

# 植物繁殖生态学的若干重要问题

任明迅<sup>1</sup> 姜新华<sup>2</sup> 张大勇<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> (中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

<sup>2</sup> (生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

**摘要:** 发现模式, 并根据过程解释模式, 是科学研究的主要目标。在植物繁殖生态学领域内, 人们已经总结了一些重要的模式, 包括普遍的雌雄同体、分离的花果期、较低的结实率、大量的同时开花、胁迫生境更易出现的异交、生活史性状与交配系统的相互作用、花序内的花分化, 以及花内的雄蕊分化(异型雄蕊)等。对这些模式如何从机理上予以解释, 还需要植物繁殖生态学家的艰苦努力。本文着重强调了植物许多重要繁殖特征都可以通过植株、花序以及花各层次上的资源分配而得到很好的解释, 尤其是可以在很大程度上协调其他不同侧重点研究得到的矛盾结论。在今后逐渐强调多因素、多尺度对花部特征与传粉系统的适应与进化的研究中, 从直接决定花部特征与交配系统的资源分配出发, 将是促进人们准确理解与预测花部特征适应与进化的一个重要研究方向。

**关键词:** 传粉生物学, 性别分配, 传粉系统, 花部综合征, 雄全同株

## Some important questions in plant reproductive ecology

Mingxun Ren<sup>1</sup>, Xinhua Jiang<sup>2</sup>, Dayong Zhang<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

<sup>2</sup> Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing Normal University, Beijing 100875

**Abstract:** One of the main purposes of scientific research is to form questions and collect data to find patterns that best explain a particular process. In plant reproductive ecology, scientists have found important patterns including overwhelming occurrence of co-sexual flowers, separate flowering and fruiting periods, low seed-set ratio, simultaneous mass blooming, high occurrence of outcrossing in harsh habitats, interactions of mating systems and life-history, flower differentiations on the same inflorescence, and heteranthery (stamen differentiations in same flower). The underlying mechanisms of these patterns are in debate and are still in need of further examination. In this paper, we emphasize resource allocation at different levels, i.e. individual, inflorescence, and flower, and try to explain above patterns to reconcile some contradictory results obtained in studies based on different foci. Resource and sexual allocations directly determine the sexual role of a flower and floral traits, and as a consequence, plant mating systems are determined. In the future, studies considering both ecological factors and hierarchical levels will become more important and it is essential to focus more effort to study resource allocation to gain greater understanding and accurate predictions of floral adaptations and evolution.

**Key words:** pollination biology, sexual allocation, pollination system, floral syndromes, andromonoecy

正如著名生态学家MacArthur(1972)所指出, 科学研究的目的不在于简单地积累事实, 而在于试图发现普遍存在的模式(或规律), 并解释这些模式产生的原因。通过大量的观察和归纳, 在植物繁殖生

态学和传粉生物学领域内, 人们已经概括总结了许许多多的模式, 并尝试从机制上予以解释。粗略地讲, 植物繁殖生态学(乃至任何一门科学)的发展路径主要包括以下几个步骤: 首先对自然现象进行

收稿日期: 2012-01-30; 接受日期: 2012-03-08

基金项目: 国家自然科学基金(31121003、30970459)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn

观察描述,然后从中鉴别出一些规律(即模式);针对这些模式,需要给出机理性的解释,也就是说阐明哪些过程可能会产生这些模式;最后,根据已有的模式和其内在过程,人们可以进行各种预测,并将预测结果与进一步的观察和实验结果相比较。由于植物繁殖过程受到各种生物与非生物因素的影响,从不同角度研究同一个问题,经常会得出矛盾的结论(Mayer *et al.*, 2011)。要从这些千差万别的因素中找出哪个(些)是影响植物繁殖特征的主要选择压力,或者预测花部特征将如何进化,是摆在植物繁殖生态学家面前的巨大挑战。

本文的目的就是对植物繁殖生态学和传粉生物学领域内存在的一般模式进行一个初步的总结,并对导致这些模式的过程(机制)给出可能的答案。虽然具体的生物学细节可能千差万别,但植物繁殖性状进化的选择压力无外乎两个方面:要么提高植物通过种子途径获得的雌性适合度(提高种子的数量与质量),要么提高植物通过花粉途径获得的雄性适合度(成功给胚珠授精)。传统的传粉生物学与植物繁殖生态学研究较多地关注了雌性适合度,而随着“新植物繁殖生物学”(Morgan & Schoen, 1997)的发展,人们开始意识到许多植物繁殖性状的进化可能更多地是与提高雄性适合度联系在一起的。从雌雄适合度的综合角度重新审视或综合分析花部适应及植物繁殖效率与成效,成为当前一个研究热点(黄双全和郭友好, 2000; Ashman, 2002; Sun *et al.*, 2008; Mao & Huang, 2009)。

