影响黄帚橐吾种子生产的因素 I . 生境和花序结构

刘左军^{1,2} 杜国祯^{1*} 陈家宽³ 刘振恒⁴ 董高生⁴ 马建云⁴

(1 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000) (2 西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

(3 复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433) (4 玛曲县草原工作站, 甘肃玛曲 747300)

摘 要 通过对黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)自然种群在不同生境和种群密度下的种子生产的研究, 结果显示: 1) 黄帚橐吾的种子生产无论是在种群水平, 还是在总花序上同一部位头状花序水平, 均受到生境条件的影响, 其种子数量、种子均重和种子总重量等特征在不同生境间表现出沙地 > 滩地 > 坡地, 在同一生境内则为高密度种群 > 低密度种群和植被盖度较低 > 植被盖度较高的趋势(滩地例外); 2) 种子生产中的种子数量和种子总重与总花序大小、头状花序数量以及无性系株大小多呈显著正相关, 与个体密度无关, 但种子均重与上述因素(除无性系株大小外)的关系不显著; 3) 在总花序内不同部位头状花序间表现出的种子生产变化趋势(顶部 > 基部)不受生境条件、种群密度等因素的影响; 4) 种子生产在总花序上所表现出的这种部位依赖性可能是由于不同部位头状花序间开花时序上的差异引起种子从母体获取资源上的不同所致。

关键词 黄帚橐吾 总花序 头状花序 种子生产 部位依赖

FACTORS INFLUENCING SEED PRODUCTION IN *LIGULARIA VIRGAUREA* I . HABITAT AND ARCHITECTURE OF INFLORESCENCE

LIU Zuo-Jun^{1,2} DU Guo-Zhen^{1*} CHEN Jia-Kuan³ LIU Zhen-Heng⁴

DONG Gao-Sheng⁴ and MA Jian-Yun⁴

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

(2 College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

(3 Key Laboratory of MOE for Biodiversity Science & Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200443, China)

(4 Pastureland Station of Maqu, Maqu, Gansu 747300, China)

Abstract *Ligularia virgaurea* has become a dominant weed in degraded rangeland of alpine meadow because of over-grazing and the selective feeding habit of livestock. Its coverage has risen from 5% – 20% in the 1970s to 20% – 50% at present. Since knowledge of the growth, development, reproduction and dispersal characteristics is lacking, we have no good ways to prevent its spread and eradicate it. Therefore, researching the features of seed production of *L. virgaurea* in natural populations, the principles of sexual reproduction in this species, and the variation in degree and reason of seed size within habitats, individuals and different positions of capitulum intra-inflorescence has important applicable value and theoretical implications.

The material we studied was collected from Nima (101°53'E, 35°58'N, altitude 3 500 m) in Maqu county, Gansu province, North-east region of Qingzang Plateau. The plot is in an area with different degrees of degradation. This region belongs to the alpine meadow rangeland type. *L. virgaurea* is a perennial herb of Compositae; its common inflorescence lies at the top of stem and it consists of capitula that bloom from top to bottom. It can also clone through rhizomes.

After maturation of *L. virgaurea* seed, 10 – 16 quadrats per plot were set up, from which 1 – 3 seed producing ramets per quadrat were sampled, and brought to the laboratory. The vegetative structure and reproductive structure were separated, heated for 24 hours at 75 °C for drying over, and weighed with an electronic balance (g/10 000). The biomass of ramets, common inflorescence, seeds and capitula of different positions of the common inflorescence were measured; the numbers of capitulum and seed per common inflorescence, and capitulate seed numbers of different positions in the common inflorescence were amounted. The data were analyzed through ANOVA and linear regression. The measurements taken were: the size of ramet and common inflorescence represented by their dry weight of biomass (common inflorescence biomass means the dry weight of section from the first available capitulum in the bottom to the top of common inflorescence); the available capitulum of the top, middle and bottom representing separately the first of the top, the 1/2 position of common

收稿日期: 2002-03-19 接受日期: 2002-12-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目重大研究计划(90202009)、重大项目(39893360-3), 甘肃省“九·五”重点攻关资助项目(GK-971-2-

35A)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

inflorescence and the last of the bottom; the percentage produced seed of the common inflorescence in every plot (setting percentage per plant); capitulum percentage (setting percentage per inflorescence); mean seed weight (seed weight of common inflorescence per plant/ its number that amplified 100 times). Mean seed number is the number of seeds per common inflorescence per plant. Capitula number and mean seed number per capitulum were also calculated.

