黄帚橐吾花序结构的资源配置与环境的关系

刘左军^{1 2} 杜国祯^{1 *} 陈家宽³

(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)

摘 要 为了系统地了解黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 自然种群的繁殖对策, 在其繁殖分配研究的基础上, 通过统计不同部位头状花序的生物量投入, 进一步分析了存在于总状花序内资源分配上的结构效应及其对不同生境条件的反应。结果表明: 1) 总状花序、不同部位头状花序在资源投入上受其栖息生境各种生态因子的影响而在不同生境和平均种群密度间存在着差异, 并表现出一定的趋势; 2) 可代表个体水平的总状花序大小、头状花序大小、头状花序数量和头状花序平均重量等特征, 都与种群密度呈现出程度不同的负相关关系, 而总状花序内不同部位的头状花序大小则与种群密度变化无关; 3) 总状花序内的资源分配存在着位置依赖性, 这种显著差异表现为顶部头状花序比基部和中部头状花序有较大的资源分配; 4) 总状花序顶部、中部和基部头状花序的资源分配与总状花序大小表现出极显著或显著的负相关关系。

关键词 黄帚橐吾 花序 资源分配 位置依赖

RELATIONSHIP BETWEEN HABITATS AND RESOURCE ALLOCATION OF INFLORESCENCE STRUCTURE IN *LIGULARIA VIRGAUREA*

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

(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)

Abstract In this study, we investigated resources allocation in intra-inflorescence of *Ligularia virgaurea* in different habitats and population densities based on the characters of reproductive allocation that have been studied. The material we studied was collected from Nima (101°53' E, 35°58' N, altitude 3 500 m) in Maqu county, Gansu province, in the first turn of Yellow River, North-East region of Tibetan Plateau. This region belongs to the alpine meadow rangeland type. The plot contained habitats of different degrees of degradation. *L. virgaurea* is a perennial herb of Compositae. The flowering phase lasts from July to August, with blooming starting at the top of the raceme. The frutescence is in September, about 10 days. It is the dominant weed in alpine meadow now because of the toxic milky material, selective predation and over-grazing by livestock. The aim of our research is to reveal the reproductive strategies of *L. virgaurea* at the level of the inflorescence.

During the latter period of seed maturation of *L. virgaurea* in September 2000, we sampled randomly from three habitats, floodland, hillside and lowland, and two populations of different density in each habitat. There were 10-16 quadrates per plot, 1-3 seed producing ramets per quadrate were sampled, and brought to the laboratory. The vegetative and reproductive structures were separated, heated 24 hours in 75 °C drying oven, and weighed using an electronic balance (g/10 000). The ramet, raceme, capitula of different positions on the raceme, and the number of capitula per raceme were measured. The data were analyzed by ANOVA and linear regression. The measures are: the size of ramet and raceme represented by their biomass; mean weights of capitula (the ratio of biomass and numbers of capitula per raceme); the available capitula of top, middle and bottom represents separately the top, the position of 1/2 RI and the bottom; the resource allocation of capitula at different position means the biomass percent of capitula / raceme; available capitulum means it could produce seeds, unavailable capitulum means it did not.

The results show: 1) different habitats or population densities differ in resource investment of raceme and capitula of different positions within raceme, and it exhibits some trends as follows: floodland > hillside > lowland, uncovered land > covered land, and low population density > high population density; 2) although most of the correlation coefficients are small, there are negative correlations between the characteristics of

racemes (such as the size of raceme and capitula, the number and mean weight of capitulum) and population densities, and no correlations between the size of capitula of different positions within the raceme and population densities; 3) there is a position-based effect within inflorescences, such as the significant decrease in the resource investment between the early-formed or top capitulum of the raceme and later-formed bottom or middle capitula of the raceme; 4) there are significant negative correlations between the size of the raceme and the allocation of capitula at different positions of the raceme.

