

# 喜树花序内性别表达及性别分配

徐申林 刘文哲\*

西北大学生命科学学院, 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 西安 710069

**摘要** 花序内性别表达和性别分配的差异在被子植物中非常普遍。常见的变化模式是: 在顺次开放的花序内, 从早开的花到晚开的花, 生殖结构大小和数量依次减少, 晚开的花偏向雄性。通常认为资源竞争和位置效应是形成这种差异的主要原因。在喜树(*Camptotheca acuminata*)的聚伞花序内, 早开的头状花序在花序直径、小花直径、短雄蕊长度、坐果率、果序重量等方面与晚开的头状花序差异显著。通过去除喜树聚伞花序一级或一级和二级头状花序来控制花序内的资源分配, 从而分析影响喜树花序内花性状、性别分配及生殖能力的主要因子。结果显示, 去除部分头状花序后, 剩余头状花序的花序直径、小花直径明显增加, 短雄蕊长度明显缩短, 位置间差异消失; 而坐果率、果序重量的位置间差异依然显著。表明资源限制对花序直径、小花直径和短雄蕊长度等影响显著, 而坐果率和果序重量受位置效应影响明显。喜树雄全同株的性别分配可能是对特定生殖状况和资源状况适应的结果。

**关键词** 位置效应, 喜树, 花序内差异, 资源竞争, 性别分配

## Intra-inflorescence sex expression and allocation in *Camptotheca acuminata*

XU Shen-Lin and LIU Wen-Zhe\*

Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China of Ministry of Education, College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China

### Abstract

**Aims** Variation in intra-inflorescence sex expression and allocation is a common phenomenon in Angiosperms. The typical pattern is that the size and number of reproductive structures decrease from early to late blooming flowers within the same inflorescence, and the late ones tend to male. Resource competition and architectural effects are regarded as the main causes of these variations. Within the cyme of *Camptotheca acuminata*, the early capitula demonstrate more significant differences in the diameters of capitulum and corolla, length of short stamen, fruit set rate, and infructescence mass than the late capitula. Our main objective is to determine the causes behind the intra-inflorescence sex expression and allocation variations in *C. acuminata*.

**Methods** The distribution of resources within inflorescences of *C. acuminata* was manipulated by removing the primary or primary and secondary capitula to determine the factors influencing flower sex allocation and reproductive capacity in an inflorescence.

**Important findings** After removing part of the capitula, the diameters of capitulum and corolla in the remaining capitula increased significantly, the length of short stamen decreased significantly, and the differences between positions disappeared. The differences, however, in fruit set and infructescence mass remained unchanged. This suggests that resource constraints rather than architectural effects have stronger influence on the diameters of capitulum and corolla as well as the length of short stamen, while architectural effects play a dominant role on fruit set and infructescence mass. The andromonoecy in *C. acuminata* may be the result of adaptation to specific reproduction and resources competition.

**Key words** architectural effects, *Camptotheca acuminata*, intra-inflorescence variation, resource competition, sex allocation

花、果实、种子是植物的有性繁殖器官, 其形态、结构和繁殖潜能对植物的生存和进化有十分重要的意义, 一直是进化生物学、植物学、传粉生物

学、植物生殖生物学及生态学关注的焦点(刘左军等, 2003)。作为植物的构件结构, 花枝是一种半自主性的结构和功能单位(de Kroon *et al.*, 2005;

Buide, 2008), 花枝上花序各组分的形态结构、数量、性别分配以及雌性和雄性繁殖能力, 在个体间和个体内存在差异和有限资源分配的竞争(Ashman & Hitchens, 2000; Buide, 2004, 2008; Ortiz *et al.*, 2009)。

在被子植物中, 花的表型性状和繁殖能力的差异尤其普遍, 而且许多种类中个体内的差异超过了个体间的差异(Williams & Conner, 2001; Herrera *et al.*, 2006; Buide, 2008)。其中花序层次上的差异是个体内差异的一个重要方面(Buide, 2008), 在许多雌雄同株的种类中, 花序内花的生殖结构的大小和数量, 以及雌性生殖能力差异显著(Diggle, 1995; Brunet, 1996; Buide, 2004)。常见的变化模式是: 顶向开花的植物, 花序从基部(早开花位置)到顶端(晚开花位置)生殖结构的大小和数量依次减少, 或坐果率与种子比例也呈相似的减少模式; 早开花位置在资源投资上偏向于雌性, 而晚开花位置偏向于雄性(Ashman & Hitchens, 2000; Buide, 2004, 2008)。而基向开花的植物, 一般呈相反的模式(基部到顶端递减)。造成花序内性状表达和性别分配差异的原因是多方面的, 主要包括资源竞争、位置效应、自然选择的适应性假说及传粉者定向(pollinator directionality)等(Ashman & Hitchens, 2000; Kudo *et al.*, 2001; Itagaki & Sakai, 2006; Buide, 2008)。

资源竞争假说认为, 由于位置差异, 引起早开花位置和晚开花位置的花或果实的资源竞争。位于早开花位置的花开放时间比晚开花位置的花要早, 早开的花对有限资源的吸收具有更大的竞争优势, 从而导致晚开的花资源分配减少, 花的大小或其组分也趋于减少(Diggle, 1995; Ashman & Hitchens, 2000)。这种资源竞争使得早开的花和晚开的花维持一种权衡(trade-off)关系, 即花序如在早开的花中大量投资资源, 则晚开的花因资源限制而投入减少, 导致同一花序内花的表型性状和繁殖能力发生变化。但是这种权衡关系受植物总体的资源状况和早开花位置对资源的吸收能力影响, 当资源充足或初始吸收较少时, 后续位置的限制作用可能会消失(Brookes *et al.*, 2010)。

对花序内差异形成的另一种解释是位置效应, 即花序从早开花位置到晚开花位置的递减模式是由于花序轴固有结构的位置差异造成的(Diggle, 2003), 即不管植物的资源状况和早开花位置初始

利用资源力度如何, 早开的花和晚开的花之间的资源分配都存在差异, 且不随总体资源状况和初始利用力度的变化而变化(Brookes *et al.*, 2010)。沿花序轴维管束的递减和果实发育支持结构的减少被认为是位置效应的内在原因之一(Wolfe & Denton, 2001; Buide, 2008)。