## 1 为什么绝大多数植物都是雌雄同体的?

自然界大约72%的植物物种都产生两性花,如果包括雌雄同株(monoecy)、雄全同株(andromonoecy)、雌全同株(gynomonoecy)在内,雌雄同体约占被子植物物种数的90%左右(Yampolsky & Yampolsky, 1922)。或者说,雌雄功能结合在同一个植株内,是植物的一个普遍模式。以前人们对这个模式的解释都是归因于雌雄同体(尤其是两性花)的自交繁殖保障优势、广告优势(花与花序可以吸引传粉者,既为雌蕊带来花粉实现雌性适合度,又能把花粉带出实现雄性适合度),但以Charnov(1982)为代表的现代观点则认为,从资源分配的角度能够更好地解释雌雄同体为何有如此高的普遍性。

由于雌雄两种性别功能同时存在于花内或植

株上,雌雄同体植物的资源分配包括了2个方面:繁殖资源的投入(reproductive investment)和两性功能的分配(sex allocation)(Zhang, 2006)。在大多数情况下,受到植株大小与环境条件的限制,繁殖资源投入的增加所导致的适合度回报很快达到极限。尤其是受到传粉昆虫体型与梳理(grooming)行为的限定,花粉量的增加通常并不能相应地提高花粉输出率,传粉者的每次访问只能将大约1%左右的花粉移至可授柱头(Harder, 2000),雄性适合度与资源投入之间一般呈现出投入回报率递减的规律(Charnov, 1982; Campbell, 2000)。根据性别分配理论,某个性别投入的资源与适合度收益之间的关系决定了是否雌雄同体:如果适合度回报率随着资源投入增加而减少,雌雄同体将是植物更有效地利用资源从而实现总适合度(雌性+雄性)最大化的一种策略(Charnov, 1982),这是可被自然选择保留的进化稳定对策(Charnov, 1982; Campbell, 2000; 张大勇和姜新华, 2001)。除前面提及的繁殖保障优势与广告优势外,其他一些因素,如花粉与种子生产分别利用不同的资源、雌雄功能资源需求时间的差异(即雌雄异熟, dichogamy)可能会使得雌雄同体更加稳定,但不大可能是造成雌雄同体的主导因素(Charnov, 1982; 张大勇和姜新华, 2001; Zhang, 2006)。

与虫媒传粉植物不同,风媒传粉的植物一般不存在雄性适合度的增加随着资源投入而很快达到饱和的现象(如同等风力条件下花粉的增多将直接增加花粉输出率),使得雌雄同体的稳定性下降,而雌雄异株可能将在选择上具优势。风媒传粉与单性花、雌雄异株的这种相关性已被广为认可(Charlesworth, 1993; Renner & Ricklefs, 1995),从另一方面进一步证实了资源分配格局是决定花的性别与交配系统的关键因素。

从上面的分析中我们注意到,雄性功能的资源分配和雄性适合度的实现是塑造花部特征的重要因素(Sutherland & Delph, 1984),因此我们需要更加重视两性花的雄性功能及其在花部特征塑造与花进化上的贡献。另一方面,从雄性适合度角度出发,也将更有助于人们加深对花部特征、繁殖策略与资源分配关系的理解。实际上,早在达尔文时代的植物学家就非常重视两性花的雄性适合度。达尔文本人就认为雌雄异位(herkogamy)与异型花柱(heterostyly)等花部特征主要是在促进花粉散发、降

低雌蕊对雄蕊散粉影响的选择压力下发生与维持的(Darwin, 1877; Webb & Llyod, 1986; 任明迅和张大勇, 2004), 而自交的避免可能只在部分植物中作为主要选择压力出现, 在更多的时候可能只是一个“副产品”。Muchhala等(2010)甚至认为, 简单地提高雄性适合度的选择就足以导致传粉系统的转变, 即在传粉者访问率足够高、能移走花药内大部分花粉的情况下, 花将依赖专化传粉者以降低花粉被带到其他物种的几率, 提高雄性适合度, 最终结果是花部特征与传粉系统发生特化; 而在传粉者访问率较低的情况下, 传粉系统将发生泛化, 以便更多的传粉者移走花药内的花粉。近年来, 越来越多的研究也证实了雄性适合度在塑造花部特征与传粉系统方面的重要作用(Barrett, 2002; Muchhala *et al.*, 2010; Weigend *et al.*, 2010; Dai & Galloway, 2011)。

## 2 为什么大多数植物都是先开花、后结果?

虽然先开花、后结果是一个当然的顺序, 但在植株水平上花果期是可以重叠的, 即所谓的“边花边果”。然而, 大多数植物在开花之后都有相当长的果实成熟期, 或者说, 不仅在单花水平上而且在整个植株水平上, 花果期存在很大程度的分离。以往几乎所有的性别分配模型都把雌雄同体植物花果期的这种分离, 即雌雄功能的时间更替, 归结为外部因素的制约(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Sato, 2000, 2004)。如Westoby和Rice(1982)认为, 为了避免在未能成功受精的(或者遗传质量低的)胚珠上浪费资源, 植物在对受精胚珠进行筛选之后才开始对后代进行资源投入; Day和Aarssen(1997)也认为, 可能仅仅是因为结实与坐果行为的启动与完成需要更长的时间, 才导致花期后要经历一段时间才会完成结实与坐果这一雌性功能。