Key words *Ligularia virgaurea*, Inflorescence, Resource allocation, Position-based

植物的繁殖分配是其生活史至关重要的特征,而在诸多的影响因子中,繁殖体大小与个体大小的关系被认为是最基本的研究内容(Weiner, 1988; Klinkhamer *et al.*, 1992; Schmid & Weiner, 1993)。花序作为植物有性繁殖器官,其大小与结构对植物的繁殖效率、交配系统的进化有着十分重要的意义,倍受植物学家、生态学家和进化生物学家的关注,而有关花序的大量研究报道也充分说明了这一点(Willson & Price, 1977; Cunningham, 1997; Fishbein & Venable, 1996; Brody & Mitchell, 1997; Bradley *et al.*, 1997; Tucker & Grimes, 1999; Singer *et al.*, 1999; Bayner, 1999; Emms *et al.*, 1997; 张大勇等, 2001)。

由不同数量的花(雌花、雄花和两性花)或亚单位(如小穗)组成的花序在各组成成分(花、小穗、种子)之间同样存在着不同程度的资源分配和竞争问题,造成花序不同部位间的组成成分在数量、大小、发育、形态乃至繁殖效率上的差异,从而在不同层次水平上反映出了植物在不同生境条件下的繁殖对策(Cunningham, 1997; Warringa *et al.*, 1998; Ashman & Hitchens, 2000; Ashman *et al.*, 2001)。此外,花序内的这种资源分配模式既受到其内在遗传基因的直接调控(Komatsu *et al.*, 2001; Singer *et al.*, 1999; Maes *et al.*, 1999; Souer *et al.*, 1998),也受到生态因子的间接影响(Cunningham, 1997),并与个体对其它生理功能(储存、无性增殖、未来生殖)的资源分配相关联(Cunningham, 1997; Proctor *et al.*, 1999; Germán *et al.*, 2001)。

我们选择高寒草甸退化草地标志性毒草——黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)的总状花序为实验材料,在了解其自然种群繁殖分配特征的基础上(刘左军等, 2002),进一步从个体和种群两个水平上探讨: 1) 此类复合花序内亚单位间的资源分配特征及其位置效应; 2) 不同生境条件是否对这种资源分配特征及其位置效应产生影响; 3) 这种资源分配特征及其位置效应与无性系株大小的关系; 4) 此类复合花序内的资源分配与其它类型的有何差异。其目的是在进行理论问题研究的同时,进一步了解和掌握黄帚橐

吾繁殖对策,为寻求有效的防治途径提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点与自然概况

甘肃省甘南藏族自治州玛曲县(东经 $101^{\circ}53'$, 北纬 $35^{\circ}58'$, 平均海拔 3 500 m)位于青藏高原东北缘,甘肃省最南端,黄河第一弯。其东南部与四川省,西南部和西部与青海省接壤。该区地势高亢,地表开阔,多风,年平均气温 1.2°C ,年降水量 620 mm。由于该区植被茂密,群落结构复杂,可食牧草产量高,是优良的天然牧场。属高寒草甸植被类型(吴征镒, 1980)。但近 20 多年来,由于人口和牲畜数量的持续增长,而草场利用观念落后,草场科学化管理未能及时跟上,使草场过牧现象日趋加重。结果导致草场群落结构发生了深刻的变化,其显著特征是毒杂草成分显著增加。如黄帚橐吾盖度由 20 世纪 70 年代末的 5% ~ 20% 上升到目前的 20% ~ 50%。本研究于 2000 年 8 月 31 日至 9 月 6 日在甘肃省玛曲县尼玛乡天然草地进行。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。因在进行有性繁殖前有较长的营养生长期,故需要 4 ~ 6 年完成生活史。营养生长期无茎,仅有 1 ~ 10 片簇生叶,仅在在有性繁殖期有茎。总状花序顶生,由几个至数十个头状花序沿总状花序轴辐射状排列组成,平均长度为 10.4 ~ 21.0 cm(刘左军等, 2002)。连续两年的野外定株观察,发现黄帚橐吾自然种群每年花期从 7 月上旬见花至 8 月中旬花期结束,约 50 d 左右。一个头状花序的花期约 10 d 左右,总状花序的开花次序是由顶部头状花序起始到基部头状花序结束,花期约 25 d 左右。花序成熟期为 9 月中下旬。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)。由于其含有白色有毒乳液,加之过牧和牲畜的选择性取食,现已成为高寒草甸一种优势毒杂草。

1.3 实验方法

在黄帚橐吾种子成熟后期 ,从滩地、沙地和坡地 3 种生境及每一生境黄帚橐吾两种不同平均密度的自然种群中随机取样 ,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 株结实的无性系株地上部分 ,并将营养结构和生殖结构分别装袋晾干 ,带回实验室。在称干重之前 ,先在 75 ℃烘箱中烘 24 h ,然后再用万分之一天平称重。分别记录无性系株、总状花序、头状花序以及总状花序顶部、中部、基部等不同部位头状花序的生物量 ,统计单株头状花序数量。数据通过方差分析和线性回归分析(杜荣骞 , 1999)。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 ;总状花序大小是指基部第一个有效头状花序以上总状花序的干重 ;头状花序均重为单株头状花序干重与其头状花序数量之比 ;顶部、中部、基部头状花序分别指总状花序顶端第一个、总

