

雄全同株植物簇花芹花期性别分配与开花式样

张振春 谭敦炎*

新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室及西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830052

摘要 簇花芹(*Soranthus meyeri*)是古尔班通古特沙漠中常见的、具雄全同株性系统的伞形科多年生早春短命植物。该文对簇花芹花期性比(两性花数/总花数)与植株大小的关系及其开花式样进行了研究, 重点对花期大小依赖的性别资源分配进行了讨论。结果表明: 2006–2008年簇花芹群体水平的性比分别为 0.69 ± 0.03 、 0.62 ± 0.03 和 0.69 ± 0.02 , 彼此间无显著差异($p > 0.05$), 表明其性比是相对稳定的, 可能受遗传因素的控制。雄花生物量与花粉量均比两性花的小, 说明产生雄花比产生两性花所需资源少。一级复伞形花序比二级复伞形花序具有较多的两性花, 说明前者易从植株上获得资源用于增加雌性适合度; 而后者产生较多的雄花以避免在雌性功能上资源投入的浪费, 增大花展示以吸引更多传粉者来增加花粉输出总量, 提高其整体适合度。植株水平的性比与地上营养器官的生物量间呈正相关关系, 说明较大个体对雌性功能的投资较大, 雌性繁殖成功受资源限制。复伞形花序内各伞形花序几乎同时向心开放, 且所有两性花及花序均为雄性先熟, 雌雄阶段完全分离, 但一级复伞形花序比二级复伞形花序早开放约5天, 彼此开花重叠期约为1天。这些特征对于一级复伞形花序进行异株异花授粉以及植株内不同级别花序间的同株异花传粉、避免雌雄功能间的干扰具有重要意义。

关键词 雄全同株, 短命植物, 古尔班通古特沙漠, 雄性先熟, 资源分配, 性比, 簇花芹

Floral sex allocation and flowering pattern in the andromonocious *Soranthus meyeri* (Apiaceae)

ZHANG Zhen-Chun and TAN Dun-Yan*

Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology & Ministry of Education Key Laboratory for Western Arid Region Grassland Resources and Ecology, College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China

Abstract

Aims Andromonoecy, the presence of both staminate and hermaphrodite flowers on the same individual, was observed in *Soranthus meyeri*, a common early spring ephemeral perennial in the Guerbantonggut Desert of Northwest China. The relationships between sex ratio (number of hermaphrodite flowers/total number of flowers) and plant size and the flowering pattern of both staminate and hermaphroditic flowers of this species were studied to determine size-dependent sex allocation and flowering pattern.

Methods The study was conducted from May to June in 2006–2008. Morphology, number and dry mass of both staminate and hermaphroditic flowers were determined. Position of the two types of flowers and their flowering pattern at the level of the flower, umbel and individual were recorded. Individual biomass was determined, and the relationship between number of staminate and of hermaphroditic flowers and plant size was analyzed.

Important findings The sex ratio within a population of *S. meyeri* was 0.69 ± 0.03 , 0.62 ± 0.03 and 0.69 ± 0.02 in 2006, 2007 and 2008, respectively, and there were no significant differences among the years. This indicates that the sex ratio of this species is stable and possibly controlled by genetics. Staminate flowers produced less pollen, and their biomass was smaller than that of hermaphrodite flowers, suggesting that staminate flowers were less expensive to produce. Primary umbels produced more hermaphrodite flowers than secondary umbels, indicating that the primary umbels are capable of obtaining more resources from the mother plant and increase female fitness. Resources saved by not producing hermaphroditic flowers in secondary umbels could be reallocated to produce more staminate flowers, thus increasing floral display to attract more pollinators as well as enhancing pollen export and overall fitness. The sex ratio per plant was significantly, positively correlated with aboveground vegetative organ biomass, and large plants allocated more to the female function than small plants. Thus, female reproductive success is limited by availability of resources. Flowers in the primary umbel bloom first, followed by

those in the secondary umbel five days later. All umbels of the same order flower simultaneously, and all flowers within an umbel open centripetally. Separation of male and female phases through protandry is complete both within hermaphrodite flowers and within umbels, thus avoiding interference between the male and female function and promoting xenogamy. However, there is an overlap of about one day between umbels of consecutive orders, which can provide conditions for geitonogamy.

Key words andromonoecy, ephemerals, Guerbantonggut Desert, protandry, resource allocation, sex ratio, *Soranthus meyeri*

自然界的高等生物在繁殖过程中所产生的后代都有一定的雌雄比例并行使各自的功能(Willson, 1983), 这种由雌雄后代或雌雄功能间所形成的比例即为性比(sex ratio) (Fisher, 1930; Charnov *et al.*, 1976, 1981)。性比体现了物种在不同环境下对雌雄功能的资源分配, 以及在各种自然选择压力下取得繁殖成功并获得最大适合度的方式, 是物种适应环境的结果(Charnov *et al.*, 1976, 1981)。