然而, 花果期的分离也可能是一个适应性状。Zhang(2006)通过一个简单的模型发现, 花果期的分离可以作为植株应对资源水平随机波动的一个适应机制, 并非完全是受到外界因素影响的后果。具体而言, 在不同资源水平下, 雌雄功能的收益是不同的。如果我们假设花期资源投入为雄性投入, 而且雌性适合度是资源的线性函数, 那么只有当资源水平达到一个临界值时(即雄性和雌性资源投入的边际回报率相等时), 即雄性功能收益开始小于雌性功能的时候, 植株才会将资源转到雌性功能

上, 即开始结实与坐果(Zhang, 2006)。当然, 这种从雄到雌的“开关”转换只有在雌性适合度为线性函数时才可能发生; 如果雌性适合度不是线性的但也是饱和增加的(但饱和速率通常低于雄性适合度函数), 那么从雄到雌的转换将是逐渐的, 植株的雌雄功能将会重叠一段时间; 如果雄性适合度是资源投入的一个S型曲线(或者与个体大小直接相关, 例如风媒植物, 其较小个体的花粉扩散可能非常受限), 那么繁殖投入甚至可能会表现为从雌到雄再到雌的转换(Zhang, 2006)。

支持Zhang(2006)理论模型的实验证据目前虽然还很少, 但Friedman和Barrett(2011)关于普通豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)的研究提供了一个可能的实例。该研究发现, 在正常光照和遮荫条件下, 豚草植株表现出了不同的雌雄资源分配策略和时间节律, 与上述理论模型的预期一致。不过, 在考虑花果期分离的这种主动适应机制的同时, 我们也应注意到Westoby和Rice(1982)、Day和Aarssen(1997)以及Sato(2000, 2004)提及的发育限制与母体选择等因素的作用, 它们可能也是影响花果期是否分离以及分离时间长短的重要因素, 这都有待于将来进一步的工作来证实。

## 3 为什么植物大量开花而结实率却很低?

植物的结实率与坐果率通常都很低(Burd, 1998), 坐果率最低不到1%, 结实率可低至5%。结实率最高的类群是一年生植物, 但一般也只是在80–90%左右; 甚至一些闭花受精的一年生植物(如春小麦), 其结实率也仅有85%左右(段舜山等, 1995)。可见, 植物的结实率普遍达不到100%的主要原因不太可能是花粉限制。

Wilson和Rathcke(1974)针对这一问题开展了开创性的工作。他们认为两性花结实率偏低的一个主要原因是那些未能结实的“多余”的花可能扮演着向外散粉的雄性角色, 这是植株竞争雄性繁殖机会而导致的一个后果。Sutherland和Delph(1984)对比了文献中报道的316个两性花物种和129个雌雄同株或雌雄异株物种的结实率, 发现两性花物种普遍比后两类物种的结实率要低, 这一结果证实了Wilson和Rathcke(1974)的结论。但是, 如果这些“多余的”花真的只是执行雄性功能, 这些花就应该进化为完全的雄花, 即大部分植物应该进化成雄花–两性花

同株(雄全同株)的性系统。然而,实际上雄全同株仅占被子植物的3%左右(Yampolsky & Yampolsky, 1922),远不如两性花(约70%)那么普遍。这说明,这些“多余的”两性花中的雌蕊可能也具有适应意义。

Burd(1998)指出,“多余的”花可能通过以下途径促进雌性适合度:(1)“多余的”花形成较大的花序,吸引更多的传粉者,使得柱头落置更多花粉;(2)“多余的”花可能在不可预期的、偶尔发生的资源或传粉充足的条件下提高结实率;(3)在啃食者、不利气候或机械损伤等造成胚珠损失的情况下,“多余的”花可能提供一定的繁殖保障;(4)“多余的”花可能为植株提供了更广泛的选择余地,可以对受精更好的胚珠选择性地投入资源和选择性地结实。Burd(1998)通过模型研究证实了较低的结实率可能是因为植物选择性结实的后果。可见,植物产生“多余的”花虽然没有直接提高结实率,但可以通过对质量较好的果实选择性投入资源(将质量不好的果实流产)而间接提高雌性适合度。显然,这种策略主要在交配环境多变、果实质量差异较大的环境中被选择(Burd, 1998),而在差异不显著的果实中进行此类选择所获得的收益非常有限。

结实率较低往往意味着开花数量较多,但这些花可以是渐次开放的,也可能是同时大量开放。Bawa(1983)指出,这可能与果实生产的资源可获得性有关:与大量同时开花相比,渐次开花使得植株可以更灵活地控制花、果之间的资源分配。而且,同时大量开花也可能造成同株异花授粉(geitonogamy)增加,导致雌性与雄性适合度的下降(Harder & Barrett, 1995)。但是,同时大量开花在相当多的物种中出现,说明它可能具有适应意义。Schoen和Dubuc(1990)的模型研究表明,如果花序增大使得其中每朵花的花粉贡献也增大,那么大花序将会被选择,植株就会大量同时开花。换句话说,大量同时开花可以通过提高对昆虫的吸引力来提高植株的花粉输出,从而提高雄性适合度。另一方面,由于大多数花内的雌蕊与雄蕊的成熟时间不同(dichogamy, 雌雄异熟),在一个很短的时间内大量开花意味着雌雄功能在时间上很少重叠,可降低同株异花授粉的风险(Harder & Barrett, 1995),而渐次开花反而会使雌雄功能重叠程度增大(Zhang, 2006);再加上花序内的花往往有着一定的功能分化(见第6节),同时开花可进一步降低同株异花授粉的可能性。基于上