状花序 1/2 处和基端最后一个有效头状花序 ;顶部 (或中部、基部) 头状花序资源分配是指顶部 (或中部、基部) 1 个头状花序生物量占总状花序生物量的百分数 ;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 不同生境和种群密度对总状花序以及不同部位头状花序资源投入的影响

不同生境与密度下 ,黄帚橐吾总状花序大小、单株头状花序大小、单株头状花序数量、单株头状花序均重、总状花序上同一部位(顶部、中部、基部) 头状花序大小等特征经方差分析 ,样地间存在着极显著的差异。再经 Duncan 多重检验 ,各样地间差异程度详见表 1 和表 2。从表 1 和表 2 中可知 :上述特征的变化共同表现出与生境有关(依平均大小或数量排序 :沙地 > 坡地 > 滩地) ;在同一生境内 ,除沙地外 ,

表 1 不同生境或密度对黄帚橐吾总状花序资源分配的影响

样地 Plot	取样数 Sample number	总状花序大小 Raceme size (g · ind. ⁻¹)				头状花序总重 Capitulum gross weight (g · ind. ⁻¹)				头状花序数量 Capitulum number				头状花序均重 Capitulum mean weight (g · 100 ind. ⁻¹)			
		M ± SD		MC		M ± SD		MC		M ± SD		MC		M ± SD		MC	
A	25	3.17 ± 1.54	A	a	2.27 ± 0.94	A	a	31.84 ± 10.00	A	a	7.16 ± 1.65	A	a				
B	25	1.24 ± 0.57	DE	def	0.97 ± 0.43	CDE	de	21.16 ± 6.48	CDEF	def	4.51 ± 1.26	CD	cde				
C	25	1.77 ± 0.93	CD	cd	1.34 ± 0.68	CD	cd	27.56 ± 10.47	ABC	abc	4.91 ± 1.75	BCD	cd				
D	25	2.03 ± 1.13	BC	cd	1.45 ± 0.70	C	c	24.52 ± 8.85	BCD	bcd	5.82 ± 1.21	B	b				
E	25	0.88 ± 0.35	E	f	0.69 ± 0.27	E	f	17.88 ± 5.12	F	f	3.78 ± 0.86	D	e				
F	25	1.33 ± 0.52	DE	def	1.06 ± 0.41	CDE	de	24.52 ± 8.42	BCDE	bcd	4.43 ± 1.32	CD	cde				
G	25	1.48 ± 0.61	CDE	cde	1.11 ± 0.41	CDE	cde	22.04 ± 5.07	CDEF	def	4.95 ± 1.07	BC	c				
H	25	2.69 ± 1.32	AB	ab	2.03 ± 0.94	AB	ab	28.80 ± 9.80	AB	ab	7.08 ± 2.20	A	a				

M :平均数 Mean SD :标准差 Standard deviation MC :多重比较 Multiple comparison 同一列字母相同者 ,为差异不显著 ;字母不同者 ,大写字母表示差异极显著($p < 0.01$) ,小写字母表示差异显著($p < 0.05$) Data with the same letter are not significant difference($p > 0.05$) , ones with different letters are significant difference , small letter means significant level($p < 0.05$) and capital letter means high significant level($p < 0.01$) in each column