The results show: 1) the seed production of *L. virgaurea* was affected by habitats not only at a population level but at the capitulum level of the same position (such as top or middle or bottom) within common inflorescence, and shows definite trends; for example, floodland > lowland > hillside, and in the same habitat, lower population densities > higher one, lower vegetational coverage > higher one except for lowlands. 2) except for the seed mean weight, there was a highly positive correlation between the seed number or seed weight and common inflorescence size or capitulate number or individual size, but there was no correlation with individual densities. 3) the trend (top > bottom) of seed production among the different positional capitula within the common inflorescence was not influenced by the factors of habitats and population densities. 4) position-based seed production may be caused by blooming time series of the different positional capitula within the common inflorescence. This inherent mechanism may ensure early developing capitula can gain more resources from the resource pool than later developing ones.

Key words *Ligularia virgaurea*, Common inflorescence, Capitulum, Seed production, Position-based

生活史理论预测生物体将生产最佳大小的后代 (Haig & Westoby, 1988; 张大勇, 2000), 小于最佳大小的后代将不能存活或适合度下降。据此可推测, 由于可利用资源的变化而植物的种子生产受到影响时, 首当其冲的是种子数量的减少, 其次才是降低平均种子的大小。因此, 自然条件下, 种子大小是相对稳定的 (Weiner, 1988)。但实际上, 无论是种群间 (Vaughton & Ramsey, 1997; 刘左军等, 2002)、个体间, 还是个体内果实 (果序) 间, 甚至果序内不同部位间, 种子大小都存在着不同程度的差异, 受到许多因素的影响 (Wulff, 1986; Brunet, 1996; Vaughton & Ramsey, 1997; Warringa *et al.*, 1998; Lavee *et al.*, 1999; Medrano *et al.*, 2000; 刘左军等, 2002)。当然, 种群间种子大小的差异比个体间、个体内果实 (果序) 间以及果序内不同部位间种子大小的差异要小得多 (Vaughton & Ramsey, 1997)。这一现象说明单一的最佳种子大小在自然条件下是不稳定的, 只有种子大小呈 ESS (进化稳定对策) 分布形式才是稳定的, 即由单一基因型的亲代产生混合大小的种子或由产生单一大小种子的不同基因型亲代在种群内以合适比例出现而实现 (张大勇, 2000)。

位于青藏高原的高寒草甸是一个独特的生态系统。由于其特殊的地理区域和气候条件, 孕育着许多土著物种, 具有丰富的种质资源。其物种演化、生活史对策和生态系统的功能早已引起国内外学者的高度重视。但近 20 多年来, 由于草场过牧、草地退化日趋严重而引起生态环境不断恶化这一问题, 在国内外更是受到社会的广泛关注。因此, 高寒草甸生态系统退化过程及可逆机理的研究已十分迫切。

作为分布于高寒草甸上的一种毒杂草——黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*), 因其个体含有白色有毒乳液而家畜不食。在草场持续过牧和家畜的选择性取食下, 现已成为高寒草甸退化草地上一种优势毒杂草, 其盖度也由 20 世纪 70 年代末的 5% ~ 20% 上升到现在的 20% ~ 50%。虽然, 黄帚橐吾种群的消长动态已成为牧民和科技工作者十分关注的问题之一, 但由于对其生长、发育、繁殖和扩散等生活史对策还所知甚少, 故对黄帚橐吾的防治也就束手无策。因此, 对黄帚橐吾自然条件下的种子生产特性研究, 了解其在不同生境条件下的繁殖对策, 既有助于为科学防治提供理论依据, 也有助于了解高寒草甸这一特殊生境条件下植物种子生产在不同种群间、个体间以及果序内部位间的变化, 通过分析对比而探索产生这种变异的原因, 进而对分布于青藏高原上的植物的繁殖对策有一个客观的认识。

1 材料和方法

1.1 材料采集地点自然概况

研究所用材料——黄帚橐吾是 2000 年 8 月 31 日至 9 月 6 日采自甘肃省甘南藏族自治州玛曲县尼玛乡天然草地 (101°53'E, 35°58'N)。该区位于青藏高原东北缘 (平均海拔 3 500 m), 属高寒草甸植被类型 (吴征镒, 1980)。由于近 20 多年来草场过牧现象日趋严重而导致草地不同程度地退化, 其显著特征除单位面积产草量大幅度下降、土壤裸露和地上地下鼠害加重外, 草场群落结构也发生了深刻的变化, 毒杂草成分显著增加。研究材料采集样地为退化程度不同的草地。