自然选择的适应性假说认为自然选择可能引起花序中因位置关系而产生花的特化, 如在雄全同株、雄蕊先熟、顺次开花的种类中, 晚开的花更趋向分化为雌性。因为在这种花序中, 晚开的花在雌性阶段往往缺少花粉, 从而特化了雄性功能(Brunet & Charlesworth, 1995; Brunet, 1996; Buide, 2008)。另外, 传粉者对花的形态和大小也有一定的选择作用, 如Quesada-Aguilar等(2008)研究*Solanum carolinense*时发现, 传粉者数量和访问率的变化引起*S. carolinense*的花柱长度变化。Thomson (1985)研究发现, *Diervilla lonicera*随开花时间的推移花胚珠数目增加, 是因为第一朵花特化为专门用于吸引传粉者。对引起花序内性别表达和性别分配差异原因分析的主要困难在于各因素之间并不是相互独立的, 且对不同植物, 各因素的作用也不一样, 如Buide (2008)对*Silene acutifolia*的研究发现, 位置因素对花序内花的性状和雌性生殖能力的影响比资源限制更为重要。

雄全同株植物喜树(*Camptotheca acuminata*)的花序是由2-9个头状花序组成的聚伞花序(王翠翠等, 2009), 最常见的是4或5个头状花序组成的聚伞花序(图1)。根据头状花序的位置和开花次序可分为三级(图1), 一级花序位于聚伞花序的顶端, 最先开放, 该头状花序内的小花通常全为两性花, 花序直径大、坐果率高。二级头状花序位于一级花序下方, 该花序基本也由两性花构成, 但花序直径较小, 雌蕊发育程度比一级花序低, 花柱较短, 有的头状花序内偶见雌蕊发育不全的小花, 坐果率较低。三级花序位于聚伞花序的基部, 由雌蕊不发育或发育不全的功能性雄花组成, 花序直径更小, 一般不能结实。不同年份聚伞花序的组成可能有所变化。一级花序开放6-8天后, 二级和三级花序开始开放; 通常二级花序开放2-24 h后, 三级花序开放, 有时也可见三级花序开放先于二级。

喜树聚伞花序中每个头状花序内的小花同步开放, 且表现为雄蕊先熟, 同一头状花序内雌雄功

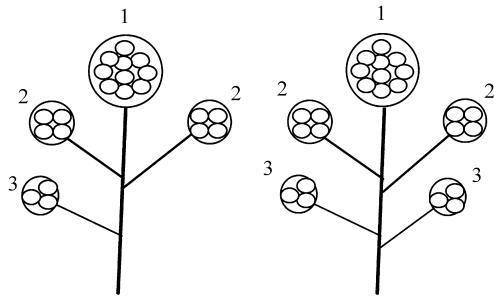


图1 喜树花序结构示意图。数字表示头状花序位置: 1, 一级; 2, 二级; 3, 三级。

Fig. 1 Structure diagram of *Camptotheca acuminata* inflorescence. Number refer to inflorescence position: 1, primary; 2, secondary; 3, tertiary.

能在时间上分离, 因此可将每个头状花序作为一个功能单位(王翠翠等, 2009)。因头状花序(功能单位)间花的性状和性别分配存在明显差异, 是研究花序内花的性状表达和性别分配的理想材料。通过去除喜树聚伞花序一级或一级和二级头状花序, 分析其对剩余花序的性状及性别的影响, 并与对照组进行比较, 就能探讨资源对喜树花序内花性状、性别分配及生殖能力的影响。我们讨论的主要问题包括: 1) 研究喜树花序内花性别表达和性别分配的差异。2) 通过去除一级或一级和二级头状花序来控制花序内资源, 比较不同处理组聚伞花序内等效位置头状花序中花和果实的性状差异, 分析造成喜树花序内花性别表达和性别分配差异的主要因素。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料和地点

喜树为蓝果树科喜树属落叶乔木, 我国特有, 分布于长江流域和西南各省(方文培等, 2004), 花淡绿色, 花瓣5; 花萼5齿裂(胡江琴等, 2008); 雄蕊10枚, 外轮5枚长, 内轮5枚短; 雌蕊1枚, 柱头三裂;

胚珠1枚。自交亲和, 繁育系统为自交和异交并存的混合交配型(王翠翠等, 2009)。花期5–7月, 盛花期7月, 果期9月(方文培等, 2004)。

本研究所用材料, 是于2002和2003年收集四川成都、陕西西安、贵州六盘水、湖南吉首、上海、福建武夷山、湖北武汉、广东广州、云南昆明、江西九江、安徽合肥和浙江杭州、金华、磐安等喜树自然分布区的种子或幼苗, 种植于西北大学生物园, 露天生长(王玲丽和刘文哲, 2005)。成活的个体80余株, 2007年部分个体开花, 2008年有30株开花, 2009年选择了20株稳定开花的个体进行标记, 2010年5月至8月对标记的个体进行实验处理。

### 1.2 实验处理

在花发育早期, 从20株个体中随机选取由4或5个头状花序组成的聚伞花序450个, 进行3组处理。A组: 去除一级头状花序(图2A); B组: 去除一级和二级头状花序(图2B), 每组处理至少选取150个花序, 根据花的发育分3批进行处理, 首批处理时间为花芽初现, 以后每间隔10天再处理两批(表1)。C组为对照组, 不做任何处理(图2C)。

### 1.3 性状测量

A组、B组、C组的花序, 分别测量每一位置上头状花序的花序直径, 花序内的花数目、花直径、花瓣长度、单花花粉粒数目、雄蕊长度、雌蕊花柱长度、坐果率、果序重量。

#### 1.3.1 花序及小花性状测量

头状花序内小花花瓣裂开时, 测量头状花序的花序直径、头状花序的小花数量、小花直径、花瓣长度。雄蕊长度分两次测量, 花瓣落脱后, 长雄蕊完全展开时, 测长雄蕊长度; 长雄蕊脱落后, 测量短雄蕊长度。雌蕊花柱长度的测量于三裂柱头外翻时进行。长度的测量用游标卡尺精确到0.02 mm。

