

# 水蓼花大小在花序和个体上的变化 及其与数量权衡关系研究

操国兴, 李 燕, 刘 欣

(四川农业大学生态林业工程重点实验室, 四川 雅安 625014)

**摘 要:** 探讨一年生植物水蓼花大小在花序上和个体上的变化及花大小与花数量的权衡关系。在54株植物个体上随机选取一花序, 在花序的基部、中部和顶部各选取1~2朵花, 花大小(生物量)以基部最大(0.851 mg), 顶部最小(0.715 mg), 可能是由结构效应引起的。在每个个体上随机采集4~20朵花, 以其均值表示植物个体的花大小, 花大小不随植物个体大小变化而变化。花朵展示和总花数均随个体增大而增加。在控制植物个体大小(地上部分营养器官生物量)后, 没有发现花朵展示或花数量与花大小之间的权衡关系, 表明个体资源水平的差异可能掩盖了花数量与大小间的权衡关系。

**关键词:** 水蓼; 花大小; 花数量; 植物大小; 权衡

**中图分类号:** Q948.3, S718.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2008)03-0307-04

## Flower size variation at the inflorescence and individual levels and its trade-off with flower number in *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae)

CAO Guo-Xing, LI Yan, LIU Xin

(Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China)

**Abstract:** Flower size variation at the inflorescence and individual levels and its trade-off with flower number were evaluated in annual herb, *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae). One or two flowers were randomly sampled from three relative positions (basal, middle, distal) within an inflorescence of fifty-four plants, average flower size (mass) was largest at the basal positions (0.851 mg) and smallest at the distal positions (0.715 mg), probably due to architectural effects. Four to twenty flowers were randomly sampled from each individual, average flower size did not change with plant size (aboveground vegetative biomass). Both floral display size and total flower production increased with plant size. No trade-off between display size or total flower production and flower size was detected at the plant level both before and after controlling for plant size (aboveground vegetative biomass) statistically, probably due to variations in resource availability.

**Key words:** *Polygonum hydropiper*; flower size; flower number; plant size; trade-off

生活史理论认为生物个体可供生殖的资源是有限的, 因此竞争同一资源库的各器官间应存在着权衡关系 (Trade-offs)。权衡关系应普遍存在于同一构件的数量和大小之间 (Lloyd, 1987), 即  $n \propto E/s$ ,  $E$  为可供生产的能量或资源,  $s$  是投入到每个子代的能量或资源,  $n$  是子代的个体数 (Smith & Fretwell,

1974)。同一构件, 如每果种子生产 (Méndez, 1997)、每花花粉生产 (Vonhof & Harder, 1995; Worley 等, 2000)、个体花序生产 (Worley 等, 2001) 等大小与数量间的权衡关系已普遍得到了支持。

在虫媒植物中, 花朵展示 (floral display) 影响着植物对传粉者的吸引力和繁殖成功。如同一个体

收稿日期: 2007-02-11 修回日期: 2007-06-20

基金项目: 四川省教育厅项目 (2004A012); 留学回国人员科技活动择优项目 [Supported by Education Department of Sichuan Province (2004A012); Scientific Foundation for Selected Excellent Returned Overseas Chinese Scholars]

作者简介: 操国兴 (1968-), 男, 安徽黟县人, 博士, 副教授, 硕士生导师, 主要研究生殖生态学, (E-mail) cgxing@hotmail.com.

同时开放较多的花会引起同株异花授粉(geitonogamy)和花粉折损(pollen discounting)(Harder & Barrett, 1995)。而构建较大的花又势必增加花自身维持(如呼吸作用)资源的耗费(Galen, 1999)。因此植物花数量与花大小间的权衡关系受到研究者的关注(Morgan, 1998; Sato & Yahara, 1999; Worley等, 2000a, b, 2001; Caruso, 2004)。一些重要的理论也基于这一重要假设发展起来(Morgan, 1993; Sakai, 1993, 1995)。验证植物个体花数量与大小间是否存在权衡关系通常有两种方法:人工选择(Worley & Barrett, 2000b, 2001; Caruso, 2004);借助于数学手段控制个体大小(花生产可获资源量)。迄今为止仅有少量研究运用后者来检测植物个体花数量与大小的权衡关系(Morgan, 1998; Sato & Yahara, 1999; Tomimatsu & Ohara, 2006)。