1.2 实验材料

黄帚橐吾属菊科橐吾属一种多年生草本植物。营养生长期无茎,仅有 1~10 片簇生叶,仅在有性繁殖期有茎;由几个至数十个头状花序沿总花序轴辐射状排列而组成的总花序顶生,平均长度为 10.4~21.0 cm(刘左军等,2002);据我们两年的野外定株观察,发现黄帚橐吾自然种群花期约 50 d 左右,总花序的花期约 25 d 左右,头状花序的花期约 10 d 左右,总花序的开花次序是由顶部头状花序到基部头状花序;根肉质;除有性繁殖外,还可通过地下横走的根状茎进行克隆生长(单保庆等,2000)。

1.3 研究方法

在不同退化程度的生境中,于黄帚橐吾自然种群种子成熟后期随机取样,样地概况、取样数及平均密度详见另文(刘左军等,2002)。每一样地有 10~16 个样方,每一样方各取 1~3 株结实的个体,将其总花序装袋晾干,带回实验室。在称干重之前,先在 75 ℃烘箱中烘 24 h,然后再用天平称重。分别记载地上无性系株、总花序、头状花序、种子以及顶部、中部、基部不同部位头状花序的生物量,统计单株头状花序数量、种子数量和顶部、中部、基部不同部位头状花序的种子数量等,数据经方差分析和线性回归分析(杜荣骞,1999;李春喜等,2001)。测定标准:黄帚橐吾地上无性系株大小以地上生物量干重为准;总花序生物量是指基端第一个有效头状花序到顶端头状花序的干重;顶部、中部、基部头状花序分别指总花序顶端、中部(总花序 1/2 处)和基端的有效头状花序;各样地的单株结实率以总花序为单位,而头状花序结实率是以各部位的头状花序为单位;种子

均重指单株总花序(或某一部位头状花序)种子重量与种子数量之比;种子均数指单株总花序种子数量与头状花序数量之比,即平均每个头状花序的种子数量;上述种子皆指瘦果,有效头状花序指可开花结籽的头状花序,无效头状花序则指未开花的头状花序。

2 结果与分析

2.1 生境条件对黄帚橐吾种子生产的影响

2.1.1 不同生境条件下的结实率

黄帚橐吾自然种群无论是单株结实率还是同一部位花序结实率均可表现出生境效应,即滩地和沙地的结实率相对较高,而坡地较低。这说明黄帚橐吾的有性繁殖也将受到生境条件的影响(表 1)。根据两年的野外观察和实验经验,认为这种生境间结实率的差异可能与下列因素有关:1)天敌取食,即与寄生动物(一种双翅目蝇类幼虫)对头状花序侵食程度有关。经初步统计,天敌对分布于坡地的黄帚橐吾自然种群的头状花序寄生率最高(达 85%左右,另文发表),由于寄生天敌的取食,导致花序结实率大幅度下降,甚至不能形成种子。2)资源竞争,由于坡地放牧压力相对较小,生境内其它种类的植物生长较好,植被盖度最高,导致种间地下和地上资源竞争加剧,而自然条件下黄帚橐吾在资源竞争上处于劣势。此外,同一生境同一部位的花序结实率与植被盖度的反比关系也证明了这一点。3)花粉限制,即由于坡地传粉昆虫种类或数量上的差异而导致花粉传播受阻或传粉效率下降,使胚珠不能受精。但最后一个因素还需实验证明。

表 1 生境概况和黄帚橐吾自然种群的结实率
Table 1 A general description of the habitats and seed set of natural population of *Ligularia virgaurea*

样地 Plot	取样数 Sample number	生境 Habitat	植被盖度 Vegetation coverage (%)	种群密度 Population density (ramet·m ⁻²)	结实率 Setting percentage (%)			
					单株 Ramet	头状花序 Capitulum		
						顶部 Top	中部 Central	基部 Bottom
A	26	沙地 Floodland	20~30	133	100.00	88.46	76.92	57.69
B	26	沙地 Floodland	30~50	57	100.00	69.23	73.08	42.31
C	25	坡地 Hillside	>90	107	76.00	40.00	40.00	12.00
D	26	坡地 Hillside	>90	26	80.80	11.54	38.46	15.38
E	25	滩地 Lowland	60	166	100.00	76.00	84.00	72.00
F	25	滩地 Lowland	60	26	100.00	88.00	84.00	68.00
G	25	滩地 Lowland	30~50	76	96.00	36.00	44.00	36.00
H	25	沙地 Floodland	<90	20	100.00	84.00	88.00	92.00