在被子植物中, 性比不仅受物种本身的遗传特性所制约(Bertin & Kerwin, 1998; Decker & Pilson, 2000; Volkova *et al.*, 2007), 还与居群及个体大小、花在植株上的位置以及光照和温湿度等环境条件密切相关, 是遗传与环境因素互作的结果(Charnov, 1982; Lloyd & Bawa, 1984; Solomon, 1985; Bertin & Gwisc, 2002; Alonso, 2005)。在理想状态下, 居群性比的期望值为1:1 (Fisher, 1930), 但在环境非均质时, 性比会随环境梯度的变化而偏向于雄性或雌性(Lloyd, 1973; Charnov, 1982; Decker & Pilson, 2000)。相关研究表明, 在不同物种、居群和个体以及不同年份中, 植物的性比均可表现出一定程度的差异, 且这些差异可进一步影响其雌雄适合度和交配方式(Webb & Lloyd, 1980; Webb, 1981b; Thompson, 1987; Koul *et al.*, 1989; Emms, 1993; Harder & Barrett, 1996; Decker & Pilson, 2000)。

开花式样是指某一时期内植株上开花的数目、开花类型以及花在花序上的排列方式(龚燕兵和黄双全, 2007; 唐璐璐和韩冰, 2007), 它与植物的性比存在着密切的联系。在具不同性系统或相同性系统但性比不同的物种、居群和个体中, 性比的差异往往会导致不同性功能的花在植株上的着生位置及开放时间等变化, 进而影响开花过程中传粉者的访花顺序、数目、频率与活动方式, 并最终决定其交配式样与结果(Harder & Barrett, 1996; Alonso, 2005; 唐璐璐和韩冰, 2007)。

伞形科是被子植物中性系统比较复杂的一个

科, 具有雌雄同株和异株(Lloyd, 1973; Webb & Lloyd, 1980; Pickering, 2001)、雌全异株(Webb, 1981a; Caruso & Case, 2007)及雄全同株(Webb, 1979; Lovett Doust, 1980; Webb, 1981b)等性系统。由于受遗传、资源和环境等因素的影响, 其不同性系统的性比表现出多样化特点(Lloyd, 1973; Lovett Doust, 1980; Webb, 1979, 1980)。在具雄全同株性系统的伞形科植物中, 不同类群在性比上的差异对其交配方式及后代适合度具有重要影响(Webb, 1981b; Pickering, 2001; Davila & Wardle, 2007)。

簇花芹(*Soranthus meyeri*)隶属于伞形科簇花芹属, 主要分布于哈萨克斯坦和西西伯利亚地区, 在我国仅分布于新疆天山以北的沙漠地区, 是古尔班通古特沙漠中常见的多年生早春短命植物(秦雪梅和沈观冕, 1990; 钱亦兵等, 2007), 具有重要的固沙作用。据观察, 簇花芹植株上各伞形花序中雄花和两性花并存, 但不同大小的植株中以及植株不同位置伞形花序中的雄花和两性花数目均存在差异, 据此我们推测, 该物种可能存在大小依赖的性别分配。为了证实这一推测, 本文主要观测了簇花芹雄花和两性花的花部特征及其性比与植株大小的关系, 以及雄花和两性花着生位置与开花式样, 重点探讨了簇花芹花期大小依赖的性别资源分配, 以期全面了解伞形科繁育系统的进化积累理论资料。

1 材料和方法

1.1 研究材料与地点

研究材料簇花芹主要生长在新疆北部古尔班通古特沙漠中的固定和半固定沙丘上。簇花芹株高30–70 cm, 基生叶呈莲座状, 茎上具有多个复伞形花序。每年3月中下旬积雪融化时, 进入生殖生长的植株地下芽开始萌动, 分化出多个复伞形花序, 且各伞形花序中均可分化出两性花和雄花, 至5月中下旬各伞形花序中的两性花和雄花陆续开放, 6月中下旬果实开始成熟。开花时, 其雄花和两性花均

为辐射对称花, 萼齿5, 花瓣5枚离生, 外被短柔毛; 雄蕊5枚与花瓣互生, 花药为背着药, 纵向开裂。两性花雌蕊子房下位, 两室, 每室1枚胚珠; 花柱2, 基部常膨大为花柱基, 且与蜜腺盘愈合; 雄花无雌蕊。

观测地点位于新疆克拉玛依市车牌子油田附近, 地理坐标为44°55'18.6" N, 84°56'35.9" E, 海拔300 m。此地属于古尔班通古特沙漠西南缘, 年平均气温6–10 °C, 年积温3 000–3 500 °C, 年降水量70–150 mm, 年蒸发量大于2 000 mm, 属于典型的温带大陆性干旱荒漠气候(钱亦兵等, 2007)。本研究的所有实验均在2006–2008年进行。

1.2 研究方法

1.2.1 花部特征观测

在20个植株上分别选取即将开放的雄花和两性花各2朵, 将其分为两组(各20朵), 一组用于测量花部特征, 另一组以单花为单位将花药压碎, 用番红染液染色, 分别定容至1 mL制成花粉悬浮液, 取5 μ L涂片, 并在Olympus BH-2型光学显微镜(Olympus Corporation, Tokyo, Japan)下分别统计雄花和两性花的花粉数 n , 重复3次, 计算单花花粉数($n \times 200$)。同时, 在每个植株上随机选取即将开放的雄花和两性花各10朵(共计各200朵), 带回实验室置于80 °C烘箱中烘干(48 h)至恒重, 每次随机取15朵用Sartorius BT25S电子天平(精度为0.01 mg)称重, 重复10次, 计算雄花与两性花的生物量。