由于平衡选择的结果,花的大小通常被认为是较稳定的。但近年来的研究表明,同一物种的不同种群间,同一种群的不同个体间,以及同一个体不同时期或不同部位的花均存在差异(Worley & Barrett, 2000b, 2001; Herrera, 2005; Tomimatsu & Ohara, 2006)。同一个体上花大小的差异通常有两种观点:资源竞争学说(Lee, 1988);结构效应(Architectural effects)(Diggle, 1995, 1997)。迄今为止仅有少量研究同时探讨了花序上和个体水平上花大小的变化情况(Worley等, 2000a, 2001)。本研究以水蓼(*Polygonum hydropiper*)为材料,探讨花大小在两个生物组织水平上的变化。本研究将回答两个问题:(1)水蓼同一花序上花大小是否存在差异?若有差异,这种差异是资源竞争还是结构效应引起的?(2)就水蓼而言,植物个体花数量与大小存在权衡关系吗?该问题包括了两个方面:一是植物个体采集时开放的花数(花朵展示)与花大小的权衡关系,因为同步开放的花之间存在着强烈的资源竞争,我们预测权衡关系此时更有可能发生;二是植物个体生产的总花数与花大小之间的权衡关系。本研究以花的重量表示花的大小。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究材料

水蓼为蓼科(Polygonaceae)蓼属(*Polygonum*)植物。一年生草本。茎直立或倾斜,多分枝。叶片披针形,全缘。花序穗状,顶生或腋生,细长,淡绿色

或淡红色。喜湿耐淹。在我国分布较广。

### 1.2 数据收集

在四川省雅安市老板山(102°97' E, 29°97' N, 海拔 620 m)进行。2006年10月上旬水蓼盛花期,随机选取了54个体,在每个体上随机选取一个没有结实的花序,将花序分为三个部位,即基部、中部、顶部,随机在每一部位采集1~2朵花。同时,在每个体个体上另采集花4~20朵(取决于个体生产的花数,其中49个个体上采了20朵花),计数每个个体正在开放的花数以及所有的花数(包括花蕾、正在开放的花和正在发育的果实),然后去除所有的生殖构件,收获整个地上部分营养器官(叶子和茎)。所有样品带回实验室称至恒重。

### 1.3 数据分析

同一花序不同部位花大小(重量)的比较采用Bonferroni比较(GLM, Univariate, Repeated measures),每一部位花的重量用1或2朵的均值表示。在检测植物个体水平上花数量(花朵展示或总花数)与大小间的权衡关系时,先用Regression模型获得个体大小(营养器官干重)与花数量间的残差(个体大小与花大小间无显著的相关关系),每个个体每朵花的重量以所采花重量的均值表示。然后用Pearson相关(Correlate, Bivariate)检测花数量与花大小间是否存在负相关。所用软件为SPSSver13.0。

## 2 结果与分析

### 2.1 同一花序不同部位花大小变化

水蓼基部、中部和顶部单花重分别为0.851、0.832 mg和0.715 mg, Bonferroni比较表明水蓼花序上顶部花最小,基部最大,而中部花大小与基部或顶部无差异(图1)。

### 2.2 植物个体花朵展示与大小之间的关系

水蓼植物个体大小变化在490~13 960 mg之间( $4\ 505 \pm 3\ 139$  mg,  $n=54$ ),花朵展示变化在7~295朵之间,此时花的投入在4.7~150.5 mg之间( $54.7 \pm 36.3$  mg,  $n=54$ )。花朵展示随植物个体大小增加而增加(图2)( $y=13.367x+57.508$ ,  $n=54$ ,  $r=0.585$ ,  $P<0.000$ ),植物个体单花大小的变化与植物个体大小无关(图3)( $n=54$ ,  $r=0.098$ ,  $P=0.475$ ),植物个体花朵展示与单花大小之间无显著关系(图4)( $n=54$ ,  $r=0.096$ ,  $P=0.485$ )。在采用偏相关控制植物个体大小之后,植物个体花朵展示

与单花大小之间仍然不存在显著的相关关系(图 5) ( $n=54, r=0.048, P=0.731$ )。表明水蓼植物个体花朵展示与花大小生产不存在着权衡关系。