2.1.2 不同生境条件下的种子生产

通过对自然条件下构成黄帚橐吾种子生产的两个基本成分——单株种子数量和种子均重的检测,以及相关的单株头状花序数量、头状花序种子均数和种子重量等特征的测定,其结果表明(表2):1)不同生境下,种子数量、种子均重以及头状花序种子均数和种子重量等特征在部分样地间差异显著,其大小在相对较高的种群密度下均可依次排列为沙地>滩地>坡地,除种子数量在3种生境间的差异达到显著水平外,其余均为沙地显著大于坡地,而滩地与沙地和坡地间的差异不显著;而在较低的种群密度下,上述特征依其大小均有滩地>沙地>坡地的趋势,且滩地显著大于坡地,沙地与滩地和坡地间的差异不显著。2)上述特征的大小在同一生境内,种群密度较高的大于种群密度较低的(滩地相反),但仅有沙地生境达到显著水平。3)在沙地生境内,上述特征大小表现为植被盖度较低的大于植被盖度较高的,且达到显著水平。而在滩地生境内的表现则于

沙地相反,为植被盖度较高的大于植被盖度较低的,除种子均重外,也达到显著水平。4)不同生境下,单株头状花序数量的多少在种群密度相对较高时依次排列为沙地>坡地>滩地,仅沙地与滩地间的差异达到显著水平,坡地与沙地、滩地间的差异不显著。而在种群密度相对较低时,虽滩地和坡地都大于沙地,但差异均不显著。5)头状花序种子均数在不同生境间的变化趋势与种子数量、种子重量的变化趋势相同,而单株头状花序数量与之稍有不同,其原因是天敌寄生影响种子数量,不影响头状花序数量。

2.2 黄帚橐吾种子生产与种群密度、无性系株大小的关系

在同一生境内,构成种子生产的诸特征与无性系株大小、总花序大小、头状花序数量以及不同斑块个体密度的回归分析表明(表3):1)种子数量和种子重量均与无性系株大小、总花序大小、头状花序数量呈现出不同程度的正相关关系,从达到显著或极显著水平的样地数量而言,诸特征与总花序大小相

表2 不同生境条件下种子总数、种子总重和种子均数的差异
Table 2 The difference of seed number, seed weight and seed mean weight in different habitats

样地 Plot	取样数 Sample number	种子总数 Seed number (no. · ramet ⁻¹) M ± SD	种子均重 Seed mean weight (g · 100) M ± SD	种子均数 Seed mean number (capitulum · ramet ⁻¹) M ± SD	种子重 Seed weight (g · ramet ⁻¹) M ± SD	头状花序数 Capitate number (no. · ramet ⁻¹) M ± SD
A	25	192.00 ± 146.97 ^a	0.22 ± 0.05 ^{ab}	5.66 ± 3.23 ^a	0.41 ± 0.35 ^a	31.84 ± 10.00 ^a
B	25	50.84 ± 44.95 ^{cd}	0.15 ± 0.05 ^{cd}	2.23 ± 1.65 ^c	0.09 ± 0.09 ^{cd}	21.16 ± 6.48 ^{cd}
C	25	17.60 ± 26.46 ^d	0.13 ± 0.08 ^d	0.72 ± 1.12 ^d	0.03 ± 0.05 ^d	27.56 ± 10.47 ^{ab}
D	25	9.48 ± 14.61 ^d	0.14 ± 0.08 ^d	0.39 ± 0.54 ^d	0.02 ± 0.03 ^d	24.52 ± 8.85 ^{bc}
E	25	64.16 ± 54.09 ^c	0.15 ± 0.03 ^{cd}	3.62 ± 2.72 ^b	0.10 ± 0.08 ^{cd}	17.88 ± 5.12 ^d
F	25	88.60 ± 70.18 ^{bc}	0.19 ± 0.10 ^{bc}	3.74 ± 2.48 ^b	0.15 ± 0.11 ^c	24.52 ± 8.42 ^{bc}
G	25	15.00 ± 21.22 ^d	0.18 ± 0.10 ^{cd}	0.66 ± 0.85 ^d	0.03 ± 0.05 ^d	22.04 ± 5.07 ^{cd}
H	25	123.84 ± 95.90 ^b	0.26 ± 0.07 ^a	4.03 ± 2.41 ^b	0.32 ± 0.24 ^b	28.80 ± 9.80 ^{ab}

M:平均数 Mean SD:标准差 Standard deviation 同一列小写字母相同者,为差异不显著;字母不同者,示差异显著($p < 0.05$) Data with the same small letters are no significant difference, data with different small letters mean $p < 0.05$ in the same column