表 2 不同生境或密度对总状花序同一部位头状花序大小的影响

样地 Plot	取样数 Sample number	顶部头状花序 Top capitulum (g)				中部头状花序 Middle capitulum (g)				基部头状花序 Bottom capitulum (g)			
		M ± SD		MC		M ± SD		MC		M ± SD		MC	
A	25	9.09 ± 2.49	AB	ab	7.08 ± 2.01	AB	ab	5.45 ± 2.19	AB	ab			
B	25	5.95 ± 2.08	CD	de	5.02 ± 1.42	DE	de	4.02 ± 1.58	CD	cd			
C	25	5.94 ± 2.57	CD	de	5.38 ± 1.99	CD	d	4.07 ± 1.88	CD	cd			
D	25	7.67 ± 3.42	ABC	bc	6.47 ± 1.81	ABC	bc	5.00 ± 2.50	ABC	bc			
E	25	5.20 ± 2.07	D	e	3.85 ± 1.13	E	f	3.09 ± 0.97	D	d			
F	25	5.98 ± 1.77	CD	de	4.67 ± 1.64	DE	de	3.85 ± 1.02	D	d			
G	25	7.04 ± 1.88	CD	cd	4.64 ± 1.01	DE	de	4.05 ± 1.16	CD	cd			
H	25	9.56 ± 3.71	A	a	7.72 ± 2.27	A	a	6.02 ± 1.90	A	a			

M , SD , MC 同表 1 See Table 1

与生境内该种群平均密度有关(低密度 > 高密度), 并在低密度下也与样地植被状况有关(裸地 > 非裸地)。而在沙地生境内 , 上述特征平均值表现出高密度种群 > 低密度种群。产生这一现象的原因是沙地植被盖度低 , 可食牧草少 , 尤其是黄帚橐吾种群密度较高时 , 甚至无牧草可食 , 而黄帚橐吾又为毒草。因此 , 家畜对黄帚橐吾高密度分布区域的干扰程度低于低密度分布区域 , 导致高密度分布区域的个体由于受损很少或无损伤 , 则相对有较多的资源分配给总状花序上 , 从而表现出上述现象。由此可见 , 黄帚橐吾总状花序内资源分配模式受栖息生境条件、自然种群平均密度以及牲畜选择性觅食行为的影响。由于上述特征具有无性系株大小的依赖性 , 因而其

差异是不同生境和种群密度对资源投入间接影响的结果。

2.2 不同种群密度与总状花序及不同部位头状花序资源投入的关系

同一生境条件下 , 黄帚橐吾总状花序大小、单株头状花序大小、单株头状花序数量、单株头状花序均重等特征均与该生境内种群密度的变化表现出程度不同的负相关关系 , 仅在少数样地内达到显著或极显著水平(图 1 , 图 2)。而总状花序上同一部位(顶部、中部、基部) 头状花序大小则与种群密度无关。这说明密度对黄帚橐吾总状花序资源投入的影响也可发生在个体水平上 , 而在总状花序内部与某一位头状花序的投入无关 , 即无密度依赖性。

图 1 样地 (E + F): 密度与总状花序大小 (a) 及头状花序均重 (b) 的关系
Fig.1 Plot (E + F): The relationship of density and raceme (a) or capitulum mean weight (b)

图 2 样地 G: 密度与总状花序大小 (a) 及头状花序均重 (b) 的关系
Fig.2 Plot G: The relationship of density and raceme (a) or capitulum mean weight (b)

2.3 不同部位头状花序间的资源分配

在不同生境和种群密度中 , 同一总状花序上不同部位头状花序间的资源分配共同表现出顶部 > 中部 > 基部的趋势。这种差异经方差分析 , 除样地 F 外 , 样地 C、D 达到显著或样地 A、B、E、G、H 达到极显著的水平(表 3)。由此可见 , 不同的生境和密度对这种同一总状花序上不同部位间头状花序资源分配的影响有所不同(沙地、滩地 > 坡地)。就顶部、中

部、基部头状花序间这种资源分配差异而言 , 主要体现在顶部与基部头状花序之间 , 如样地 A、B、D、E、G、H 中差异极显著 , 样地 C 中为显著。其次是顶部与中部头状花序之间 , 如样地 A、E、G 中差异极显著 , 样地 H 中差异为显著。最后是中部与基部头状花序之间 , 如样地 A、H 中差异为显著(表 3)。

2.4 总状花序资源投入与无性系株大小的关系

不同的生境和种群密度下 , 黄帚橐吾总状花序

大小、单株头状花序大小(即繁殖生物量)(刘左军等 2002)、单株头状花序数量以及单株头状花序均重等特征均与无性系株大小呈正相关关系,绝大多数达到极显著水平,少数为显著水平(表 4)。由此可见,随着无性系株大小的增加,由于头状花序数和头状花序均重都在增加,从而使总状花序大小与无

性系株大小的相关程度最高。

2.5 不同部位头状花序资源分配与总状花序大小的关系

在不同生境和密度中,不同部位头状花序的资源分配与总状花序大小均表现出负相关关系,但相关程度有所不同(表 5)。如中部、顶部头状花序的

表 3 不同部位头状花序资源分配的比较
Table 3 Comparison of resource allocation of capitula of different positions