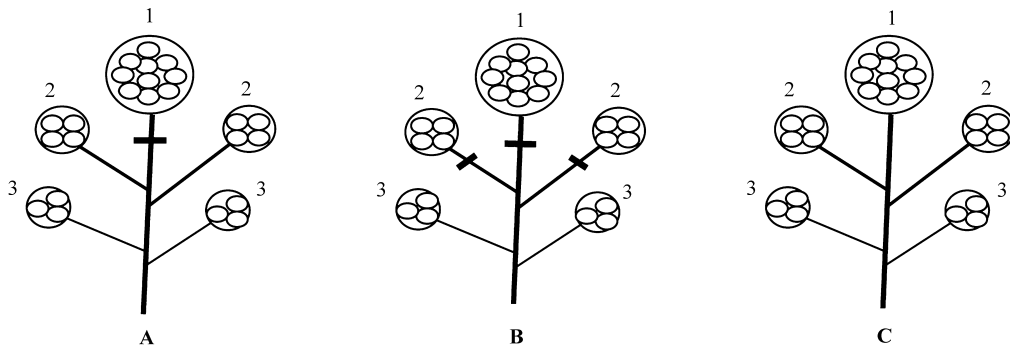


图2 实验处理示意图。A, 去除一级头状花序。B, 去除一级和二级头状花序。C, 对照。

Fig. 2 Diagram of experimental treatment. A, Removing primary capitulum. B, Removing primary and secondary capitulum. C, Control.

表1 实验处理及分组

Table 1 Experimental treatment and groups

| 分组 Group<br>(150个聚伞花序 150 cyme) | 亚组 Subgroup<br>(50个聚伞花序 50 cyme) | 处理对象<br>Object                      | 处理<br>Treatment   |
|---------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|---|
| A组 Group A                      | A1                               | 最初可见的花芽 First visible buds          | 去除一级头状花序<br>Removing primary capitulum                  |
|                                 | A2                               | 发育10天后的花芽 Flower buds after 10 days |   |
|                                 | A3                               | 发育20天后的花芽 Flower buds after 20 days |   |
| B组 Group B                      | B1                               | 最初可见的花芽 First visible buds          | 去除一级和二级头状花序<br>Removing primary and secondary capitulum |
|                                 | B2                               | 发育10天后的花芽 Flower buds after 10 days |   |
|                                 | B3                               | 发育20天后的花芽 Flower buds after 20 days |   |
| C组 Group C                      | 不做任何处理 No treatment              |                                     |   |

### 1.3.2 单花花粉数量的测量

在花药开裂前随机选取处理组与对照组每一花序位置的头状花序10个(来自10株个体), 一个头状花序中随机选取5朵小花, 剪下所有花药,  $8 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaOH溶液软化10 min后移入离心管, 解剖针将花药搅碎, 10% KCl溶液定容至1 mL, 震荡10 min, 制成花粉悬浮液, 用血球计数板, Nikon ECLIPSE 50i显微镜(Nikon Corporation, Tokyo, Japan)下统计中央和四角的5个 $0.1 \text{ mm}^3$ 体积内的花粉总数, 乘以2 000再除5算出每朵花所含的花粉数, 每个头状花序重复5次。另外, 用同样的方法随机选取处理组与对照组每一花序位置的头状花序10个, 分开长雄蕊和短雄蕊, 分别统计每朵花中长雄蕊和短雄蕊的花粉粒数量。取平均值作为花粉粒数量。

### 1.3.3 果实性状的测量

2010年9月份收集处理组与对照组果实, 称量整个头状果序的鲜重, 精确到 $0.0001 \text{ g}$ 。并计算每个头状花序的坐果率(果实数目/总花数)。

### 1.3.4 花序轴的测量

于盛花期收集完整聚伞花序5个, FAA (70%酒精、甲醛、冰乙酸, 体积比: 90:5:5)固定。距头状花序基部1–2 cm处测量每一级花序轴直径, 精确到 $0.02 \text{ mm}$ 。在每一级花序轴相同位置, 截取5 mm长的小段, 常规石蜡切片法制片, 切片厚度8–12  $\mu\text{m}$ 。番红固绿染色, Nikon ECLIPSE 50i显微镜(Nikon, Japan)下观察拍照。使用IPP 6.0测量花序轴横切面维管组织的面积(维管柱面积–髓部的面积)。

## 1.4 统计分析

所有数据用SPSS 14.0进行统计分析。数据分析分为两部分, 首先分析对照组聚伞花序内各级头状花序的位置差异, 花序位置作为分组因素分为一级、二级、三级3个水平进行分析, 用one-way

ANOVA。第二部分对花序内性状差异的原因分析。将两个处理组与对照组(C组)的性状特征进行比较, 用one-way ANOVA, 不同处理作为分组因素, 检测一级或一级和二级花序的资源竞争排除后对剩余头状花序(小花)性状表达的影响, 分析花序内的资源限制。在排除资源限制因素后, 检测位置效应。