表3 种子数量、产量和均数与无性系株大小、头状总数及总花序重的回归分析
Table 3 The regression analyses between seed (number or weight or mean number) and ramet size or capitate number or common inflorescence size

样地 Sample umber	无性系株大小 Ramet size (g · ramet ⁻¹)	头状花序数 Capitate number (no. · ramet ⁻¹)	总花序重 Common inflorescence size (g · ramet ⁻¹)
种子总数 Seed sum (no. · ind. ⁻¹)	A $y = 9.622\ 4x + 112.4\ R^2 = 0.059\ 5$ B $y = 21.718x - 33.49\ R^2 = 0.396\ 1^{**}$ F $y = 12.814x + 42.51\ R^2 = 0.056\ 9$ H $y = 13.166x + 42.03\ R^2 = 0.173\ 2^{*}$	$y = 11.14x - 162.7\ R^2 = 0.574\ 8^{**}$ $y = 3.993x - 33.66\ R^2 = 0.331\ 3^{**}$ $y = 2.855x + 18.59\ R^2 = 0.117\ 4$ $y = 6.659x - 67.93\ R^2 = 0.462\ 8^{**}$	$y = 55.568x + 16.12\ R^2 = 0.338\ 1^{**}$ $y = 49.848x - 11.31\ R^2 = 0.395\ 8^{**}$ $y = 55.666x + 14.86\ R^2 = 0.161\ 4^{*}$ $y = 42.34x + 9.78\ R^2 = 0.340\ 1^{**}$
种子总重 Seed weight (g)	A $y = 0.030\ 4x + 0.164\ R^2 = 0.104\ 3$ B $y = 0.047\ 6x - 0.097\ R^2 = 0.524\ 2^{**}$ F $y = 0.027\ 5x + 0.055\ R^2 = 0.100\ 1$ H $y = 0.047\ 7x + 0.025\ R^2 = 0.354\ 4^{**}$	$y = 0.026\ 3x - 0.42\ R^2 = 0.566^{**}$ $y = 0.008x - 0.08\ R^2 = 0.362\ 9^{**}$ $y = 0.004\ 1x + 0.05\ R^2 = 0.093$ $y = 0.016\ 2x - 0.15\ R^2 = 0.427\ 4^{**}$	$y = 0.149x - 0.06\ R^2 = 0.428\ 4^{**}$ $y = 0.109\ 9x - 0.05\ R^2 = 0.529\ 6^{**}$ $y = 0.121\ 5x - 0.01\ R^2 = 0.293\ 1^{**}$ $y = 0.133\ 3x - 0.04\ R^2 = 0.525\ 7^{**}$
种子均数 Seed mean number	B $y = 0.596\ 8x - 0.084\ R^2 = 0.222\ 3^{*}$	$y = 0.089\ 1x + 0.35\ R^2 = 0.122\ 4$	$y = 1.328\ 9x + 0.58\ R^2 = 0.209\ 1^{*}$

显著性水平 Significant levels * : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$

关程度较高, 其次是与头状花序数量, 而与无性系株大小相关程度较低; 从达到显著水平的样地生境而言, 几乎均为沙地生境(样地 A、B、H), 尤其是在较低的种群密度下(样地 B、样地 F)。2) 种子均数虽与无性系株大小、总花序大小仅在样地 B 中呈显著正相关, 但其余无明显趋势。3) 种子数量、种子重量和种子均数与生境内斑块间无性系株密度均无显著相关关系。

2.3 种子生产的部位效应

2.3.1 同一部位头状花序的种子生产

对总花序上同一部位(顶部或中部或基部)头状花序种子生产特征(如种子数量、种子均重和种子重量)的测定结果显示, 诸特征在不同生境间均存在着差异, 但差异程度各异(表 4): 1) 在沙地、坡地和滩地 3 种生境间, 同一部位(顶部或中部或基部)头状花序的种子数量、种子均重和种子重量等特征多呈现出显著差异, 并表现出沙地 > 滩地 > 坡地的趋势; 2) 在同一生境植被盖度接近的条件下, 同一部位(顶部或中部或基部)头状花序的种子数量、种子均重和种子重量等特征在沙地中有种群密度较高 > 种群密度较低的趋势, 并在顶部和中部头状花序达到显著

水平, 而在滩地中则相反, 即有种群密度较低 > 种群密度较高的趋势, 但未达到显著水平; 3) 在同一生境种群密度接近的条件下, 同一部位(顶部或中部或基部)头状花序的种子数量、种子均重和种子重量等特征在沙地中有植被盖度较低者 > 较高者的趋势, 并多达到显著水平, 但在滩地中相反, 为植被盖度较高者 > 较低者的趋势, 并在中部和基部头状花序中达到显著水平, 虽顶部头状花序不同, 可未达到显著水平。