样地 Plot	部位 Position	资源分配 RA(%)	SD	MC	样地 Plot	部位 Position	资源分配 RA(%)	SD	MC
A	顶部 Top	4.385 0	± 1.52	A	E	顶部 Top	8.190 4	± 3.59	A
	中部 Middle	3.321 2	± 1.02	B		中部 Middle	6.027 7	± 1.79	B
	基部 Bottom	2.538 7	± 1.04	B		基部 Bottom	4.879 4	± 1.52	B
B	顶部 Top	6.978 8	± 3.43	A	F	顶部 Top	6.652 7	± 3.96	A
	中部 Middle	5.614 0	± 2.15	AB		中部 Middle	4.963 7	± 2.41	A
	基部 Bottom	4.636 0	± 2.11	B		基部 Bottom	5.004 3	± 3.78	A
C	顶部 Top	5.401 4	± 3.23	A	G	顶部 Top	6.834 4	± 2.09	A
	中部 Middle	4.481 1	± 1.92	A		中部 Middle	4.534 0	± 1.023	B
	基部 Bottom	3.577 2	± 2.24	A		基部 Bottom	3.884 8	± 1.15	B
D	顶部 Top	6.477 8	± 4.18	A	H	顶部 Top	5.092 4	± 1.74	A
	中部 Middle	5.274 7	± 2.76	AB		中部 Middle	4.244 7	± 1.44	AB
	基部 Bottom	3.926 4	± 1.86	B		基部 Bottom	3.282 7	± 1.21	B

RA 资源分配 Resource allocation SD、MC 同表 1 See Table1 同一列字母相同者,为差异不显著字母不同者,大写字母示差异极显著($p < 0.01$),小写字母示差异显著($p < 0.05$) Data with the same letter are not significant difference ($p > 0.05$), ones with different letter are significant difference, small letter means significant level ($p < 0.05$) and capital letters means high significant level ($p < 0.01$) in each column

表 4 黄芩无性系株大小(x)与总状花序资源投入(y)的回归分析
Table 4 The regression analyses between ramet size(x) and resource investment(y) of raceme

样地 Plot	总状花序重 Raceme weight(g)		单株头状花序数 Capitulum number		单株头状花序均重 Mean weight of capitula(g·100 ramet ⁻¹)	
A	$y = 0.3519x + 0.2542$	$R = 0.8525^{**}$	$y = 1.6490x + 18.198$	$R = 0.6143^{**}$	$y = 0.2392x + 5.1818$	$R = 0.5400^{**}$
B	$y = 0.3967x - 0.2937$	$R = 0.9109^{**}$	$y = 3.5683x + 7.3045$	$R = 0.7175^{**}$	$y = 0.6130x + 2.1339$	$R = 0.6322^{**}$
C	$y = 0.3399x + 0.2699$	$R = 0.9612^{**}$	$y = 2.0195x + 18.65$	$R = 0.5054^{**}$	$y = 0.5014x + 2.7019$	$R = 0.7495^{**}$
D	$y = 0.3306x + 0.0851$	$R = 0.9007^{**}$	$y = 2.0950x + 12.135$	$R = 0.7286^{**}$	$y = 0.1923x + 4.6893$	$R = 0.4885^{*}$
E	$y = 0.3511x + 0.0162$	$R = 0.9291^{**}$	$y = 3.8800x + 8.3905$	$R = 0.6929^{**}$	$y = 0.6601x + 2.1663$	$R = 0.6990^{**}$
F	$y = 0.3390x + 0.1057$	$R = 0.8740^{**}$	$y = 3.0859x + 13.422$	$R = 0.4785^{*}$	$y = 0.5290x + 2.5296$	$R = 0.5217^{**}$
G	$y = 0.2165x + 0.4101$	$R = 0.8135^{**}$	$y = 0.8940x + 17.61$	$R = 0.4066^{*}$	$y = 0.3738x + 3.1013$	$R = 0.8081^{**}$
H	$y = 0.2165x + 0.4101$	$R = 0.8135^{**}$	$y = 1.6330x + 18.652$	$R = 0.5053^{**}$	$y = 0.5131x + 3.8945$	$R = 0.7086^{**}$