述原因,大量同时开花存在于很多植物中,在部分植物中由于不完全的雌雄异熟可能造成的同株异花授粉也许是大量同时开花在促进异交花粉输出时无法避免的一个后果(张大勇和姜新华, 2001)。或者说,同时大量开花尽管可能在某种程度上伤害了雌性适合度,但显著地提高了雄性适合度,只要雄性适合度的增加量大于雌性适合度的减少量,那么它就仍然是一个适应性状。

#### 4 为什么在胁迫生境中植物倾向于具有异交的繁育系统?

达尔文最早注意到异交的繁育系统(如雌雄异株、雌全异株、自交不亲和等)更倾向于出现在干旱或者其他胁迫生境中(Delph, 2003)。例如在伊比利亚半岛,葫芦科植物喷瓜(*Ecballium elaterium*)的性系统存在着地理分化,雌雄异花同株的亚种出现在北部湿润地区,而雌雄异株的亚种出现在南部干旱地区(Costich, 1995)。在许多雌全异株的物种中,随着环境胁迫的增强,雌株在种群内所占比例越来越大,而两性花个体生产的果实却越来越少,这就显著降低了自交产生后代的可能性(Delph, 2003)。然而,环境胁迫与异交繁育系统正相关的这样一个模式并不符合人们的直觉,因为通常情况下,环境胁迫会导致植物的密度较低或者传粉者减少,此时自交就更有可能成为繁殖的保障。

研究发现,胁迫环境中的两性花个体一般倾向于把更多资源分配给雄性功能(Charnov, 1982; Lloyd & Bawa, 1984; 张大勇, 2004)。具体而言,胁迫生境中可利用资源总量的差异导致了不同形式的适合度收益曲线;由于环境胁迫很可能意味着个体在繁殖上投入的资源减少,雄性适合度收益可能趋于线性甚至加速递增,而雌性适合度收益如果是线性的则不受资源总量的影响。这使得单性花或单性个体在胁迫环境中比两性花具有相对更高的雌性适合度,有利于单性花和异交的进化维持(Delph, 1990a, b; 张大勇, 2004)。另外,有研究发现,胁迫生境往往加剧植物的近交衰退(Dudash, 1990; Cheptou *et al.*, 2000),这显然会进一步促进异交繁育系统的选择(Dudash, 1990)。

不仅物理胁迫,生物胁迫也可能导致单性花和异交的产生。Ashman(2002)研究发现,植食动物往往更多地取食产生花粉的个体,这既有利于雌花和

雌株的出现与扩散,也有利于此类个体改变资源分配的模式,促进了两性花个体通过雌全同株向雌雄异株进化,单性花和异交交配系统也由此得以产生和维持。

但是也有研究发现,胁迫生境造成的传粉条件与传粉质量的下降,可能导致自交率上升(Schoen & Brown, 1991)。但严酷的高山环境是一个反例:虽然访花昆虫访花频率下降,但大多数植物仍以异交繁育系统(雌雄异株和自交不亲和等)为主(Arroyo *et al.*, 1985)。究其原因,Arroyo等(1985)认为,植物可以通过增加对花朵的资源投入,用更鲜艳的颜色、更浓的花蜜等来吸引访花昆虫,而非通过自交来适应传粉昆虫数量的下降。但是,到底哪些植物会在胁迫生境中以自交来应对逆境,哪些植物是以强化异交成功率来适应不良生境?人们还没有找到其中的规律。

## 5 为什么一年生植物往往倾向于自交?

Barrett等(1996)通过重建花荵科交配系统与生活史性状的进化历史,以及比较系统发育有效种对后发现,一年生物种往往具有较高的自交率,多年生物种尤其是木本植物的自交率则很低。由于一年生植物生活史短、繁殖期短,繁殖成功率难以保障,很早就有人提出其较高的自交率可能是繁殖保障的结果。但是,Morgan和Schoen(1997)的模型研究结果显示,多年生植物个体由于反复繁殖,近交衰退效应持续累积,降低了个体的存活力与繁殖能力。另一方面,由于多年生植物存在较高的突变负荷,加剧了近交衰退,导致自交的多年生植物比一年生植物付出更多的适合度代价(Morgan & Schoen, 1997; 张大勇和姜新华, 2001; 张大勇, 2004)。因此,可能是自交使多年生植物付出更多的代价,而不是自交给一年生植物带来的繁殖保障,造成了一年生植物有较高的自交率,而多年生植物有较高的异交率。