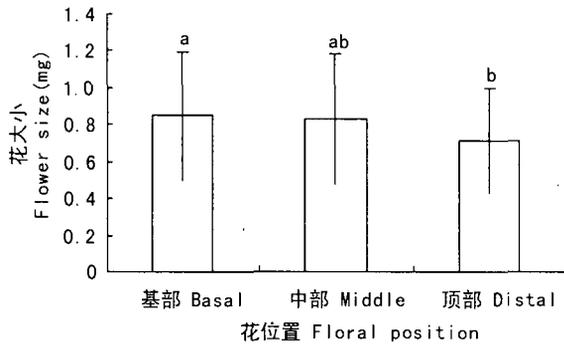


图 1 水蓼花序上花大小比较

Fig. 1 Comparison of flower size within inflorescences in *Polygonum hydropiper*

不同字母者为差异显著 ( $P<0.05$ )

Values with different letters are significantly different at  $P=0.05$  by Bonferroni tests

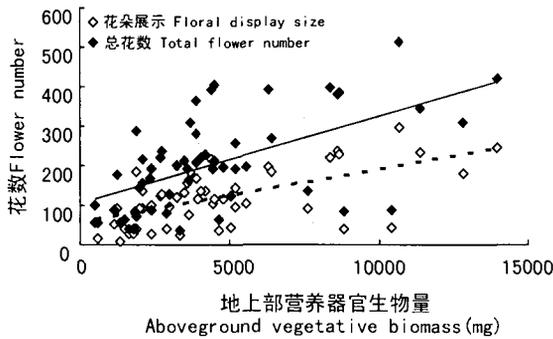


图 2 水蓼个体大小与花朵展示总花数间的关系

Fig. 2 Relations between total flower number floral display size and plant size in *Polygonum hydropiper*

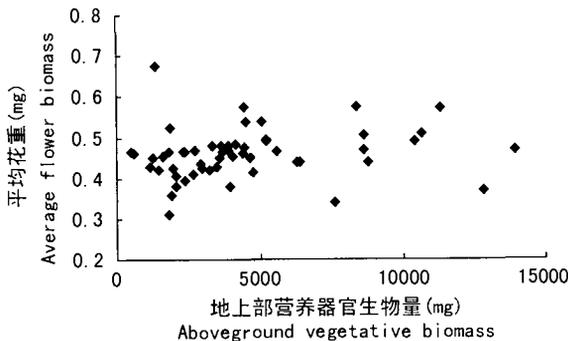


图 3 水蓼植物个体大小与花大小间的关系

Fig. 3 Relation between flower size and plant size in *Polygonum hydropiper*

### 2.3 植物个体总花数与花大小之间的关系

水蓼植物个体总花数变化在 36~511 之间,每

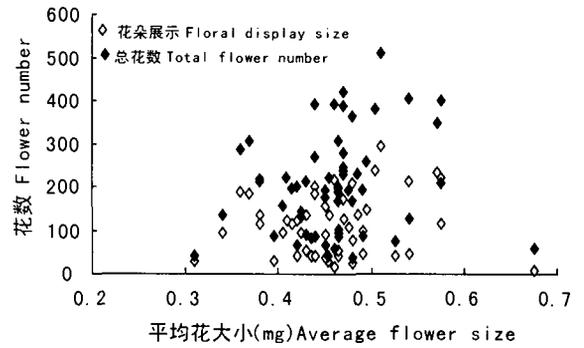


图 4 水蓼个体花朵展示、总花数与花大小之间的关系

Fig. 4 Relations between display size, total flower number and flower size in *Polygonum hydropiper*

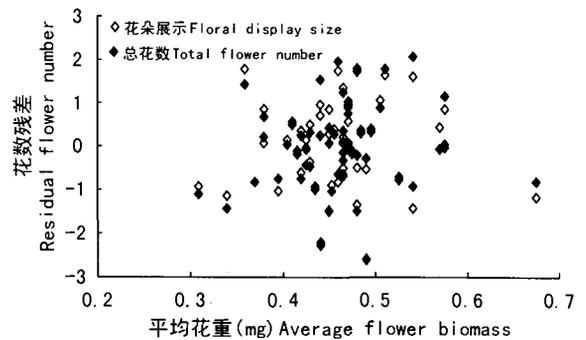


图 5 控制植物个体大小后水蓼花朵展示、总花数与花大小间的关系

Fig. 5 Relations between floral display size, total flower number and flower size after controlling for plant size in *Polygonum hydropiper*