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$

表 5 黄芩总状花序大小(x)与不同部位头状花序资源分配(y)的回归分析
Table 5 The regression analyses between resource allocation of capitula of different positions(y) and capitulum size(x)

样地 Plot	顶部头状花序(%) Top capitulum		中部头状花序(%) Middle capitulum		基部头状花序(%) Bottom capitulum	
A	$y = -0.619x + 6.344$	$R = -0.6230^{**}$	$y = -0.3745x + 4.5067$	$R = -0.5624^{**}$	$y = -0.2204x + 3.2362$	$R = -0.3262$
B	$y = -3.651x + 11.531$	$R = -0.6036^{**}$	$y = -2.431x + 8.6359$	$R = -0.6401^{**}$	$y = -1.8446x + 6.9357$	$R = -0.4950^{*}$
C	$y = -2.0738x + 9.0713$	$R = -0.5954^{**}$	$y = -0.9424x + 6.1488$	$R = -0.4545^{*}$	$y = -1.1309x + 5.5786$	$R = -0.4675^{*}$
D	$y = -2.3259x + 11.207$	$R = -0.6266^{**}$	$y = -1.486x + 8.296$	$R = -0.6053^{**}$	$y = -0.676x + 5.3008$	$R = -0.4080^{*}$
E	$y = -4.8791x + 12.46$	$R = -0.4693^{*}$	$y = -3.1246x + 8.7618$	$R = -0.6030^{**}$	$y = -2.7251x + 7.264$	$R = -0.6206^{**}$
F	$y = -5.4876x + 13.923$	$R = -0.7017^{**}$	$y = -2.9703x + 8.8987$	$R = -0.6246^{**}$	$y = -3.8849x + 9.5186$	$R = -0.7138^{**}$
G	$y = -2.3333x + 10.295$	$R = -0.6866^{**}$	$y = -1.589x + 6.8905$	$R = -0.7896^{**}$	$y = -1.0422x + 5.4305$	$R = -0.5584^{**}$
H	$y = -0.6497x + 6.8428$	$R = -0.4946^{*}$	$y = -0.7277x + 6.2051$	$R = -0.6697^{**}$	$y = -0.5332x + 4.7192$	$R = -0.5814^{**}$

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$

资源分配几乎都与总状花序大小呈现出极显著的负相关关系,而基部头状花序的资源分配则与总状花序大小除样地 A 不显著外,其余都达到显著(样地 B、C 和 D)或极显著水平(样地 E、F、G 和 H)。这说明黄帚橐吾总状花序顶部、中部和基部头状花序的资源分配整体上随总状花序的增大而减少,这种现象在中部和顶部的头状花序上表现得更为突出。

3 讨 论

3.1 种群密度对总状花序及不同部位头状花序资源投入的影响

在代表个体水平的特征上,如总状花序大小、头状花序大小、头状花序数量和头状花序均重等,都与种群密度呈现出程度不同的负相关关系。这个结果与无性系株大小等特征与种群密度的结果一致(刘左军等,2002),也与前人的结果相一致(Weiner, 1988;杜国祯等,1998;1999)。反映出随种群密度的增加,种内资源竞争加剧,个体所获资源减少,从而导致总状花序等特征在大小或数量上的下降。但由于上述特征具有无性系株大小依赖性,使种群密度通过无性系株大小间接引起上述特征的变化。但总状花序内不同部位的头状花序大小则与种群密度变化无关,这说明种群密度的变化虽间接影响到总状花序大小的变化,可这种变化是建立在头状花序数量和头状花序均重共同变化的基础之上的,从而混淆了某一头状花序大小对种群密度的反应,其结果也是模棱两可的。

3.2 不同部位头状花序资源分配的位置依赖性

已有的研究表明,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)。一般顶向发育(或较早发育)的花序,其基部较顶部有较大的花(Ashman & Hitchens, 2000)、较大或较多的胚珠(Ashman & Hitchens, 2000; Mazer & Dawson, 2001)、种子和果实(Warringa *et al.*, 1998; Lavee *et al.*, 1999; Medrano *et al.*, 2000)和较低的 p/o 比(Mazer & Dawson, 2001)等,而基向发育(或较后发育)的花序与之恰恰相反(Brunet, 1996; Medrano *et al.*, 2000)。并且认为这种花序内位置依赖的变化是基部和顶部发育的花、种子和果实等对资源竞争的结果。我们的实验结果也证明了花序内存在着不同部位间资源分配的显著差异,但这种差异表现为顶部头状花序较基部和中部头状花序有较大的资源分配,即与 Brunet(1996)和 Medrano 等(2000)的结果一致。目前解释花序内这种位置依赖的资源投入