1.2.2 性比与植株大小的关系

参照Lovett Doust (1980)和Sutherland (1986)的定义, 将簇花芹的性比(雌雄功能的比例)定义为两性花数/总花数。在2006年5月中旬对自然居群中30个植株所有伞形花序的雄花和两性花进行统计的基础上, 于2007年和2008年的5月, 在野外随机标记30个植株并编号, 分别统计每植株雄花和两性花数, 计算其性比, 同时, 以植株地上营养器官的生物量代表植株大小, 在花期结束时将植株按编号取回, 置于80 °C烘箱烘干至恒重后, 用电子天平分别称重, 用于分析性比与植株大小的关系。

1.2.3 开花式样

簇花芹的复伞形花序分别生长在主茎顶端和侧枝上。根据Lovett Doust (1980)与Davila和Wardle (2002)的描述, 本文将生长在其茎顶端的复伞形花序称为一级复伞形花序, 侧枝上的复伞形花序称为

二级复伞形花序, 伞形花序内的花自外向内依次称为外围花、中间花和中央花。

开花式样的观察参照Bertin (1982)的方法, 在观测点随机标记30个植株, 观测并统计每植株一级复伞形花序和二级复伞形花序数目、每复伞形花序中伞形花序数、每伞形花序中两性花与雄花的着生位置和数目以及花序和个体水平的开花顺序与持续时间等。同时, 随机标记刚要开放的雄花和两性花各30朵, 并将两性花所在花序上的其他花去除后套网袋, 从开花时起每隔1 h观测雄花花药的散粉时间, 每隔12 h取5朵两性花用MTT染色液检测其柱头可授性, 直至柱头可授性丧失。若柱头被染色, 则表明其具有可授性, 未被染色则表明不具可授性(Dafni *et al.*, 2005)。

1.2.4 数据分析

利用SPSS 11.0统计分析软件对数据进行分析。用单因素方差分析(one-way ANOVA)法分析不同植株上伞形花序数以及花序上雄花和两性花数目间的差异, 用Independent-Sample T Test对雄花和两性花的花部特征进行分析, 用Bivariate Correlations进行本实验中所有的相关性分析。曲线图使用Excel 2003软件绘制。

2 研究结果

2.1 花部特征

簇花芹的两性花大于雄花, 且二者在花瓣长、花丝、花药长、花粉量以及花生物量等花部特征上存在极显著差异($p < 0.01$) (表1), 说明生产两性花所需资源大于生产雄花的。

2.2 性比与植株大小的关系

2006–2008年, 簇花芹群体水平的性比分别为 0.69 ± 0.03 、 0.62 ± 0.03 和 0.69 ± 0.02 , 彼此间无显著性差异($p > 0.05$), 说明不同年份中簇花芹群体水平的性比均接近于2:3, 是相对稳定的, 环境条件对其影响不大。

2007–2008年, 簇花芹的两性花数与植株生物量呈正相关关系($p < 0.01$), 生物量大的植株两性花多, 但雄花数与植株生物量不具相关性($p > 0.05$) (图1), 说明植株大小对两性花数影响较大。

2007–2008年簇花芹的性比与植株生物量呈正相关关系($p < 0.01$), 生物量越大的植株性比越大(图2), 说明其植株越大分配到雌性功能上的资源越多。

表1 簇花芹雄花和两性花的花部特征(平均值±标准误差, $n = 20$)

Table 1 Floral traits of staminate and hermaphrodite flowers in *Soranthus meyeri* (mean ± SE, $n = 20$)

花类型 Floral morph	花瓣长 Length of petal (mm)	雄蕊 Stamen (mm)		雌蕊 Pistil (mm)		花粉数量 Number of pollen grains	花生物量 Biomass per flower (mg)
		花丝长 Length of filament	花药长 Length of anther	子房长 Length of ovary	花柱长 Length of style		
两性花 Hermaphrodite flower	3.15 ± 0.05	3.09 ± 0.05	0.92 ± 0.01	1.88 ± 0.43	0.72 ± 0.05	21 633 ± 634	12.10 ± 0.28
雄花 Staminate flower	2.89 ± 0.04	2.83 ± 0.04	0.85 ± 0.01	—	—	18 312 ± 454	5.37 ± 0.16
F	16.99**	14.43**	27.26**	—	—	13.06**	425.51**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