个体花的投入为 12.4~260.6 mg ( $95.6 \pm 60.5$  mg,  $n=54$ )。植物个体总花数随个体增加而增加(图 2) ( $y=21.891x+106.301, n=54, r=0.580, P<0.000$ )，植物个体总花数与单花大小之间无显著关系(图 4) ( $n=54, r=0.139, P=0.312$ )。在采用偏相关控制植物个体大小之后,植物个体总花数与单花大小之间仍无显著关系(图 5) ( $n=54, r=0.100, P=0.466$ )。表明水蓼植物个体花朵总生产与花大小生产也不存在着权衡关系。

## 3 讨论

### 3.1 同一花序不同部位花大小变化

在大多数的研究中,同一花序不同部位花大小常存在变化(Diggle, 1995, 1997; Worley 等, 2000a)。Lee(1988)认为同一花序早开的或位于基部的花由于早形成果实,在资源竞争中处于优势,因

此较大。本实验所采集的花朵几乎是在同一天开放的,在选取的花序上也没有结实现象发生,因此同一花序上花大小的差异可能是由花序自身的结构效应所致(Diggle,1997)。

### 3.2 植物个体大小与花数量、花大小的关系

花朵展示与植物个体大小间的关系研究较少。在多花植物中花朵展示大小通常随植物个体的增大而增加(Worley等,2000a,2001)。植物在一个生长季中生产的花数通常也随植物个体增大而增加(Morgan,1998;Sato & Yahara,1999;Worley等,2000a,b)。水蓼花生产也有这种现象。但花大小并不总是随着植物个体的增大而增大(Sato & Yahara,1999;Lwaizami & Sakai,2004)。水蓼花大小也不依赖于植物个体大小的变化。植物的花生产(数量或大小)取决于植物个体的年龄或个体大小的差异,由于水蓼是一年生一次生殖植物,植物个体间的大小差异必然是由个体所处小生境或遗传特性的差异引起的。因此,水蓼个体间花数量的变化反映了个体间资源的差异,采用偏相关方法控制个体大小后有可能揭示水蓼花数量与花大小间的权衡关系。

### 3.3 植物个体水平上花数量与花大小的权衡关系

花数量与大小之间的权衡关系是植物性分配理论的重要假设之一,但这种权衡关系只在少数研究中得到了证实(Worley & Barrett,2000b;Caruso,2004;Tomimatsu & Ohara,2006)。Morgan(1998)认为 *Claytonia virginica* 是多年生多次生殖植物,花数量与大小间的权衡关系可能存在于终生花朵生产中;或多年生多次生殖植物花的生产会以未来生殖或生存为代价。然而,一次性生殖植物 *Eichhornia paniculata* 花生产也不存在数量与大小的权衡关系,Worley & Barrett(2000b)认为可能是花大小与数量由不同的基因所控制的缘故。水蓼也是一年生单次生殖植物,与以往多数研究不同的是,水蓼个体花朵展示、花总数与花大小均不存在权衡关系,我们在引言中提出的花朵展示与花大小间更有可能存在权衡关系的预测在本次实验中并未得到论证。因此,生活史特点不是影响植物个体花生产权衡关系的唯一因素。Houle(1991)和 Van Noordwijk & de Jong(1986)认为,个体间获取资源的能力变异若大于个体间生殖投入的变异,则花数量与花大小间的权衡关系就难以被证明。在本研究中,植物个体大小的变异系数为 69.7%,花朵展示时生殖投入的变异系数为 66.4%,花期总生殖投入的变异系数为

63.3%,因此个体间获取资源的能力变异大于个体间生殖投入的变异。本次实验和以往的多数研究均未发现植物个体水平上花数量与大小间的权衡关系,表明资源水平的差异通常会掩盖植物个体水平上花数量与大小之间的权衡关系。