同样是通过模型研究,Zhang(2000)发现,不仅植物的生活史会影响交配系统,交配系统也可反过来通过调整资源分配格局来改变生活史。在自交能够进化的条件下(即近交衰退较弱),自交率将在自然选择的作用下不断增加,这将促使植物把越来越多的资源分配给繁殖功能,而植株存活到下一年的概率则因此越来越低。极端情形下,自交甚至会改

变植物的生活史,使之从多年生转变为一年生。但是,到目前为止还没有任何证据支持自交率与繁殖分配的这种正相关关系(Zhang, 2000)。

## 6 为什么许多植物同一花序内的花会产生形态与功能上的分化?

由于在花序上的空间位置以及开花时间不同,同一花序的花往往具有不同的大小、形态与结构(Buide, 2008; Tang & Ren, 2011)。这些花可能具有不同的资源分配格局、不同的访花昆虫访问频率,造成花粉数、胚珠数、花粉输出与落置等方面的不同(Buide, 2008)。Tang和Ren(2011)在芸香(*Ruta graveolens*)中发现,同一个花序上位于顶端的花较早开放,且为花瓣5、雄蕊10的五数花;而位于花序其他部位的花均为花瓣4、雄蕊8的四数花。与四数花相比,五数花的胚珠数更多、子房更大,因而资源分配偏向雌性;不仅如此,五数花的结实率更高,在功能上也更偏向雌性。晚开的四数花则具有较高的花粉输出率,在功能上偏向雄性。因此,芸香花序不同部位的花在资源分配与性别功能上发生了相对应的分化(Tang & Ren, 2011)。

同一花序内不同位置的花甚至可能在性别分配上发生分化,导致花具有不同的性别。雄花-两性花同株(即雌全同株)是目前研究花序内花性别分化和资源分配等较集中的一个模式系统。Liao和Zhang(2008)发现,藜芦(*Veratrum nigrum*)位于顶生花序(两性花)下方的雄花在避免花粉贴现(pollen discounting)的同时增强了对传粉者的吸引,从而提高了两性适合度。Zhang和Tan(2009)也认为,新疆干旱区低矮灌木刺山柑(*Capparis spinosa*)雌全同株的雄花节约了生产雌蕊的资源,主要是为了吸引传粉者和实现雄性适合度。在热带草质藤本粉色西番莲(*Passiflora incarnata*)中,Dai和Galloway(2012)证实雄花的主要适应意义在于提高了雄性适合度,同时还避免了在雌性功能上的资源浪费。喜树(*Camptotheca acuminata*)的雌全同株表现为聚伞花序,上方的伞形花序均为两性花,而最下方的一二个花序由雄花组成;上方两性花通常早开、花更大,下方的雄花则较小(徐申林和刘文哲, 2011)。

以上研究结果都证实,花序内花分化的基本趋势表现为:位于上方的早开花资源更丰富、功能更偏雌性,下方后开的花功能偏雄,甚至完全转变为

雄花。根据最优资源分配假说,雄全同株只有在果实生产代价较大且最优雄花数多于能结实的花数时才会出现;一旦果实生产实现的雌性适合度接近饱和,在雌性功能上继续投入的收益将急剧减少,产生只具有雄性功能的花将是一种节约资源实现收益最大化的繁殖策略(Bertin, 1982; 廖万金等, 2003)。

与上述植物不同,一年生水生植物冠果草(*Sagittaria guyanensis* ssp. *lappula*)的总状花序中,先开的两性花位于下方,后开的雄花位于上方。研究发现,雄花极少有昆虫访问,因此很难实现雄性繁殖适合度(Huang *et al.*, 2000; Huang, 2003)。冠果草是慈姑属中少数雄全同株的物种,该属其余物种都是多年生雌雄同株或雌雄异株的(Huang, 2003)。因此,与其他植物的雄全同株不同,冠果草中的两性花可能是从单性的雌花次生而来。Huang(2003)的实验研究发现,冠果草雄全同株的两性花具有花内自交的繁殖保障潜能,与同属的雌雄同株和雌雄异株相比,更能适应花粉限制环境(Huang *et al.*, 2000; Huang, 2003)。前面已经提到,花内自交(导致自交率上升)与一年生习性可以互为因果,是繁殖资源的投入与性别功能分配权衡的结果(Zhang, 2000, 2006)。因此,冠果草的雄花的花序上的位置及其繁殖功能有别于其他雄全同株物种的可能原因是其一年生的生活史以及特殊的进化历史。可见,在研究雄全同株以及其他类似性系统的时候,需要同时考虑该物种的进化历史和资源分配格局。

花序内更为极端的花分化是伞形花序中经常出现的位于边缘的不育花,如绣球花科(或虎耳草科绣球花属)和忍冬科(或五福花科)荚蒾属(Jin *et al.*, 2010)。这些不育花完全丧失了直接繁殖的功能(雌蕊与雄蕊均退化),但凭借其花瓣(通常比花序中央的可育花的花瓣更大)吸引传粉者,如绣球(*Hydrangea macrophylla*)、绣球荚蒾(*Viburnum macrocephalum*)(Jin *et al.*, 2010)。从资源分配的角度来看,伞形花序边缘的花可能很难受到传粉者的直接访问,因此其很低的花粉输出与柱头花粉落置就导致了资源分配由雌雄蕊转向吸引器官如花瓣;同时,处于花序中央的花则降低了在花瓣上的资源投入甚至花瓣完全消失。这就使得繁殖资源在花序水平进行了再分配,边缘花通过较大的花瓣维持了伞形花序的大小和形状,维持甚至提高了花序对传粉