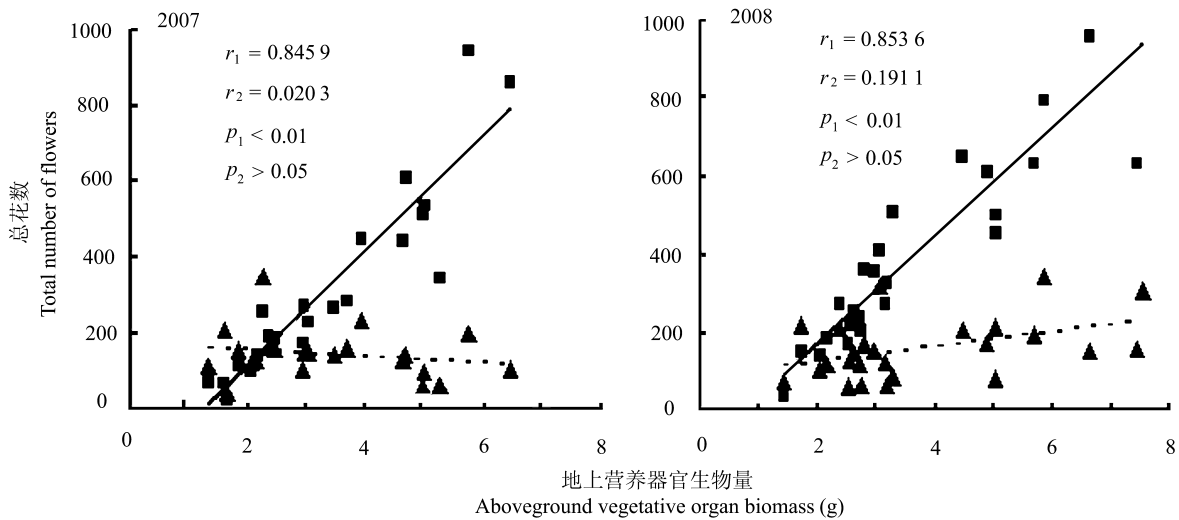


图1 簇花芹植株的总花数与其地上营养器官生物量的关系(2007–2008年)。 r_1 , 两性花的相关系数; r_2 , 雄花的相关系数。■, 两性花; ▲, 雄花。实线表示两性花数随生物量的变化; 虚线表示雄花数随生物量的变化。

Fig. 1 Relationships between total number of flowers and aboveground vegetative organ biomass of individual plants of *Soranthus meyeri* in 2007 and 2008. r_1 , correlation coefficient of hermaphrodite flower; r_2 , correlation coefficient of staminate flower. ■, hermaphrodite flower; ▲, staminate flower. The solid lines represent the relationship between the number of hermaphrodite flowers and aboveground vegetative organ biomass of individual plant, and the dashed lines represent the relationship between the number of staminate flowers and aboveground vegetative organ biomass of individual plant.

2.3 开花式样

簇花芹的一级复伞形花序生长在主茎顶端, 二级复伞形花序着生在轮生的侧枝上。不同级别复伞形花序内的伞形花序中两性花和雄花的位置基本相同, 但所占比例相差较大, 其中, 一级复伞形花序各伞形花序中大多为两性花, 而二级复伞形花序的伞形花序中雄花比例增多, 其外围花和中间花中除两性花外也可出现雄花, 而中央花仅为雄花(图3)。植株上各级复伞形花序数、伞形花序数及其雄花和两性花数见表2。

不同年份间植株的一、二级复伞形花序数和复伞形花序内伞形花序数无显著差异($p > 0.05$), 而一级复伞形花序内各伞形花序间雄花和两性花数均存

在极显著差异($p < 0.01$), 二级复伞形花序内各伞形花序间雄花数和两性花数存在显著差异($p < 0.05$)。

单株开花持续时间为9–11天, 一、二级复伞形花序开放时间均为5–6天。但一级复伞形花序开放约5天后, 二级复伞形花序才开始开放。一、二级复伞形花序中雄花和两性花的开花式样分别表现为: 雄花仅有雄性阶段, 在5枚花瓣序次开放的同时, 5枚花药亦序次开裂散粉, 整个过程持续(6.1 ± 0.6) h; 两性花雄性先熟, 开放过程持续3.5–6.0天, 且可划分为雄性、无性和雌性3个阶段。其中, 雄性阶段持续(6.1 ± 1.8) h, 花药开裂方式和持续时间与雄花的基本相同; 无性阶段表现为雌蕊花柱伸长但柱头不具可授性, 此阶段在花序外围花、中间花和中央