差异的原因有以下几种假说:1)资源竞争假说”,即早期形成的或距离营养源较近的果实比后期形成的或距离营养源更远端的果实占有更多的母体,可利用资源有限(Bawa & Webb, 1984; Nakamura, 1986; Lee, 1988; Guitián, 1994; Medrano *et al.*, 2000);2)“非均匀传粉假说”,即整个花序开花期花粉数量或质量的欠缺(Thomson, 1985; Lee, 1988; Brunet & Charlesworth, 1995);3)结构影响假说”,即花序内在的对不同部位花繁殖成功的局限性(Lee, 1988; Wolfe, 1992; Brunet, 1996; Diggle, 1995; 1997)。经过两年的野外实验和观察,黄帚橐吾虽为完全异花授粉物种,但根据传粉昆虫种类和访花行为,传粉限制的可能性较小(另文发表),而最有可能的是资源竞争或结构限制。就资源竞争而言,顶向发育的花序,由于基部较顶部距离母体资源库近,往往可获得较为充分的可利用资源。但基向发育的花序,如黄帚橐吾总状花序,仅靠距离母体资源库的远近已无法解释花序内部位间的差异。因此,我们认为花序内这种位置依赖的资源分配应首先考虑花序的发育特性,即在花序发育的起始部位可能存在着某种生理学的调控机制。哪里生长发育越旺盛,哪里的资源需求信号就越强,母体可利用资源的投入也就越多,这也可能就是资源限制造成花序内位置依赖现象的直接原因。当然,这种生理学机制以及黄帚橐吾总状花序是否还存在结构影响将有待进一步证明。

3.3 总状花序大小对不同部位头状花序资源分配的影响

在不同生境和密度中,黄帚橐吾总状花序顶部、中部和基部头状花序的资源分配均随总状花序的增大而减少,表现出程度不同的负相关关系。这说明总状花序增大时,面临着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)。我们的实验结果是总状花序越大,具有大小依赖的头状花序均重和头状花序数量也就越大和越多,但头状花序均重的增幅落后于头状花序数量的增幅,这在中部和顶部的头状花序上表现得更为突出。可见,尽管头状花序均重对无性系株大小的依赖性强于头状花序数量的依赖性,但个体还是分配更多的资源用于头状花序数量的增多,其次才是头状花序均重的增加。

由于已有的研究已经证明,花序越大,对传粉者的吸引也就越大(Ohara & Higashi, 1994; Fishbein & Venable, 1996; Brody & Mitchell, 1997; Anne *et al.*,

2000 ;Laura *et al.* , 2002)。但与此同时 ,同株异花受粉也就越多 (Harder & Barrett , 1995 ;Laura *et al.* , 2002)。这对完全异花受粉的黄帚囊吾来说将产生什么影响还有待于进一步的研究。另外 ,头状花序大小的增幅小于头状花序数量的增幅 ,这是否因头状花序可发展空间有限而受到限制 ? 自然条件下 ,黄帚囊吾头状花序的昆虫寄生率很高 ,至少可造成 50% 左右的头状花序败育 (发育的种子被寄生昆虫所食) 故个体对头状花序数量的优先选择是否与此相关 ? 黄帚囊吾有性繁殖的这些特征对其通过根状茎进行无性增殖将产生何种影响 ? 这些问题都有待去研究 ,这样才能对黄帚囊吾有性繁殖有一个较为深刻的认识。

参 考 文 献

Anne, C. W. , A. M. Baker, J. D. Thompson & S. C. H. Barrett. 2000. Floral display in narcissus: variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Science*, **161**: 69 ~ 79.

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.

Ashman, T. L. , J. Pacyna, C. Diefenderfer & T. Leftwich. 2001. Size-dependent sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: the effects of sex morph and inflorescence architecture. *International Journal of Plant Sciences*, **162**: 327 ~ 334.

Bayer, C. 1999. The bicolor unit - homology and transformation of an inflorescence structure unique to core Malvales. *Plant Systematics and Evolution*, **214**: 187 ~ 198.

Bawa, K. S. & C. J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, **71**: 736 ~ 751.