2.3.2 不同部位头状花序的种子生产

对不同生境同一总花序上不同部位(顶部、中部和基部)头状花序间的种子数量、种子重量和种子均重等特征进行统计分析, 除样本量太少不宜分析(样地 C、D)和差异不显著的样地外(样地 B、F), 其余分析结果如同花序结实率一样(表 1, 表 4)表现出(图 1): 1) 顶部头状花序在种子数量、种子重量和种子均重等特征上显著大于基部头状花序的; 2) 在种群密度较高的条件下(样地 A、E), 同一生境不同部位头状花序间在种子数量、种子重量和种子均重等特征上表现出相同的变化趋势; 3) 在种群密度较低条件下, 同一生境(样地 B 和 H, F 和 G)不同部位头状

表 4 不同生境间同一部位头状花序种子生产的差异
Table 4 The difference of seed production on same positional capitulum in different habitats

部位 Position	样地 Plot	取样数 Sample number	种子数 Seed number (no. · capitulum ⁻¹) M ± SD	种子重 Seed weight (g · capitulum ⁻¹) M ± SD	种子均重 Seed mean weight (g · 100) M ± SD
顶部 Top	A	23	10.30 ± 5.89 ^a	2.33 ± 1.17 ^a	0.24 ± 0.06 ^b
	B	18	6.33 ± 4.46 ^{bc}	1.19 ± 0.85 ^b	0.20 ± 0.07 ^{bc}
	C	10	1.79 ± 1.34 ^d	0.33 ± 0.34 ^c	0.17 ± 0.05 ^c
	E	19	6.79 ± 4.81 ^{bc}	1.09 ± 0.74 ^b	0.17 ± 0.04 ^c
	F	22	5.18 ± 3.80 ^{bc}	0.97 ± 0.81 ^{bc}	0.19 ± 0.06 ^c
	G	9	3.89 ± 2.85 ^{cd}	0.83 ± 0.67 ^{bc}	0.20 ± 0.05 ^{bc}
	H	21	8.24 ± 4.82 ^{ab}	2.29 ± 1.35 ^a	0.28 ± 0.07 ^a
中部 Central	A	20	8.50 ± 4.05 ^a	1.98 ± 1.27 ^a	0.23 ± 0.06 ^{ab}
	B	19	3.95 ± 3.34 ^{bc}	0.67 ± 0.55 ^{bc}	0.18 ± 0.07 ^{cd}
	C	10	1.90 ± 0.99 ^{cd}	0.33 ± 0.17 ^{bc}	0.17 ± 0.04 ^{cd}
	D	10	1.00 ± 0.00 ^d	0.18 ± 0.04 ^c	0.18 ± 0.04 ^{cd}
	E	21	4.81 ± 4.64 ^b	0.74 ± 0.71 ^{bc}	0.15 ± 0.03 ^d
	F	21	5.05 ± 3.49 ^b	0.93 ± 0.66 ^b	0.18 ± 0.05 ^{cd}
	G	11	1.36 ± 0.81 ^d	0.28 ± 0.20 ^c	0.20 ± 0.04 ^{bc}
	H	22	5.59 ± 3.39 ^{ab}	1.61 ± 1.15 ^a	0.28 ± 0.08 ^a
基部 Bottom	A	15	4.60 ± 3.70 ^a	0.78 ± 0.75 ^{ab}	0.17 ± 0.07 ^b
	B	11	5.36 ± 4.63 ^a	0.76 ± 0.65 ^{ab}	0.15 ± 0.05 ^b
	E	18	3.00 ± 1.78 ^{ab}	0.39 ± 0.24 ^{bc}	0.13 ± 0.04 ^b
	F	17	4.88 ± 3.00 ^a	0.75 ± 0.54 ^{ab}	0.16 ± 0.05 ^b
	G	9	1.78 ± 1.30 ^b	0.27 ± 0.17 ^c	0.16 ± 0.03 ^b
	H	23	4.17 ± 3.79 ^{ab}	0.98 ± 0.80 ^a	0.26 ± 0.06 ^a

M, SD, a, b, c, d: 同表 2 See Table 2

图1 同一生境不同部位头状花序种子生产的比较

Fig.1 The comparison of difference of the seed productions among different positional capitulum on common inflorescence in same habitat