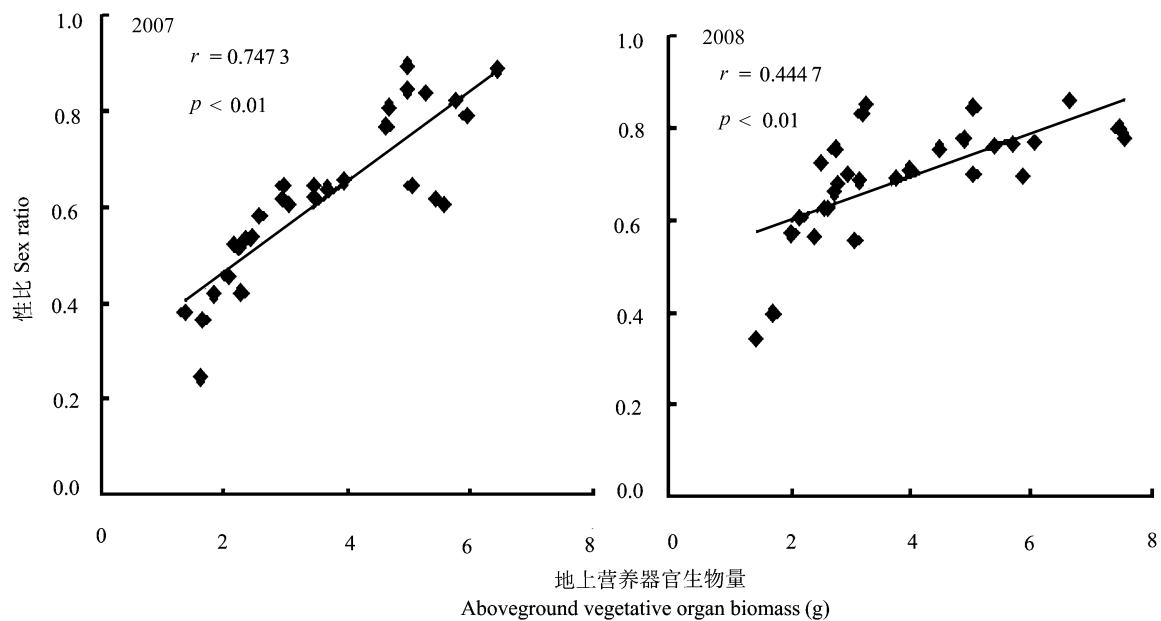


图2 簇花芹植株性比(两性花数/总花数)与其地上营养器官生物量的关系(2007–2008年)。

Fig. 2 Relationships between sex ratio (number of hermaphrodite flowers/total number of flowers) and aboveground vegetative organ biomass in individual of *Soranthus meyeri* in 2007 and 2008.

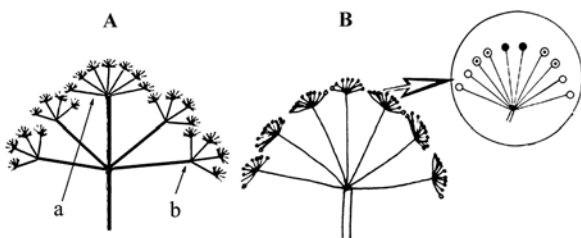


图3 簇花芹花序及花的分布。A, 植株上花序的分布。B, 伞形花序上雄花和两性花的分布。a, 一级复伞形花序; b, 二级复伞形花序; ○, 外围花; ⊙, 中间花; ●, 中央花。

Fig. 3 Arrangement of flowers and umbels within the inflorescence of *Soranthus meyeri*. A, Distribution of umbels on an individual plant. B, Distribution of staminate and hermaphrodite flowers in an umbel. a, primary umbel; b, secondary umbel; ○, outer flower; ⊙, intermediate flower; ●, central flower.

花中的持续时间分别约为3、2和1天, 且彼此间存在不同程度的重叠; 雌性阶段以柱头具有可授性为标志, 持续时间为2.0–2.5天, 且花序不同位置的花完全重叠(图4A)。

复伞形花序内各伞形花序一般同时开放, 且花期持续时间基本相同。花序中花的开放是向心的, 表现为伞形花序的外围花先开, 然后依次向中央开放。一级复伞形花序中伞形花序的外围两性花散粉

时, 中央花与中间花均处于蕾期; 当中间两性花进入雄性阶段散粉时, 外围花已进入无性阶段, 中央花仍处于蕾期; 而当中央两性花散粉时, 其外侧花均已进入无性阶段; 而当中央花进入无性阶段时, 其外侧花仍处在无性阶段。此阶段持续约1天后, 整个花序的两性花同时进入雌性阶段, 此阶段持续2.0–2.5天。因此, 从整个花序看, 其开花过程亦可分为雄性阶段、无性阶段和雌性阶段, 且其雌性功能和雄性功能被无性阶段完全分开; 不同位置两性花开花的雄性阶段和雌性阶段持续时间基本相同, 但无性阶段持续时间与其在花序中的位置密切相关, 具体表现为外围花>中间花>中央花(图4A)。

二级复伞形花序的雄花比例虽然有所增加(表2), 但其开放式样与一级复伞形花序基本相似, 雄性阶段、无性阶段和雌性阶段的持续时间也基本相同。但从整个植株的开花过程看, 其一级复伞形花序的雌性阶段与二级复伞形花序的雄性阶段间有1天左右的重叠期(图4B)。

3 讨论

3.1 花期大小依赖的性别资源分配

植物有性繁殖过程中的性表达不仅受物种自身的遗传特性和资源状况影响, 而且还受环境条件

表2 簇花芹植株的伞形花序数及花序上的雄花和两性花数(平均值±标准误差)
Table 2 Number of umbellets (umbels) and staminate and hermaphrodite flowers of one umbel in *Soranthus meyeri* (mean ± SE)

观测指标 Items		2006	2007	2008	F
一级复伞形花序 Primary umbel	伞形花序数 Number of umbellets	15.4 ± 0.8	14.8 ± 0.8	16.2 ± 0.6	0.37
	每伞形花序雄花数 Number of staminate flowers in an umbellet	0.7 ± 0.3	4.0 ± 0.8	0.7 ± 0.2	15.51**
	每伞形花序两性花数 Number of hermaphrodite flowers in an umbellet	15.3 ± 0.5	13.3 ± 0.8	16.3 ± 0.6	5.78**
	二级复伞形花序 Secondary umbel				
二级复伞形花序 Secondary umbel	复伞形花序数 Number of umbels	4.0 ± 0.3	3.0 ± 0.4	3.7 ± 0.4	2.05
	每复伞形花序伞形花序数 Number of umbellets in an umbel	4.4 ± 0.3	4.2 ± 0.3	4.3 ± 0.3	0.17
	每伞形花序雄花数 Number of staminate flowers in an umbellet	7.4 ± 0.9	8.7 ± 0.9	6.7 ± 1.0	3.46*
	每伞形花序两性花数 Number of hermaphrodite flowers in an umbellet	9.0 ± 1.0	6.1 ± 0.9	9.3 ± 1.0	3.58*