者的吸引(Jin *et al.*, 2010)。

菊科植物头状花序的边花与盘花的资源分配格局也可能显著不同,从而导致头状花序不同位置的花大小与功能均不相同。很多菊科植物的头状花序的边花是花瓣长而特化的舌状花(雌花)、中央的盘花则是花瓣严重退化的筒状花(两性花)。与上述伞形花序类似,菊科头状花序中的这种花分化(雌花、两性花同株)可能是繁殖资源在繁殖器官与吸引器官之间的分配策略不同造成的。更特别的是,巨菊属(*Pyrethrum*)头状花序边花的舌状花瓣在夜间或寒冷的雨天向内翻卷,包住盘花,而且边花的化学防御物质比中央的盘花约多1/3(Darwin, 1877)。这表明一些菊科植物头状花序的边花可能具有保护与防御功能,这种分化需要用生长-繁殖-防御之间的资源分配来解释。另一方面,由于伞形花序与头状花序都由非常多的花组成,花粉容易在花序内不同花之间散布,即同株异花传粉,导致向外输出的异交花粉量降低。因此,花序的大小与数量将由花的资源量、自交率、结实率以及花粉输出之间的功能关系决定(Schoen & Duhuc, 1990; 张大勇和姜新华, 2001)。

## 7 为什么两性花会产生异型雄蕊?

大多数两性花只有一个或少数几个雌蕊,而雄蕊数量众多。这些数量众多的雄蕊可能在花内资源分配调整下发生分化。特化的传粉系统往往伴随着花内雄蕊数量的明显减少(Vogel, 1978)。在以花粉为回报物的花中,为数不多的花药与花粉面临着被传粉者取食或参与正常繁殖的两难境地(Vallejo-Marín *et al.*, 2009, 2010)。这种情况下,花往往会调整资源分配模式,发展出“异型雄蕊”(heteranthery)来确保有足够的花粉实现繁殖(Vogel, 1978; Luo *et al.*, 2008)。狭义的异型雄蕊是指花内部分雄蕊的花药特化成专门吸引传粉者、花粉活性或繁殖能力很低的“喂食型花药”(feeding anthers),另一部分雄蕊的花药则是“传粉型花药”(pollinating anthers),保留着正常的繁殖潜力(Darwin, 1877; Luo *et al.*, 2008; Vallejo-Marín *et al.*, 2009, 2010)。异型雄蕊得以发生与维持的主要原因可能是,在资源限制条件下,一部分花药放弃繁殖功能而使资源集中在少数花药与花粉上,以获得更高的雄性适合度(Vallejo-Marín *et al.*, 2009, 2010)。

在鸭跖草科中, 雄蕊还发生了更为复杂的三型分化(Ushimaru *et al.*, 2003)。如雄全同株的鸭跖草(*Commelina communis*), 雄花和两性花中都具有3类雄蕊: 2个长雄蕊、1个中长雄蕊、3个短雄蕊。长雄蕊的花粉数远多于中长雄蕊, 而短雄蕊仅产生少量不育的花粉。雄蕊的这种三型分化伴随着雄蕊大小与形态、花粉数量与活性的变化, 显然与上述两型分化的异型雄蕊一样, 都是资源分配与功能分化的结果。Ushimaru等(2003)研究发现, 长雄蕊的花粉主要参与异交传粉, 中长雄蕊的花粉给传粉者提供回报物, 而短雄蕊可能主要是通过夸张变形的花药产生的极少量的不育花粉来吸引传粉者。花内雄蕊的这种三型分化, 也许是花内水平能达到的最为复杂多样的资源分配格局。

花内的雄蕊不仅在花药形态和花粉活性上存在着分化, 往往还在花药开裂与花粉成熟时间等方面也存在分化, 体现出一种“花粉分发”(pollen dispensing)策略(Harder & Wilson, 1994): 在传粉昆虫访问频率较高的情况下, 植物将花粉包装和分发给在不同的空间与时间上, 通过不同传粉昆虫分批、逐次散粉, 以将花粉输出率最大化。雄蕊的这种分化有时还伴随着雄蕊的不同步运动(Weigend *et al.*, 2010; 任明迅, 2010)。Weigend等(2010)发现, 访花昆虫可诱导刺莲花科的雄蕊分批、逐次向花内运动, 从而造成雄蕊在空间位置、花粉成熟与散粉时间上的分化。Tang和Ren(2011)在芸香中也发现了同样的现象。花内雄蕊的这一特性被认为是花实现资源节约和繁殖最大化的一种适应结果(Weigend *et al.*, 2010; Tang & Ren, 2011), 可以看成是花粉分发机制的一种特殊方式(任明迅, 2010), 反映了花内资源分配的极大可塑性。