每个数值的标准差(SD)见表4,部位间小写字母不同者,示差异显著($p < 0.05$) T、C、B分别表示总花序在顶部、中部和底部的头状花序

SD of each numerical value refers to Table 4 Bars sharing the same letter are not different at $p = 0.05$ T, C, B mean different positional capitulum on common inflorescence

花序间种子数量和种子重量等特征上的差异程度受植被盖度大小的影响,但仅在植被盖度相对较低的样区(H、G)表现为顶部头状花序显著高于中部和基部头状花序,而中部与基部之间差异不显著,但种子均重在不同部位间差异不显著。

3 讨论

3.1 生境条件对黄帚橐吾种子生产的影响

黄帚橐吾自然种群的结实率受到不同生境条件的影响,必然导致其种子生产(单株或总花序同一部位头状花序)在不同生境间的差异,而这种差异又更多地体现在种子数量上的变化。这不仅验证了前人的观点(Weiner, 1988),也反映出黄帚橐吾种子生产的特征。因为,黄帚橐吾种子均重在不同生境中的变化不仅与其个体大小有关,而且还可能受遗传因素的控制,具有一定的遗传稳定性(刘左军等, 2002)。所以,黄帚橐吾种子生产的增加,除种子均重增加外,更多的应是种子数量的增加,如单株头状花序数量和头状花序种子均数两个方面的增加。

3.2 种子生产与无性系株大小、总花序大小、头状花序数量以及斑块个体密度的关系

由于黄帚橐吾头状花序大小、总花序大小、头状花序数量和头状花序均重等都具有无性系株大小依赖性,故对不同生境与密度有着共同的反应趋势(刘左军等, 2002),也与前人的结果相一致(Weiner, 1988; 杜国祯等, 1998; 1999)。但代表有性繁殖最终效果的种子重量和种子数量仅在沙地生境和较低的种群密度下与无性系株大小、总花序大小和头状花序数量等达到显著或极显著的正相关关系,且与无性系株大小的相关程度不及与总花序大小和头状花序数量的。这首先说明影响种子形成的因素远多于影响有性繁殖器官投入的因素,其次是总花序大小

和头状花序数量相对于无性系株大小受到的外界干扰较少。因而可借此关系并结合花序结实率进行黄帚橐吾自然种群种子生产效率的评估。此外,可影响种子数量的种子均数与无性系株大小、总花序大小和头状花序数量等关系的不明朗,以及种子数量、种子重量和种子均数均与生境内斑块间个体密度大小无显著相关关系都证明了这一点。

3.3 黄帚橐吾种子生产的部位依赖性

前人的研究结果表明,花序内不同部位间的资源分配存在着显著的变化趋势(Lee, 1988; Diggle, 1995)。如一般顶向发育的花序,其基部较顶部有较多的资源投入(Ashman & Hitchens, 2000; Mazer & Dawson, 2001),有较多的种子和果实(Warringa *et al.*, 1998; Lavee *et al.*, 1999; Medrano *et al.*, 2000)等,而基向发育的花序与之恰恰相反(Brunet, 1996; Medrano *et al.*, 2000)。黄帚橐吾总花序上不同部位头状花序间的种子生产与花序结实率一样也表现出部位依赖性,即顶部头状花序在种子数量、种子重量和种子均重等特征上均显著大于基部头状花序。这种花序内不同部位间存在的种子生产上的变化趋势与前人的结果一致(Brunet, 1996; Medrano *et al.*, 2000),同时也证明这种变化趋势不受生境条件和种群密度的影响。目前解释花序内这种部位依赖的资源投入差异的原因虽有:1)“资源竞争假说”,2)“非均匀传粉假说”,3)“结构影响假说”等几种假说(Lee, 1988; Wolfe, 1992; Brunet, 1996; Diggle, 1995; 1997; Medrano *et al.*, 2000),并且认为这种花序内部位依赖的变化趋势是基部和顶部发育的花、种子和果实等对资源竞争的结果。黄帚橐吾总花序属基向发育花序,其种子生产和资源投入虽在不同生境中有数量上的差异,也可达到显著水平,这即可说明生境条件对种子生产和资源投入的影响程度,又可