## 2 结果

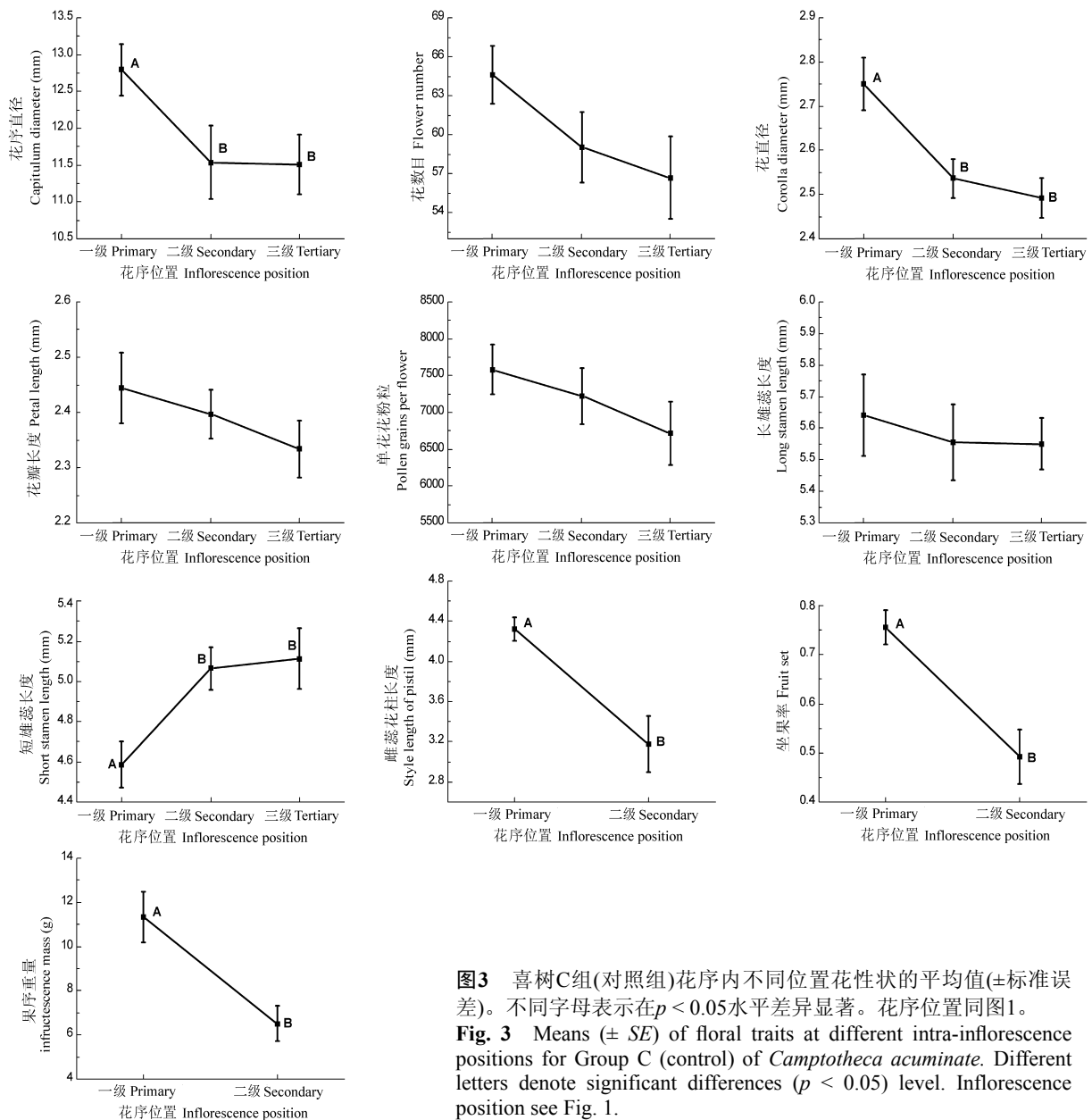
### 2.1 聚伞花内各级头状花序性别表达的变化趋势

在对照组(C组)中, 从一级(早开花位置)到三级(晚开花位置)头状花序, 除短雄蕊外, 其他所有性状均呈递减模式(图3)。一级头状花序与二级头状花序在花序直径、花直径、短雄蕊、雌蕊花柱长度、坐果率和果序重量上有显著差异(图3)。三级头状花序雌蕊没有发育, 几乎全为雄花。一级和三级头状花序, 在花序直径、花直径、短雄蕊长度上差异显著(图3)。二级与三级间各个性状差异不显著。

其他性状, 如小花数目、花瓣长度、单花花粉粒、长雄蕊长度在花序内各个位置间差异都不显著(图3)。总体上喜树每朵小花中5枚短雄蕊所含的花粉粒数量多于长雄蕊, 而且与长雄蕊和短雄蕊之间的长度差异密切相关, 长雄蕊与短雄蕊的长度相差越大, 其所含的花粉粒数量相差也越大, 显著正相关( $r = 0.844, p = 0.035$ )。

### 2.2 资源限制对花序内性状表达和性别分配的影响

去除一级花序后(A组), 其二级位置与对照组(C组)二级位置比较发现, 单花花粉粒数量显著增加(平均增加了1 052.83)、短雄蕊长度显著减少(减少了 $0.407 \text{ mm}$ ) (图4)。雌蕊花柱长度、坐果率和果序重量变化不明显。而A组三级位置和C组三级位置



**图3** 喜树C组(对照组)花序内不同位置花性状的平均值(±标准误差)。不同字母表示在 $p < 0.05$ 水平差异显著。花序位置同图1。  
**Fig. 3** Means (± SE) of floral traits at different intra-inflorescence positions for Group C (control) of *Camptotheca acuminata*. Different letters denote significant differences ( $p < 0.05$ ) level. Inflorescence position see Fig. 1.

花序性状比较发现, A组三级位置的各个性状虽都有所改变, 但差异都不显著(图4), 说明去除一级头状花序对三级花序的影响不大。

去除一级和二级头状花序处理组(B组)的三级位置与对照组三级位置比较显示, 花序直径和小花直径显著增加(图4), 短雄蕊长度B组三级位置比A组显著减少(表2)。对照组(C组)和去除一级花序组(A组)的三级雌蕊并未发育, 为雄花; 而去除一级和二级花序后B组三级位置雌蕊发育, 说明资源的增加促使花序雌性生殖分配增加, 但是B组雌蕊仍然发育不全(图4), 资源只是影响雌蕊发育的因素之一。而花序直径、花直径、短雄蕊长度的差异主要

是资源限制的结果。去除一级头状花序所释放的资源对三级花序无显著影响, 而去除一级和二级头状花序后, 三级头状花序直径、头状花序中小花直径显著增加, 短雄蕊长度显著下降, 说明二级和三级花序间也存在资源上的竞争。

### 2.3 花序内花性状表达和性别分配的位置效应

对C组(对照组)一级和A组二级(去除一级花序), B组三级(去除一级和二级花序)花序性状比较发现, 它们在花序直径、花直径、单花花粉粒和短雄蕊长度上, 花序位置间差异不再显著。说明这些性状主要受可获得资源的限制, 而非位置效应。但坐果率和果序重量处理后没有明显变化, 与对照