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

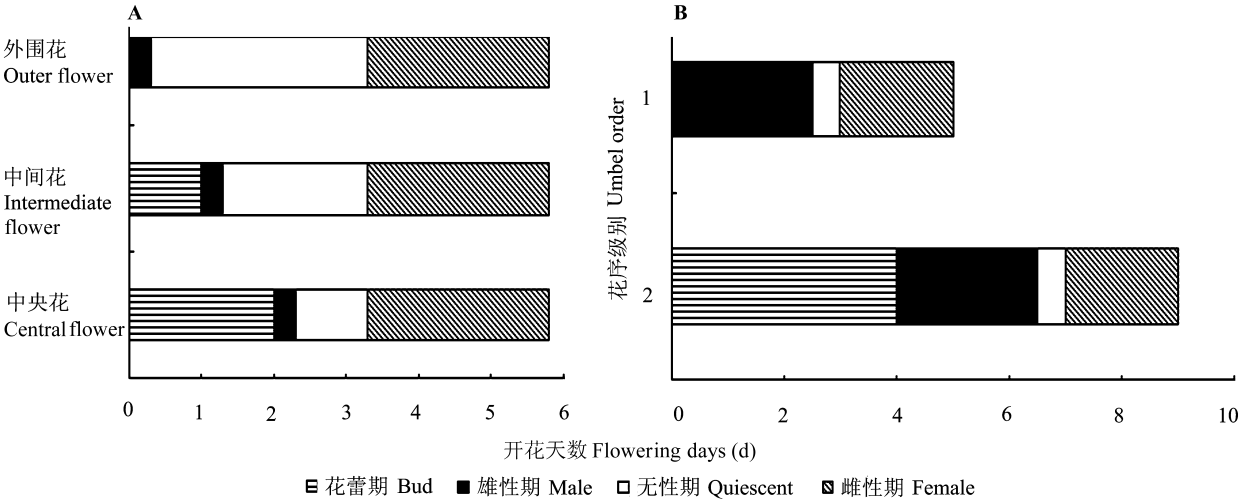


图4 簇花芹花序和复伞形花序水平的开花式样。A, 花序水平。B, 复伞形花序水平。
Fig. 4 Floral patterns within an umbellet and an umbel of *Soranthus meyeri*. A, At umbellet level. B, At umbel level.

(光照、温度和湿度等)的制约, 且不同类群中的制约因素可能有所不同(张大勇, 2004)。在雄全同株的伞形科植物 *Smyrnum olusatrum*、*Pastinaca sativa* 和峨参 (*Anthriscus sylvestris*) 中, 即使个体大小及其所处环境发生了变化, 但群体水平两性花与雄花比例始终保持为 1:4, 说明其花期性比主要受遗传控制 (Lovett Doust, 1980; Lovett Doust & Harper, 1980); 而在雄全同株的茄属 (*Solanum*) 植物中, 不少种类花期的雄花和两性花比率在不同居群和年份间存在显著差异, 说明其受环境的影响较大 (Solomon, 1985; Diggle, 1993; Elle, 1999)。簇花芹植株上的两性花和雄花数虽然在不同年份间存在显著差异, 但其群体水平的性比均接近 2:3, 彼此间无显著性差异, 该结果与 Lovett Doust (1980) 和 Lovett Doust 和

Harper (1980) 的研究结果基本一致, 说明簇花芹群体内的性比是相对稳定的, 可能受遗传因素控制。资源分配是指植物将同化的资源用于生长与繁殖功能之间的比例 (Charnov, 1982; Elle, 1999)。植物生长发育过程中可供利用的资源是有限的, 当分配给某一功能的资源增加时, 必然会导致分配给其他功能的资源减少, 彼此间存在着一种动态的权衡关系 (Charnov, 1982; 张大勇, 2004)。在影响植物资源分配的各种因素中, 植株大小通常被认为是重要的制约因子, 它不仅影响资源在营养器官和繁殖器官之间的分配, 还影响着植株雌雄功能间的资源配置 (Stöcklin & Faver, 1994; Irwin, 2000)。簇花芹植株中雄花的花粉量及生物量等均比两性花的少, 说明其产生雄花比产生两性花所需资源少。在一、二级

复伞形花序及其各伞形花序中, 两性花与雄花数及其生长位置与植株的资源分配也密切相关。从花序及花的开放顺序看, 其一级复伞形花序明显比二级复伞形花序开花早, 各花序外围花比内侧花开花早, 说明一级复伞形花序及各花序外围花发育早, 可从母株得到更多的资源; 而二级复伞形花序及各花序内侧花发育晚, 从母株获得的资源相对较少。为了能将个体有限的资源进行优化配置, 早发育的花序通过产生更多的两性花来增加其雌性适合度, 而晚发育的花序在雌性适合度达到饱和的前提下, 通过产生更多的雄花来避免其在雌性功能上投入的浪费, 增加其输出的总花粉量, 从而提高其整体适合度(Lovett Doust, 1980; Lovett Doust & Harper, 1980; Webb, 1981b; Bertin, 1982)。同时, 簇花芹植株将花粉包装到更多小的单位(雄花)比包装到一个大的单位(两性花)更能提高传粉成功率, 从而提高植株的雄性适合度, 这与Spalik (1991)对峨参的研究结果是一致的。此外, 在已报道的伞形科物种中, 性比(雄/雌)大多为恒定的4:1 (Cruden, 1976; Lloyd, 1979; Lovett Doust, 1980; Lovett Doust & Harper, 1980), 而在簇花芹中, 其两性花比例远大于该科其他植物, 究竟是遗传因素还是严酷的沙漠极端环境引起了其资源在雌雄功能间的分配差异, 从而造成了其性比的变化, 还有待于进一步探讨。