### 参考文献:

- Caruso C M. 2004. The quantitative genetics of floral traits variation in *Lobelia*: potential constraints on adaptive evolution[J]. *Evolution*, **58**:732—740
- Diggle P K. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, **26**:531—552
- Diggle P K. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: the effect of architecture and resource limitation[J]. *Int J Plant Sci*, **158**(suppl):99—107
- Galen C. 1999. Why Do Flowers Vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations[J]. *BioScience*, **49**:631—640
- Harder L D, Barrett S C H. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants[J]. *Nature*, **373**:512—515
- Herrera J. 2005. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: Individuals, populations and habitats[J]. *Ann Bot*, **95**:431—437
- Houle D. 1991. Genetic covariance of fitness correlates: What genetic correlations are made of and why it matters[J]. *Evolution*, **45**:630—648
- Lee TD. 1988. Patterns of fruit and seed production[M]//Doust JL, Doust LL(eds). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford University Press:179—202
- Lloyd D G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies[J]. *Amer Nat*, **129**:800—817
- Lwaizami M G, Sakai S. 2004. Variation in flower biomass among nearby populations of *Impatiens textori* (Balsaminaceae): effects of population plant densities[J]. *Can J Bot*, **82**:563—572
- Méndez M. 1997. Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*[J]. *Int J Plant Sci*, **158**:298—305
- Morgan M T. 1998. Female fertility per flower and trade-offs between size and number in *Claytonia virginica* (Portulacaceae)[J]. *Am J Bot*, **85**:1 231—1 236
- Morgan M T. 1993. Fruit to flower ratios and trade-offs in size and number[J]. *Evol Ecol*, **7**:219—232
- Sakai S. 1993. Allocation to attractive structures in animal-pollinated plants[J]. *Evolution*, **47**:1 711—1 720
- Sakai S. 1995. Evolutionarily stable selfing rates of hermaphroditic plants in competing and delayed selfing modes with allocation to attractive structures[J]. *Evolution*, **49**:557—564
- Sato H, Yahara T. 1999. Trade-offs between flower number and investment to a flower in selfing and outcrossing varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsalminaceae)[J]. *Am J Bot*, **86**:1 699—1 707
- Schoen D J, Ashman T L. 1995. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms[J]. *Evolution*, **49**:131—139

(下转第 328 页 Continue on page 328)

叶肉同化薄壁细胞,少数起源于维管束的维管束鞘细胞,愈伤组织的起源也属于内起源。关于愈伤组织脱分化的起源问题,我们观察的结果与张丕方(1989),余迪求(1996),胡继金(1990)等报道的结果不同。我们认为这主要是材料不同引起,事实上愈伤组织的起源位置并不是所有的植物都是同一的。屋顶长生草是早生肉质植物,表皮外面有一层角质层,所以愈伤组织难以从表皮发生,同时其叶肉同化薄壁细胞还有较发达的贮水结构,细胞比较大,其伤口附近的细胞很容易受伤,因此,受伤处的薄壁细胞也不能成为愈伤组织的起源位置。叶脉维管束的薄壁细胞或维管束附近的叶肉同化薄壁细胞有较强的启动、脱分化、分裂能力,且分化芽、形成器官的能力比其它部位的细胞强,因而,愈伤组织能较容易从此处发生。由外植体直接产生不定芽要求起源处的细胞有较强的分化能力,还要较高的营养条件和阻力较小或阻力较容易被突破,屋顶长生草肉质叶的薄壁细胞没有栅栏组织和海绵组织的分化,脱分化的能力比较强,因此容易启动,直接发生不定芽。

屋顶长生草离体培养的愈伤组织早期有很多叶肉细胞脱分化形成管胞,而后期数量减少。这是因为早期叶片从植物体剥离,切断了其原有的物质交换系统,细胞要成活,必须建立新的物质交换的渠道,为了建立新的物质交换系统,很多细胞都转化形成管胞,以便为胚性细胞提供营养。随着愈伤组织中新的维管系统的建成,胚性细胞或胚性细胞团不再需要大量的管胞为其提供营养,所以不再有大量的细胞分化成为管胞。

