Education Press. (in Chinese)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