簇花芹植株水平的性比及两性花数与个体生物量均呈正相关关系($p < 0.01$), 但雄花数与个体生物量不具相关性($p > 0.05$), 说明其大小不同的个体对雌雄功能的资源投资也不相同, 较大的个体对雌性功能的投资大, 从而导致其性比发生变化(Charnov, 1982; Thompson, 1987; Bertin & Kerwin, 1998)。这与Thompson (1987)对*Lomatium grayi*的研究结果一致, 根据Bateman (1948)的观点, 簇花芹的雌性繁殖成功可能受其资源限制较大, 而雄性繁殖成功更多地受制于其得到的交配机会, 植株通过对不同性功能的资源分配, 以取得最大的适合度收益(Charnov, 1982)。

3.2 开花式样的适应意义

雄全同株植物两性花和雄花的位置及其开放式样的差异会导致其在繁殖中所起的作用不同(张大勇, 2004)。生长在藜芦(*Veratrum nigrum*)顶生花序上的两性花比侧生花序上的雄花开放早, 传粉昆虫先访问早开放的两性花, 并将外源花粉沉降在柱

头上以保证异交进行, 在其沿花序轴向下访问别的花序过程中进行同株异花自交, 最后访问雄花以保障花粉输出并促进异交。由于藜芦的两性花具有延迟自交机制, 两性花和雄花的位置和开花顺序对其避免自交具有重要意义(廖万金等, 2003)。北美刺龙葵(*Solanum carolinense*)着生在花序顶端的雄花是为了更好地传粉, 而着生在花序基部的两性花是为了接受花粉提高结实率(Solomon, 1985)。由此可见, 在雄全同株植物中, 两性花和雄花不同的着生方式与开花式样对传粉昆虫的访花式样、交配方式以及后代适合度具有重要影响(Bertin, 1982; Solomon, 1985, 1986; 廖万金等, 2003; 张大勇, 2004)。

簇花芹一级复伞形花序的雄花数明显少于二级复伞形花序的, 这与许多雄全同株的伞形科植物随着复伞形花序分枝程度增加, 其雄性程度也显著提高的分布规律是一致的(Bell, 1971; Lovett Doust, 1980; Webb, 1981b), 其雄花数的增加有利于增大花展示以吸引更多传粉者进行传粉(Koul *et al.*, 1989)。在开花顺序上, 簇花芹一级复伞形花序比二级复伞形花序早开放约5天, 但复伞形花序内各伞形花序几乎同时向心开放, 且花期持续时间基本相同。在开花过程中, 所有雄花仅有雄性阶段, 而两性花为雄性先熟, 且其雌雄阶段均被一无性阶段完全分离。由于花序内不同位置两性花的无性阶段持续时间表现不同, 因此, 虽然花序外围的两性花先开放, 但其花序中各花进入雌性阶段的时间是基本一致的, 花序的雌雄阶段被完全隔开(Koul *et al.*, 1989; Davila & Wardle, 2002)。传粉昆虫访花时, 一级复伞形花序内所有花序几乎同时开放及其单花与花序雄性先熟且雌雄阶段完全分离的特性, 不仅有利于其两性花进行异株异花授粉, 增加后代的适合度, 还有效地避免了雌雄功能间的干扰; 而其一、二级复伞形花序花期雌雄阶段的重叠(1天左右), 可使传粉昆虫在植株内不同级别花序间进行同株异花传粉。这些特性与Davila和Wardle (2002)在伞形科植物*Trachymene incisa* subsp. *incisa*中的观察结果基本一致。二级复伞形花序与一级复伞形花序的开放式样相似, 但其雌雄性阶段的分离则有利于雄花花粉的输出, 增加其同株异花及异株异花传粉的机会(Koul *et al.*, 1989; Davila & Wardle, 2007)。

致谢 国家自然科学基金(31060047)及新疆维吾尔自治区高新技术研究发展计划项目(200810102)资助。

美国 Kentucky 大学植物和土壤科学系的 Carol C. Baskin 教授和 Jerry M. Baskin 教授对本文的英文部分进行了修改, 在此表示衷心的感谢!