### 参考文献:

- 王凯基. 1981. 植物激素对驳骨丹茎愈伤组织生长和器官再生的作用[J]. 实验生物学报, 14(4): 332-341
- 张良波, 彭晓英, 周朴华. 2003. 观赏、药用植物——屋顶长生草[J]. 植物杂志, 6(29)
- 莱斯利·布伦尼斯. 2000. 《药用植物》[M]. 中国友谊出版公司: 216-217
- Brandao I, Salema R. 1997. Callus and plantlets development from cultured leaf explants of *Sedum telephium*[J]. *L Z Pflanzenphysiol*, 85: 1-8
- Hu JJ(胡继金), Kong ZL(孔振兰). 1990. The organogenesis bud of entire lamina of citrus sinensis in tissue culture and its anatomical observation(甜橙完整叶片培养芽直接发生与解剖观察)[J]. *J Fruit Sci(果树科学)*, 7(2): 81-84
- Huang T(黄涛), Dong GF(董高峰), Zhang LY(张兰英), et al. 2003. Roles of auxin and ethylene in direct bud regeneration from epicotyl of *Citrus grandis* cv. Shatian Yu(生长素与乙烯在沙田柚上胚轴不定芽再生中的作用)[J]. *Guihaia(广西植物)*, 23(2): 169-174
- Liu XM(刘选明). 1995. Study on autotetraploid nongya baihe inducing and its morphogenesis and biochemical properties(同源四倍体龙芽百合诱导及其形态发生的细胞学与生理生化特性的研究)[D]. 博士学位论文
- Lou YL(娄远来), Wang QY(王庆亚), Deng YJ(邓渊钰), et al. 2004. The developmental anatomical study on anomalous in the root and adventitious buds of *Altemanthera philoxeroides*(空心连子草根中异常结构及不定芽的发育解剖学研究)[J]. *Guihaia(广西植物)*, 24(2): 125-127
- Lu Minfu, Taizo Hogetsu, Yuji Ide, et al. 1993. Effects of  $\alpha$ -aminoxy- $\beta$ -pHenylpropionic acid and  $\alpha$ -aminoxyacetic acid on differentiation of adventitious buds in the callus derived from stem segments of *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* Hara [J]. *J Jpn For Soc*, 75(4): 331-337
- Xu ZH(许智宏), Liu GY(刘桂云). 1980. Histo-cytological observations on callus and bud formation cultures of *Nicotiana tabacum*(烟草叶组织培养中愈伤组织和芽形成的细胞学观察)[J]. *J Integrative Plant Bio(植物学报·英文版)*, 22(1): 1-5
- Yu DQ(余迪求), Deng QL(邓庆丽), Shen YN(沈亚楠), et al. 1996. Generation and cytological observation of adventitious buds from hypocotyl explants of *Antirrhinum majus*(金鱼草下胚轴不定芽发生及细胞学观察)[J]. *Acta Sci Nat Univ Sun(中山大学学报·自然科学版)*, 35(4): 75-79
- Zhang PF(张丕方), Wang Q(王崎). 1989. Studies on early events in thin cell layer culture of *Nicotiana tabacum*(烟草薄层培养中细胞早期动态的研究)[J]. *J Integrative Plant Bio(植物学报·英文版)*, 31(6): 422-426
- Smith C C, Fretwell S D. 1974. The optimal balance between the size and number of offspring[J]. *Am Nat*, 108: 499-506
- Tomimatsu H, Ohara M. 2006. Evolution of Hierarchical floral resource allocation associated with mating system in an animal-pollinated hermaphroditic herb, *Trillium camschatcense* (Trilliaceae)[J]. *Am J Bot*, 93: 134-141
- Van Noordwijk A J, de Jong G. 1986. Acquisition and allocation of resources; their influence on variation in life history tactics[J]. *Am Nat*, 128: 137-142
- Vonhof M J, Harder L D. 1995. Size-number trade-offs and pollen production by papilionaceous legumes[J]. *Am J Bot*, 82: 230-238
- Worley A C, Baker A M, Thompson J D, et al. 2000a. Floral display in *Narcissus*; variation in flower size and number at the species, population, and individual levels[J]. *Int J Plant Sci*, 161: 69-79
- Worley A C, Barrett S C H. 2000b. Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae); Direct and correlated responses to selection on flower size and number[J]. *Evolution*, 54: 1533-1545
- Worley A C, Barrett S C H. 2001. Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae); genetic correlations between flower size and number[J]. *J Evol Biol*, 14: 469-481

(上接第310页 Continue from page 310)