## 8 结语

本文从自然选择和适应角度阐释了植物繁殖性状的进化问题, 但同时需要强调的是, 并非所有的性状都一定具有适应意义。例如, 雌雄同体植物往往都表现出一定程度的自交(Goodwillie *et al.*, 2005)。虽然自交可能具有各式各样的适应意义, 但现有的证据表明, 多年生植物的自交后代基本上都不能存活到成熟期, 说明这类自交并非适应的, 而更有可能是大量花同时开放而无法避免的一个后果(Barrett, 2003)。

花部特征和繁殖策略是在外界生物与非生物因素影响下, 由植株、花序以及花不同水平的资源分配格局决定的(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Charnov, 1982; Zhang, 2000, 2006)。正如张大勇(2004)所言, 植物的繁殖性状是植物资源投入—收益长期权衡的后果。生态学之所以被称为“自然的经济”, 原因之一在于它将资源投入与分配及其收益之间的权衡作为理解自然界各种生物学特征及适应进化的基础。花的形态结构、性别与功能、交配系统等既是个体适合度最大化的长期选择的结果, 也受限于进化历史和发育与生理等因子。我们可能要习惯于接受这样一个观点: 花, 是植物个体在长期进化历史中各个选择力量博弈、妥协的一个后果。

## 参考文献

- Arroyo MT, Armesto KJ, Primack RB (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, **149**, 187–203.
- Ashman TL (2002) The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology*, **83**, 1175–1184.
- Barrett SCH (2002) Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, **88**, 154–159.
- Barrett SCH (2003) Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **358**, 991–1004.
- Barrett SCH, Harder LD, Worley AC (1996) The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **351**, 1271–1280.
- Bawa KS (1983) Patterns of flowering in tropical plants. In: *Handbook of Experimental Pollination Biology* (eds Jones GE, Little RJ), pp. 394–410. Van Nostrand Reinhold, New York, USA.
- Bertin RI (1982) The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*, **6**, 25–32.
- 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.
- Burd M (1998) “Excess” flower production and selective fruit abortion: a model of potential benefits. *Ecology*, **79**, 2123–2132.
- Campbell DR (1989) Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany*, **76**, 730–738.
- Campbell DR (2000) Experimental tests of sex allocation theory in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 227–



- 232.
- Charlesworth D (1993) Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *The American Naturalist*, **141**, 481–490.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution*, **41**, 948–968.
- Charnov EL (1982) *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Cheptou PO, Berger A, Blanchard A, Collin C, Escarre J (2000) The effect of drought stress on inbreeding depression in four populations of the Mediterranean outcrossing plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Heredity*, **85**, 294–302.
- Costich DE (1995) Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology*, **76**, 1036–1050.
- Dai C, Galloway LF (2011) Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology*, **25**, 271–278.
- Dai C, Galloway LF (2012) Male flowers are better fathers than hermaphroditic flowers in andromonoecious *Passiflora incarnata*. *New Phytologist*, **193**, 787–796.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Murray, London.
- Day T, Aarssen LW (1997) A time commitment hypothesis for size-dependent gender allocation. *Evolution*, **51**, 988–993.
- Delph LF (1990a) The evolution of gender dimorphism in New Zealand Hebe (Scrophulariaceae) species. *Evolutionary Trends in Plants*, **4**, 85–97.
- Delph LF (1990b) Sex-ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae). *Evolution*, **44**, 134–142.
- Delph LF (2003) Sexual dimorphism in gender plasticity and its consequences for breeding system evolution. *Evolution and Development*, **5**, 34–39.
- Duan SS (段舜山), Zhao SL (赵松龄), Jiang XH (姜新华) (1995) The ecological mechanism of seeds abortion for spring wheat in semi-arid area. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **15**(5), 121–125. (in Chinese with English abstract)
- Dudash MR (1990) Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. *Evolution*, **44**, 1129–1139.
- Friedman J, Barrett SCH (2011) Genetic and environmental control of temporal and size-dependent sex allocation in a wind-pollinated plant. *Evolution*, **65**, 2061–2074.
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG (2005) The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 47–79.
- Harder LD (2000) Pollen dispersal and the floral diversity of monocotyledons. In: *Monocots: Systematics and Evolution* (eds Wilson KL, Morrison DA), pp. 243–257. CSIRO, Melbourne.
- Harder LD, Barrett SCH (1995) Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, **373**, 512–515.
- Harder LD, Wilson WG (1994) Floral evolution and male reproductive success: optimal dispensing schedules for pollen dispersal by animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*, **8**, 542–559.
- Huang SQ (2003) Flower dimorphism and the maintenance of andromonoecy in *Sagittaria guyanensis* ssp. *lappula* (Alismataceae). *New Phytologist*, **157**, 357–364.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) Progress in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese)
- Huang SQ, Song N, Wang Q, Tang LL, Wang XF (2000) Sex expression and the evolutionary advantages of male flowers in an andromonoecious species, *Sagittaria guyanensis* subsp. *lappula* (Alismataceae). *Acta Botanica Sinica*, **42**, 1108–1114.
- Jin B, Wang L, Wang J, Teng NJ, He XD, Mu XJ, Wang YL (2010) The structure and roles of sterile flowers in *Viburnum macrocephalum* f. *keteleeri* (Adoxaceae). *Plant Biology*, **12**, 853–862.
- Liao WJ, Zhang DY (2008) Increased maleness at flowering stage and femaleness at fruiting stage with size in an andromonoecious perennial, *Veratrum nigrum*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**, 1024–1030.
- Liao WJ (廖万金), Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2003) 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, Bawa KS (1984) Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, **17**, 255–338.
- Luo ZL, Zhang DX, Renner SS (2008) Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology*, **22**, 794–800.
- MacArthur RH (1972) *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York.
- Mao YY, Huang SQ (2009) Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain susceptible pollen. *New Phytologist*, **183**, 892–899.
- Mayer C, Adler L, Armbruster WS, Dafni A, Eardley C, Huang SQ, Kevan PG, Ollerton G, Packer L, Ssymank A, Stout JC, Potts SG (2011) Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, **3**(2), 8–23.
- Morgan MT, Schoen DJ (1997) The role of theory in an emerging new plant reproductive biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 231–234.
- Muchhala N, Brown Z, Armbruster WS, Potts MD (2010) Competition drives specialization in pollination systems through costs to male fitness. *The American Naturalist*, **176**, 732–743.
- Ren MX (任明迅) (2010) Stamen movements in hermaphro-