参考文献

- Alonso C (2005). Pollination success across an elevation and sex ratio gradient in gynodioecious *Daphne laureola*. *American Journal of Botany*, 92, 1264–1269.
- Bateman AJ (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349–368.
- Bell CR (1971). Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae or evidence for specialization in unspecialization flowers. In: Heywood VH ed. *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. Academic Press, New York. 93–107.
- Bertin RI (1982). The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*, 6, 25–32.
- Bertin RI, Gwisc GM (2002). Floral sex ratios and gynomonoecy in *Solidago* (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 413–422.
- Bertin RI, Kerwin MA (1998). Floral sex ratios and gynomonoecy in *Aster* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 85, 235–244.
- Caruso CM, Case AL (2007). Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia siphilitica*: effects of population size and geographic location. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1396–1405.
- Charnov EL (1982). *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Charnov EL, Bull JJ, Maynard Smith J (1976). Why be an hermaphrodite? *Nature*, 263, 125–126.
- Charnov EL, Los-den Hartogh RL, Jones WT, van Assem J (1981). Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 289, 27–33.
- Cruden RW (1976). Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion—preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 63, 277–289.
- Dafni A, Kevan PG, Husband BC (2005). *Practical Pollination Biology*. Enviroquest Ltd., Cambridge, UK.
- Davila YC, Wardle GM (2002). Reproductive ecology of the Australian herb *Trachymene incisa* subsp. *incisa* (Apiaceae). *Australian Journal of Botany*, 50, 619–626.
- Davila YC, Wardle GM (2007). Bee boys and fly girls: do pollinators prefer male or female umbels in protandrous parsnip, *Trachymene incisa* (Apiaceae)? *Australian Ecology*, 32, 798–807.
- Decker KL, Pilson D (2000). Biased sex ratios in the dioecious annual *Croton texensis* (Euphorbiaceae) are not due to environmental sex determination. *American Journal of Botany*, 87, 221–229.
- Diggle PK (1993). Developmental plasticity, genetic variation, and the evolution of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 80, 967–973.
- Elle E (1999). Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae). I. Female success. *American Journal of Botany*, 86, 278–286.
- Emms SK (1993). Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. *American Journal of Botany*, 80, 914–923.
- Fisher RA (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Gong YB (龚燕兵), Huang SQ (黄双全) (2007). On methodology of foraging behavior of pollinating insects. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15, 576–583. (in Chinese with English abstract)
- Harder LD, Barrett SCH (1996). Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: Lloyd DG, Barrett SCH eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman and Hall, New York. 140–190.
- Irwin RE (2000). Morphological variation and female reproductive success in two sympatric *Trillium* species: evidence for phenotypic selection in *Trillium erectum* and *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 87, 205–214.
- Koul P, Koul AK, Hamal IA (1989). Reproductive biology of wild and cultivated carrot (*Daucus carota* L.). *New Phytologist*, 112, 437–443.
- Liao WJ (廖万金), Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2003). A preliminary study on the reproductive features of *Veratrum nigrum* along an altitudinal gradient. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 240–248. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG (1973). Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae. *Heredity*, 31, 239–249.
- Lloyd DG (1979). Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, 17, 595–606.
- Lloyd DG, Bawa KS (1984). Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 17, 255–338.
- Lovett Doust J (1980). Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. *New Phytologist*, 85, 265–273.
- Lovett Doust J, Harper JL (1980). The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer *Smyrniolus olusatrum* L. *New Phytologist*, 85, 251–264.

- Pickering CM (2001). Size and sex of floral displays affect insect visitation rates in the dioecious Australian alpine herb, *Aciphylla glacialis* (Apiaceae). *Nordic Journal of Botany*, 21, 401–409.
- Qian YB (钱亦兵), Wu ZN (吴兆宁), Zhang LY (张立运), Zhao RF (赵锐锋), Wang XY (王小燕), Li YM (李有民) (2007). Vegetation-environment relationships in Gurbantunggut Desert. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 2802–2811. (in Chinese with English abstract)
- Qin XM (秦雪梅), Shen GM (沈冠冕) (1990). The taxonomic studies on Xinjiang *Ferula* and its close genera. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 7(4), 23–32. (in Chinese with English abstract)
- Solomon BP (1985). Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. *Ecology*, 66, 1321–1332.
- Solomon BP (1986). Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 73, 1215–1221.
- Spalik K (1991). On evolution of andromonoecy and ‘overproduction’ of flowers: a resource allocation model. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 325–336.
- Stöcklin J, Faver P (1994). Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *Journal of Ecology*, 82, 735–746.
- Sutherland S (1986). Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology*, 67, 991–1001.
- Tang LL (唐璐璐), Han B (韩冰) (2007). Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15, 680–686. (in Chinese with English abstract)
- Thompson JN (1987). The ontogeny of flowering and sex expression in divergent populations of *Lomatium grayi*. *Oecologia*, 72, 605–611.
- Volkova PA, Rudakova VS, Shipunov AB (2007). Sex ratios in populations of *Geranium sylvaticum* in European Russia. *Plant Species Biology*, 22, 125–128.
- Webb CJ (1979). Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid Umbelliferae. *Evolution*, 33, 662–672.
- Webb CJ (1981a). Gynodioecy in *Gingidia flabellata* (Umbelliferae). *New Zealand Journal of Botany*, 19, 111–113.
- Webb CJ (1981b). Andromonoecism, protandry and sexual selection in Umbelliferae. *New Zealand Journal of Botany*, 19, 335–338.
- Webb CJ, Lloyd DG (1980). Sex ratios in New Zealand apioid Umbelliferae. *New Zealand Journal of Botany*, 18, 121–126.
- Willson MF (1983). *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Zhang DY (张大勇) (2004). *The Evolution of Life-History and Reproductive Ecology of Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