Bradley, D. , O. Ratcliffe, C. Vincent, R. Carpenter & E. Cohen. 1997. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*. *Science*, **275**: 80 ~ 83.

Brody, A. K. & R. J. Mitchell. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, **110**: 86 ~ 93.

Brunet, J. & D. Charlesworth. 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, **49**: 70 ~ 79.

Brunet, J. 1996. Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology*, **77**: 2458 ~ 2471.

Cunningham, S. A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia*, **111**: 36 ~ 44.

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 Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 552 ~ 558. (in Chinese with English abstract)

Du, R. Q. (杜荣骞). 1999. Biostatistics. Beijing: China Higher Education Press. 117 ~ 127, 177 ~ 193. (in Chinese)

Emms, S. K. , D. A. Stratton & A. A. Snow. 1997. The effect of inflorescence size on male fitness: experimental tests in the andromonoecious lily, *Zigadenus paniculatus*. *Evolution*, **51**: 1481 ~ 1489.

Fishbein, M. & D. L. Venable. 1996. Evolution of inflorescence design: theory and data. *Evolution*, **50**: 2165 ~ 2177.

Germán, A. S. , G. A. Krupnick & A. G. Stephenson. 2001. Growth and resource allocation in *Cucurbita pepo* ssp. Texana: effects of fruit removal. *International Journal of Plant Sciences*, **162**: 1089 ~ 1095.

Gutián, J. 1994. Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, **81**: 1555 ~ 1558.

Harder, L. D. & S. C. H. Barrett. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, **373**: 512 ~ 515.

Klinkhamer, P. G. L. , E. Meelis, T. J. de Jong & J. Weiner. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology*, **6**: 308 ~ 316.

Komatsu, M. , M. Maekawa, K. Shimamoto & J. Kyojuka. 2001. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development. *Developmental Biology*, **231**: 364 ~ 373.

Laura, F. G. , T. Cirigliano & K. Gremski. 2002. The contribution of display size and dichogamy to potential geitonogamy in *Campanula americana*. *International Journal of Plant Science*, **163**: 133 ~ 139.

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.

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 Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **26**: 44 ~ 50. (in Chinese with English abstract)

Maes, T. , M. van Montagu & T. Gerats. 1999. The inflorescence architecture of *Petunia hybrida* is modified by the *Arabidopsis thaliana* *Ap2* gene. *Developmental Genetics*, **25**: 199 ~ 208.

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. Gutián & J. Gutián. 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.

Nakamura, R. R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. *American Journal of Botany*, **73**: 1049 ~ 1057.

- Ohara, M. & S. Higashi. 1994. Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae). *Oecologia*, **98**: 25 ~ 30.
- Proctor, J. T. A., D. C. Percival & D. Louttit. 1999. Inflorescence removal affects root yield of American ginseng. *Hortscience*, **34**: 82 ~ 84.
- Schmid, B. & J. Weiner. 1993. Plastic relationships between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima*. *Evolution*, **47**: 61 ~ 74.
- 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)
- Singer, S., J. Sollinger, S. Maki, J. Fishbach, B. Short, C. Reinke, J. Fick, L. Cox, A. McCall & H. Mullen. 1999. Inflorescence architecture: a developmental genetics approach. *Botanical Review*, **65**: 385 ~ 410.
- Souer, E., A. van der Krol, D. Kloos, C. Spelt, M. Blik, J. Mol & R. Koes. 1998. Genetic control of branching pattern and floral identity during *Petunia* inflorescence development. *Development*, **125**: 733 ~ 742.
- Thomson, J. D. 1985. Pollination and seed set in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae): temporal patterns of flower and ovule development. *American Journal of Botany*, **72**: 737 ~ 740.
- Tucker, S. C. & J. Grimes. 1999. The inflorescence: introduction. *Botanical Review*, **65**: 303 ~ 316.
- 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.
- Willson, M. F. & P. W. Price. 1977. Evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution*, **31**: 495 ~ 511.
- 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.
- Worley, A. C., A. M. Baker, J. D. Thompson & S. C. H. Barrett. 2000. Floral display in *Narcissus*: variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Sciences*, **161**: 69 ~ 79.
- Wu, Z. Y. (吴征镒). 1980. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press. 624 ~ 649. (in Chinese)
- Zhang, D. Y. (张大勇) & X. H. Jiang (姜新华). 2001. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plant. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**: 130 ~ 143. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:张大勇 责任编辑:姜联合