证明在不同生境中的种子生产和资源投入存在着可塑性。但花序内这种部位依赖的种子生产和资源投入在不同生境中表现出的一致性显著地证明了有一种内在的机制调控着黄帚橐吾花序内的种子生产和资源投入,而这种机制不受生境条件乃至无性系株大小的影响,或对这种机制的影响还未达到改变花序内种子生产和资源投入部位依赖性的程度。因此,根据两年的野外实验和观察,我们认为造成黄帚橐吾花序内种子生产部位依赖性的基础是花序内资源投入上的部位依赖性,即顶部和基部发育的花、种子和果实等对资源竞争的结果,导致此结果的主要原因应首先考虑花序的发育特性,即某种内在的确保较早发育的花序比较迟发育的花序可从母体获得更多资源的机制。其次,随着总花序的增大,头状花序均重的增幅落后于头状花序数量的增幅,并在中部和顶部的头状花序上表现得更为突出。由此可见,个体在头状花序数量增多与头状花序均重增加两者之间的权衡(Trade-offs)中,将倾向于分配更多的资源用于头状花序数量的增多。这一现象暗示黄帚橐吾总花序发育可能还受到空间结构的束缚。当然,上述生理学机制以及黄帚橐吾总花序是否还存在空间结构影响将有待进一步证明。

参 考 文 献

- Ashman, T. L. & M. S. Hitchens. 2000. Dissecting the causes of variation in intra-inflorescence allocation in a sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, **87**: 197 ~ 204.
- Brunet, J. 1996. Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology*, **77**: 2458 ~ 2471.
- Diggle, P. K. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 531 ~ 552.
- Diggle, P. K. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: the effects of architecture and resource limitation. *International Journal of Plant Sciences*, **158** (Suppl.): 99 ~ 107.
- Du, G. Z. (杜国祯), G. J. Sun (孙国均), X. Z. Wang (王兮之) & Z. H. Liu (刘振恒). 1999. The relationship between size-dependent reproduction and population density of *Elymus nutans*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **8**: 26 ~ 33. (in Chinese with English abstract)
- Du, G. Z. (杜国祯) & G. Wang (王刚). 1998. Relationship between individual size and density of *Elymus nutans* population. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 552 ~ 558. (in Chinese with English abstract)
- Du, R. Q. (杜荣蓉). 1999. *Biostatistics*. Beijing: China Higher Education Press. 117 ~ 127, 177 ~ 193. (in Chinese)
- Haig, D. & M. Westoby. 1988. Inclusive fitness, seed resources and maternal care. In: Doust, L. L. ed. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford: Oxford University Press. 60 ~ 79.
- Lavee, S., L. Rallo, H. F. Rapoport & A. Troncoso. 1999. The floral biology of the olive. II. The effect of inflorescence load and distribution per shoot on fruit set and load. *Scientia Horticulturae*, **82**: 181 ~ 192.
- Lee, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. In: Doust, L. L. ed. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford: Oxford University Press. 179 ~ 202.
- Li, C. X. (李春喜), Z. H. Wang (王志和) & W. L. Wang (王文林). 2001. *Biostatistics*. Beijing: Science Press. 86 ~ 94. (in Chinese)
- Liu, Z. J. (刘左军), G. Z. Du (杜国祯) & J. K. Chen (陈家宽). 2002. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**: 44 ~ 50. (in Chinese with English abstract)
- Mazer, S. J. & K. A. Dawson. 2001. Size-dependent sex allocation with flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation. *American Journal of Botany*, **88**: 819 ~ 831.
- Medrano, M., P. Guitián & J. Guitián. 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? *American Journal of Botany*, **87**: 493 ~ 501.
- Shan, B. Q. (单保庆), G. Z. Du (杜国祯) & Z. H. Liu (刘振恒). 2000. Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 46 ~ 51. (in Chinese with English abstract)
- Vaughton, G. & M. Ramsey. 1997. Seed mass variation in the shrub *Banksia spinulosa* (Proteaceae): resource constraints and pollen source effects. *International Journal of Plant Sciences*, **158**: 424 ~ 431.
- Warringa, J. W., R. de Visser & A. D. H. Kreuzer. 1998. Seed weight in *Lolium perenne* as affected by interactions among seeds within the inflorescence. *Annals of Botany*, **82**: 835 ~ 841.
- Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: Doust, L. L. ed. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford: Oxford University Press. 228 ~ 245.
- Wolfe, L. M. 1992. Why does the size of reproductive structures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae)?: developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany*, **79**: 1286 ~ 1290.
- Wu, Z. Y. (吴征镒). 1980. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press. 624 ~ 649. (in Chinese)
- Wulff, R. D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. I. Factors affecting seed size. *Journal of Ecology*, **74**: 87 ~ 97.
- Zhang, D. Y. (张大勇). 2000. *Researches on theoretical ecology*. Beijing: China Higher Education Press. 41 ~ 45. (in Chinese)