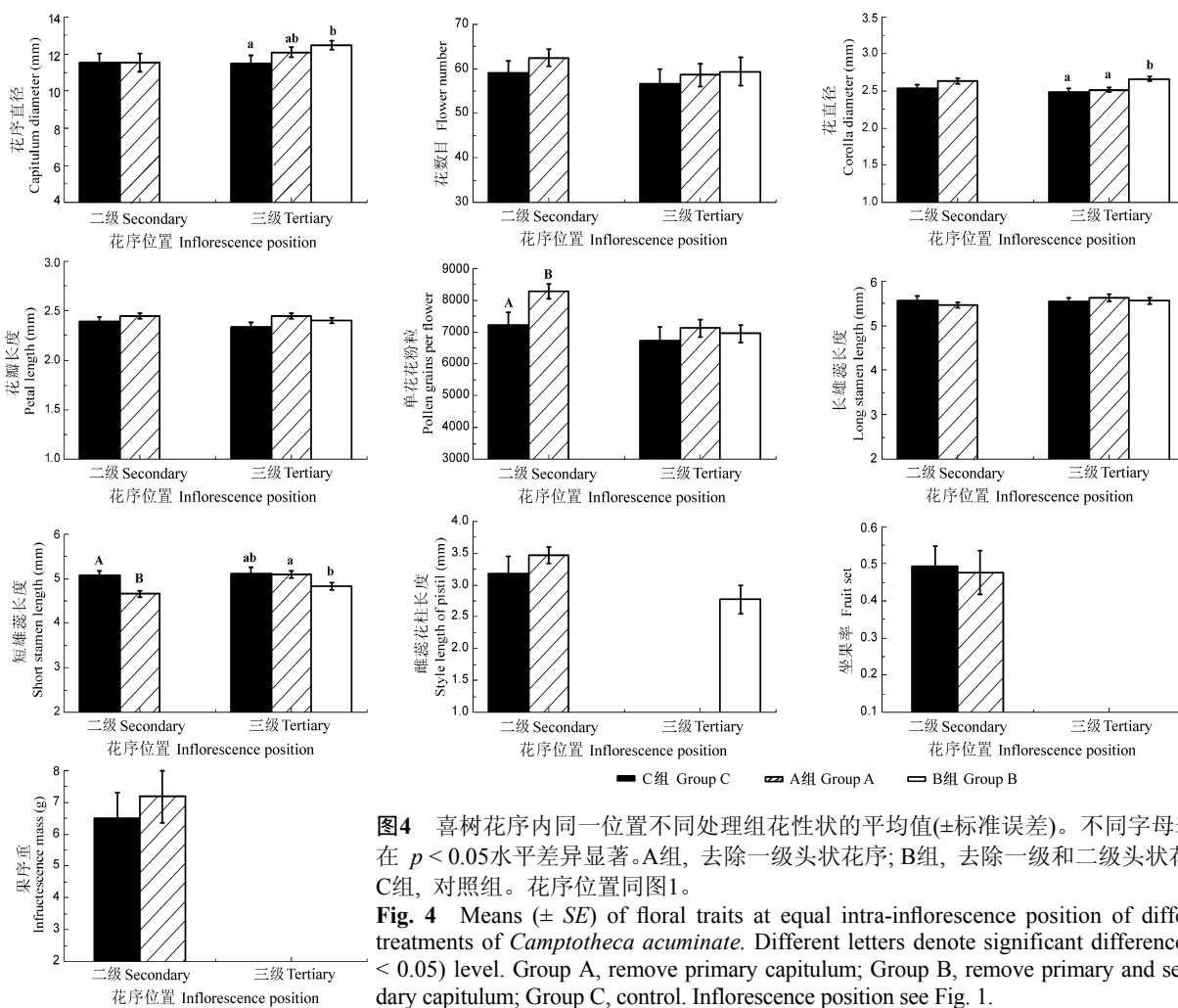


图4 喜树花序内同一位置不同处理组花性状的平均值( $\pm$ 标准误差)。不同字母表示在  $p < 0.05$  水平差异显著。A组, 去除一级头状花序; B组, 去除一级和二级头状花序; C组, 对照组。花序位置同图1。

Fig. 4 Means ( $\pm$  SE) of floral traits at equal intra-inflorescence position of different treatments of *Camptotheca acuminata*. Different letters denote significant differences ( $p < 0.05$ ) level. Group A, remove primary capitulum; Group B, remove primary and secondary capitulum; Group C, control. Inflorescence position see Fig. 1.

组一级位置的差异依然显著, 说明花序内这些性状的位置间差异并非资源限制所致, 可归因于位置效应(图5)。去除一级花序处理组(A组)的二级和三级花序在小花直径、单花花粉粒、短雄蕊长度上, 位置间差异显著(图5), 说明不同位置花序对资源处理的反应不同, 当一级位置的资源优先被排除后, 二级位置比三级位置对资源的吸收更具优势。

#### 2.4 资源释放时间和释放量对花序的影响

在喜树花序发育的3个时间段(间隔10天)去除部分花序后, 对花序和花的性状没有显著影响。但不同的资源释放量(去除一个头状花序和去除3个头状花序)对花直径和短雄蕊长度有显著影响(表2)。

#### 2.5 花序轴变化趋势

花序轴的直径和维管束的面积, 从一级到三级呈递减模式(图6)。一级花序轴直径约是二级的1.35倍、三级的1.36倍, 花序轴内维管组织的面积一级约是二级的2.42倍、三级的2.47倍。

### 3 讨论

#### 3.1 喜树花序内花部性状的位置变化模式

喜树的聚伞花序花从一级位置(顶端)向三级位置(基部)顺次开放(基向开花)。在所测量的10个性状中, 除短雄蕊长度外, 其他性状从一级到三级均呈现递减模式, 并且在头状花序的直径, 小花的直径、短雄蕊长度、雌蕊花柱长度、果序重量、坐果率等性状中, 花序内位置间差异显著。花序内生殖结构特征和生殖能力位置间变化在其他植物中早有报道, 这种变化的普遍模式是: 在顺次开放的花序内, 早开的花生殖结构的大小、数量及雌性生殖能力比晚开的花要大, 即顶向开放的花序中, 从基部到顶端花和果实分配呈递减模式, 基向开放的花序则相反, 从顶端到基部呈减少模式(Ashman & Hitchens, 2000; Zhao *et al.*, 2008; Brookes *et al.*, 2010)。Buide (2004)对雌雄同株植物 *Silene acutifolia*