- ditic flowers: diversity and adaptive significance. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34**, 867–875. (in Chinese with English abstract)
- Ren MX (任明迅), Zhang DY (张大勇) (2004) Herkogamy. In: *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学) (ed. Zhang DY (张大勇)), pp. 310–331. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Renner SS, Ricklefs RE (1995) Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, **82**, 596–606.
- Sato T (2000) Effects of phenological constraints on sex allocation in cosexual monocarpic plants. *Oikos*, **88**, 309–318.
- Sato T (2004) Size-dependent sex allocation in hermaphroditic plants: the effects of resource pool and self-incompatibility. *Journal of Theoretical Biology*, **227**, 265–275.
- Schoen DJ, Brown AHD (1991) Whole- and within flower self-pollination in *Glycine argyrea* and *G. clandestina* and the evolution of autogamy. *Evolution*, **45**, 1651–1665.
- Schoen DJ, Dubuc M (1990) The evolution of inflorescence size and number: a gamete-packaging strategy in plants. *The American Naturalist*, **135**, 841–857.
- Sun JF, Gong YB, Renner SS, Huang SQ (2008) Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucreata* (Nyssaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *The American Naturalist*, **171**, 119–124.
- Sutherland S, Delph LF (1984) On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology*, **65**, 1093–1104.
- Tang JY, Ren MX (2011) Sex allocation and functional bias of quaternary and quinary flowers on same inflorescence in the hermaphrodite *Ruta graveolens*. *Acta Oecologica*, **37**, 449–454.
- Tang LL, Huang SQ (2007) Evidence for reductions in floral attractants with increased selfing rates in two heterandrous species. *New Phytologist*, **175**, 588–595.
- Ushimaru A, Itagaki T, Ishii HS (2003) Variation in floral organ size depends on function: a test with *Commelina communis*, an andromonoecious species. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 615–622.
- Vallejo-Marín M, Da Silva EM, Sargent RD, Barrett SCH (2010) Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. *New Phytologist*, **188**, 418–425.
- Vallejo-Marín M, Manson JS, Thomson JD, Barrett SCH (2009) Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 828–839.
- Vogel S (1978) Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flower. In: *The Pollination of Flowers by Insects* (ed. Richards AJ), pp. 89–96. Academic Press, London.
- Webb CJ, Lloyd DG (1986) The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, **24**, 163–178.
- Weigend M, Ackermann M, Henning T (2010) Reloading the revolver-male fitness as a simple explanation for complex reward partitioning in *Nasa macrothyrsa* (Loasaceae, Cornales). *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 124–131.
- Westoby M, Rice B (1982) Evolution of seed plants and inclusive fitness of plant tissues. *Evolution*, **36**, 713–724.
- Wilson MF, Rathcke BJ (1974) Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist*, **92**, 47–57.
- Xu SL (徐申林), Liu WZ (刘文哲) (2011) Intra-inflorescence sex expression and allocation in *Camptotheca acuminata*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **35**, 1290–1299. (in Chinese with English abstract)
- Yampolsky C, Yampolsky H (1922) Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*, **3**, 1–62.
- Zhang DY (2000) Resource allocation and the evolution of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, **155**, 187–199.
- Zhang DY (2006) Evolutionarily stable reproductive investment and sex allocation in plants. In: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds Harder L, Barrett SCH), pp. 41–60. Oxford University Press, Oxford.
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (2001) Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**, 130–143. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇) (2004) Plant reproductive ecology. In: *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学) (ed. Zhang DY (张大勇)), p. 119. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang T, Tan DY (2009) An examination of the function of male flowers in an andromonoecious shrub *Capparis spinosa*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **51**, 316–324.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)