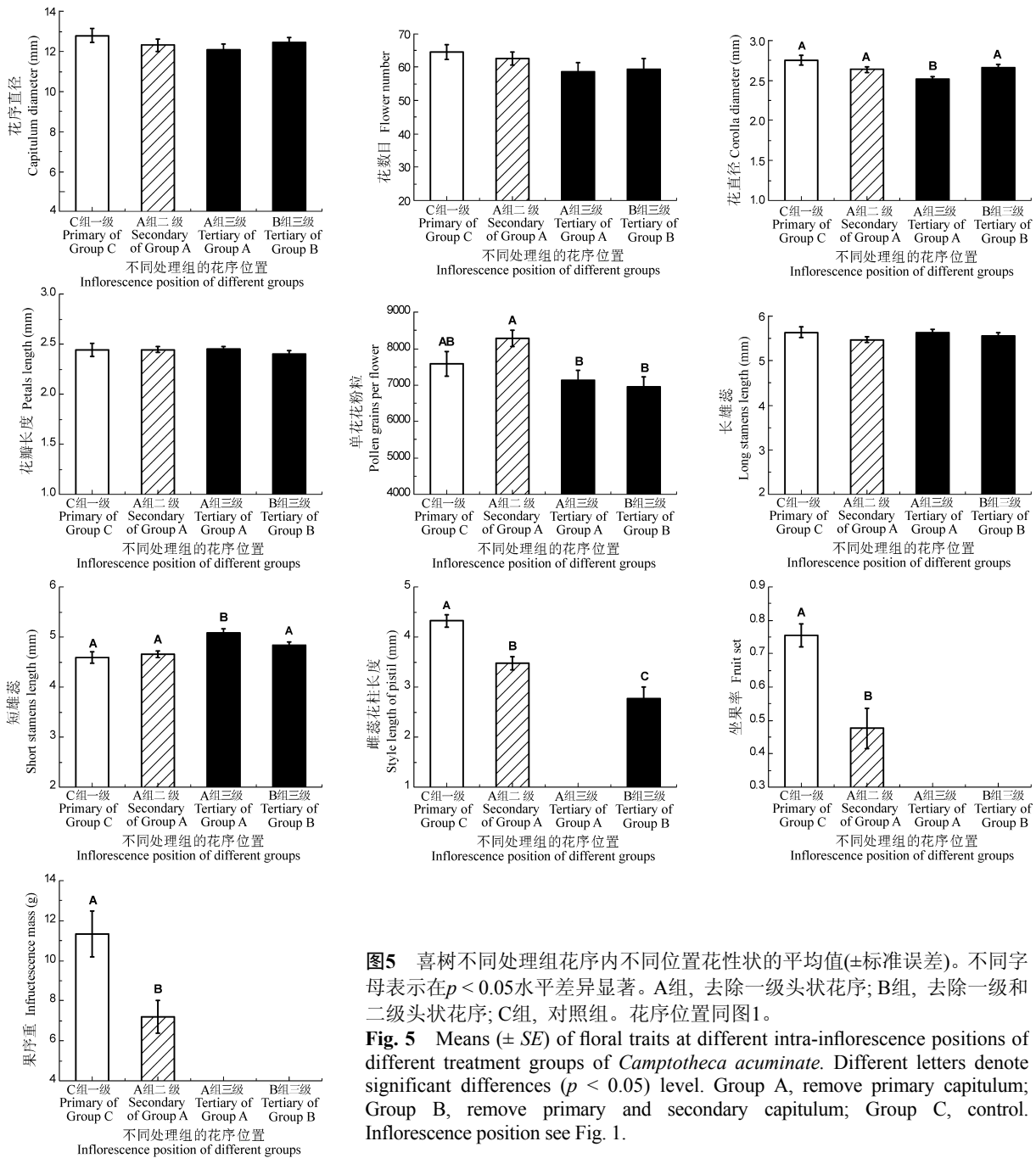


图5 喜树不同处理组花序内不同位置花性状的平均值(±标准误差)。不同字母表示在 $p < 0.05$ 水平差异显著。A组, 去除一级头状花序; B组, 去除一级和二级头状花序; C组, 对照组。花序位置同图1。

Fig. 5 Means ( $\pm$  SE) of floral traits at different intra-inflorescence positions of different treatment groups of *Camptotheca acuminata*. Different letters denote significant differences ( $p < 0.05$ ) level. Group A, remove primary capitulum; Group B, remove primary and secondary capitulum; Group C, control. Inflorescence position see Fig. 1.

的研究发现, 该植物从一级(早开花位置)到三级(晚开花位置)单花的胚珠数目、坐果率、每个果实的种子数目、种子比例、种子重量均是递减模式。Diggle (2003)调查了27个属共65种植物生殖结构相关文献, 发现花序内不同位置间, 花冠、雄蕊和雌蕊的性状变化显著, 最常见的模式是随开花顺序从早开花位置到晚开花位置呈减少模式。喜树花序内也表现出从早开花位置到晚开花位置随开花次序呈递减的模式。然而例外的模式也存在, 如Huth和Pellmyr (1997)对 *Yucca filamentosa* 的研究发现, 无论开花顺

序如何, 基部到顶端的果实发育都增加。

对于植物花序内这种随开花顺序, 生殖结构大小和生殖潜能递减的现象, 一些学者认为在晚开的花开放时, 早开的花已进入果实发育阶段, 由于这种时间上的优势, 早开的花的果实发育和成熟过程对资源的吸收能力较强, 因而限制了晚开的花及其果实发育(Lloyd, 1980; Diggle, 2003)。

### 3.2 资源限制对花序内花部性状和性别分配的影响

喜树聚伞花序内花部性状, 如花序直径、小花

表2 处理和时间的双因素方差分析(p值)

Table 2 Two-way ANOVA of treatment and treat time (p value)

| 来源<br>Source                      | df | 花特征 Floral trait           |                      |                         |                      |                                   |                             |                              |
|-----------------------------------|----|----------------------------|----------------------|-------------------------|----------------------|-----------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
|                                   |    | 花序直径<br>Capitulum diameter | 花数目<br>Flower number | 花直径<br>Corolla diameter | 花瓣长度<br>Petal length | 单花花粉粒<br>Pollen grains per flower | 长雄蕊长度<br>Long stamen length | 短雄蕊长度<br>Short stamen length |
| 处理 Treatment                      | 1  | 0.352                      | 0.886                | 0.001                   | 0.330                | 0.813                             | 0.549                       | 0.020                        |
| 处理时间 Treat time                   | 2  | 0.980                      | 0.863                | 0.070                   | 0.786                | 0.124                             | 0.399                       | 0.180                        |
| 处理×处理时间<br>Treatment × treat time | 2  | 0.875                      | 0.491                | 0.870                   | 0.228                | 0.042                             | 0.217                       | 0.195                        |

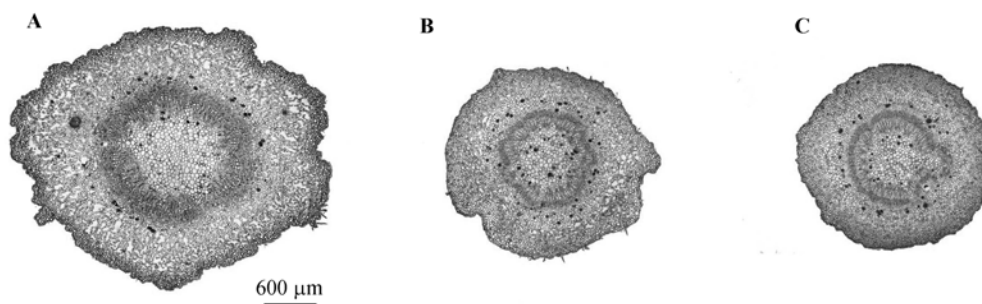


图6 喜树花序轴的横切面。A, 一级花序的花序轴及其维管组织。B, 二级花序的花序轴及其维管组织。C, 三级花序的花序轴及其维管组织。

Fig. 6 Cross section of inflorescence axle for *Camptotheca acuminata*. A, Inflorescence axle of primary position and the vascular tissue in it. B, Inflorescence axle of secondary position and the vascular tissue in it. C, Inflorescence axle of tertiary position and the vascular tissue in it.

直径、短雄蕊长度, 在不同头状花序位置间差异显著, 当去除部分花序后, 与对照组比较, 这些性状的位置间差异不再明显。表明早开的花序和晚开的花序的这些特征的差异主要由于资源竞争, 而非位置效应。类似情况在研究 *Pancreaticum maritimum* 时也曾发现, 当去除第一朵花后, 释放的资源增加了其余花朵的果实数量和种/胚比 (Medrano *et al.*, 2000)。同样, 去除 *Crotalaria spectabilis* 的第一枚果实后, 增加了后续果实的产量 (Pritchard & Edwards, 2005)。在解除了早开的花序资源吸收优先权后, 晚开的花序某些性状的资源投资显著增加, 这些性状的变化是一种典型的资源引起的表型可塑性 (Diggle, 2003)。Ashman 和 Hitchens (2000) 对 *Fragaria virginiana* 的研究认为花期器官的大小和生物量更易受资源状况的影响。喜树聚伞花序内头状花序的直径、小花直径和短雄蕊长度等性状在位置间的变化也应该是资源限制引起的表型可塑性。

然而, 喜树果期的两种性状, 坐果率和果序重量, 无论资源释放与否, 一级与二级的差异始终显著, 三级位置部分花序的小花雌蕊虽有发育, 但仍未结果。表明资源限制不是影响坐果率和果序重量的主要因素, 而很可能是位置效应。Ortiz 等 (2009)

研究发现, *Emex spinosa* 多数性状存在位置差异, 并非由于花之间的资源竞争, 位置效应是造成差异的主要原因。Ashman 和 Hitchens (2000) 摘除 *Fragaria virginiana* 的一级和二级花芽, 发现花粉和胚珠数目, 及花瓣长度并没有改变, 因而也认为这些性状受花序位置的结构影响。

对于位置效应的解释, 多数学者认为与沿花序轴维管束递减, 或发育果实的支持结构直径递减有关 (Brookes *et al.*, 2010)。Wolfe 和 Denton (2001) 发现, *Linaria canadensis* 的果实大小与资源状况无关, 而与茎的直径有强烈的线性关系。根据我们对喜树各级头状花序的比较发现, 花序轴直径和其中维管组织的数量从顶端一级到基部三级呈递减趋势 (图6)。因此二级花序 (果序) 较少的维管组织可能限制果实发育所需的水、无机盐和光合产物的运输, 从而限制了果实数量和大小。那么, 为什么位置效应对果实性状影响明显, 而对花序及花性状的影响却不明显? 我们推测维持花发育及开花的成本要比维持果实发育的成本低很多, 较少的维管组织就能满足花发育的需求, 而不会出现位置效应。因此在排除早开的花序资源优先后, 花序内花性状的位置间差异不明显。而较细的花梗和较少的维管组织可能无



法满足果实和种子发育所需的营养,因而结构效应显著。花序结构对坐果率和果序重量的影响也可以看成一种特殊形式的资源限制,因为结构限制了资源,资源限制果实的发育,资源限制不是直接原因,而是最终原因。假设没有资源限制,喜树各级花序及其小花的发育潜能和生殖潜力可能相同。然而也有学者提出花序内花和果实的发育潜力是不同的,认为开花植物的花序轴存在某些形式位置信号或梯度。在多数植物中,这些梯度引起形态或功能类型的微妙数量变化,为花或果实发育中形态和功能上的分化提供必要的位置信息,造成雌雄同株或花序内其他形态的两性异型(Diggle, 2003)。

### 3.3 喜树花序内的性别分配

性别分配理论假定雌雄功能之间存在着权衡(trade-off),对一种性别投入的增多必然会引起对另一性别投入的减少(Charlesworth & Charlesworth, 1981; 赵志刚等, 2005)。如果花可获得的资源随位置减少,那么随后产生的花就更加的偏向雄性。也就是说,从早开花位置到晚开花位置,花的性别连续地从雌性偏向雄性(Diggle, 2003)。喜树花序短雄蕊长度随花序位置从一级到三级依次增加,三级位置花的短雄蕊最长,而雌蕊花柱长度则相反,从一级到三级递减,三级位置几乎全为雄花,雌蕊几乎没发育。去除一级或一级和二级头状花序后,剩余位置花序的短雄蕊长度下降,雌蕊花柱长度增加,表明它们之间存在资源分配的权衡关系。并且在只去除一级花序资源释放较少时,单花花粉粒增加较显著,而当去除一级和二级花序资源释放较多时,花粉粒增加不显著,而雌蕊发育增加显著,也进一步证明随可利用资源的减少,植物的性别更偏向雄性。因为相对于雌性功能,维持雄性功能成本较低。在喜树的聚伞花序中,相比于最早开放的一级头状花序,后开的二级和三级头状花序在资源竞争中处于劣势,资源优先分配给一级花序,二三级花序获得的资源少。并且开花时雄蕊先熟,雄蕊脱落4–6天后雌蕊成熟,那么晚开的花在雌性阶段缺少花粉的几率较大。因此喜树雄全同株花序中,晚开的花序性别分配偏向雄性,可能是长期的进化中对这种资源状况和生殖特征的一种适应。花序可能通过不同的资源分布格局来优化雌雄功能的适应性,从而投资较多的资源到果实发育成功机会大的位置(Ashman & Hitchens, 2000)。

喜树有24种传粉昆虫,多数昆虫属于膜翅目、鳞翅目、双翅目,少部分属于鞘翅目(Chen *et al.*, 1991)。这20多种昆虫个体形态差异很大,所以喜树花序的花性状不存在对某一特定传粉昆虫的适应性特化。而且喜树的一级花序和二级、三级花序花期不重叠,时间间隔6–8天,所以传粉者不存在特定的如自上(顶端)而下(基部),或自下而上的访花行为。所以在喜树的花序内没有因为传粉者的访问顺序导致先被访问的花作为花粉的接受者,性别分化偏向雌性,后被访问的花作为花粉的贡献者,性别分化偏向雄性的现象(Diggle, 2003)。因此在喜树的性别表达和性别分配中,传粉者所起的作用可能不大。

### 3.4 总结

喜树花序内花性别表达和性别分配差异的研究表明,资源竞争和位置效应对不同性状有不同的影响力。资源优先对花序花期性状,如花序直径和花直径,短雄蕊长度等影响较大,而坐果率和果序重量受位置效应影响明显。对于喜树雄全同株的花序演化模式,可能是资源分配最优化的结果。

**致谢** 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室开放基金(KH09025)和陕西省科学技术研究发展计划项目基金(2008K08-09)资助。感谢西北大学岳明教授在数据分析工作中给予的帮助。

### 参考文献

- Ashman TL, Hitchens MS (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.
- Brookes RH, Jesson LK, Burd M (2010). Reproductive investment within inflorescences of *Styloidium armeria* varies with the strength of early resource commitment. *Annals of Botany*, 105, 679–705.
- Brunet J (1996). Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology*, 77, 2458–2471.
- Brunet J, Charlesworth D (1995). Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, 49, 70–79.
- Buide ML (2004). Intra-inflorescence variation in floral traits and reproductive success of the hermaphrodite *Silene acutifolia*. *Annals of Botany*, 94, 441–448.
- Buide ML (2008). Disentangling the causes of intrainflorescence variation in floral traits and fecundity in the hermaphrodite *Silene acutifolia*. *American Journal of Botany*, 95, 490–497.

- Charlesworth D, Charlesworth B (1981). Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 57–74.
- Chen LJ, Wang FH, Wu YR (1991). The pollination biology of *Camptotheca acuminata* Decne. (Nyssaceae). *Cathaya*, 3, 45–52.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 73–82.
- Diggle PK (1995). Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 531–552.
- Diggle PK (2003). Architectural effects on floral form and function: a review. In: Stuessy T, Hörandl E, Mayer V eds. *Deep Morphology: Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics*. Koeltz, Königstein, Germany. 63–80.
- Fang WP (方文培), Song ZP (宋滋圃), Li HY (栗和毅) (2004). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志) Tomus 52-2. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Herrera CM, Pérez R, Alonso C (2006). Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, 93, 575–581.
- Hu JQ (胡江琴), Wang LL (王利琳), Xiang TH (向太和), Pang JL (庞基良) (2008). Studies on the megasporogenesis and microsporegenesis and the development of the female gametophyte and male gametophyte in *Camptotheca acuminata* Decne. *Journal of Molecular Cell Biology* (分子细胞生物学报), 41, 367–375. (in Chinese with English abstract)
- Huth CJ, Pellmyr O (1997). Non-random fruit retention in *Yucca filamentosa*: consequences for an obligate mutualism. *Oikos*, 78, 576–584.
- Itagaki T, Sakai S (2006). Relationship between floral longevity and sex allocation among flowers within inflorescences in *Aquilegia buergeriana* var. *oxysepala* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 93, 1320–1327.
- Kudo G, Maeda T, Narita K (2001). Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? *Journal of Ecology*, 89, 48–56.
- Liu ZJ (刘左军), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽) (2003). Relationship between habitats and resource allocation of inflorescence structure in *Ligularia virgaurea*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 344–351. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG (1980). Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 86, 69–79.
- Medrano M, Guitián P, Guitián J (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.
- Ortiz PL, Berjano R, Talavera M, Arista M (2009). The role of resources and architecture in modeling floral variability for the monoecious amphicarpic *Emex spinosa* (Polygonaceae). *American Journal of Botany*, 96, 2062–2073.
- Pritchard K, Edwards W (2005). Architectural constraint in fruit production of *Crotalaria spectabilis* (Fabaceae). *Plant Species Biology*, 20, 41–46.
- Quesada-Aguilar A, Kalisz S, Ashman TL (2008). Flower morphology and pollinator dynamics in *Solanum carolinense* (Solanaceae): implications for the evolution of andromonoecy. *American Journal of Botany*, 95, 974–984.
- Thomson JD (1985). Pollination and seed set in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae): temporal patterns of flower and ovule deployment. *American Journal of Botany*, 72, 737–740.
- Wang CC (王翠翠), Liu WZ (刘文哲), Zhang Y (张莹) (2009). Flowering characteristics and breeding system in *Camptotheca acuminata* Decne. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 17, 275–282. (in Chinese with English abstract)
- Wang LL (王玲丽), Liu WZ (刘文哲) (2005). Contents of camptothecin in *Camptotheca acuminata* from different provenances. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 22, 584–589. (in Chinese with English abstract)
- Williams JL, Conner JK (2001). Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1577–1581.
- Wolfé LM, Denton W (2001). Morphological constraints on fruit size in *Linaria canadensis*. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1313–1316.
- Zhao ZG (赵志刚), Du GZ (杜国祯), Liu ZJ (刘左军) (2005). Sex allocation in hermaphroditic plants. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 2725–2733. (in Chinese with English abstract)
- Zhao ZG, Meng JL, Fan BL, Du GZ (2008). Reproductive patterns within racemes in protandrous *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae): potential mechanism and among-family variation. *Plant Systematics and Evolution*, 273, 247–256.

特邀编委: 罗毅波 责任编辑: 李敏