



•研究报告•

湿地植物大花百合种群的性系统特征

都业勤¹, 张迪¹, 王赛¹, 王磊¹, 闫兴富^{2*}, 唐占辉^{1*}

1. 东北师范大学环境学院, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130117; 2. 北方民族大学生物科学与工程学院, 国家民委黄河流域农牧交错区生态保护重点实验室, 银川 750021

摘要: 开花植物性系统特征是植物在长期适应进化过程中逐渐形成的繁殖策略, 它在一定程度上影响了物种的种群结构及其在生境中的分布格局, 因此性系统特征一直是植物进化与生态学领域的研究热点。本研究于2012年和2020年在吉林省金川泥炭沼泽湿地, 通过样地调查取样的方法, 研究了湿地植物大花百合(*Lilium concolor* var. *megalanthum*)的性系统特征以及不同性别表型植株的比例、密度及空间分布格局, 并探究了大花百合植株个体大小和其性别表达的联系, 比较了不同性别表型的花粉实际可育性和来源不同的花粉授粉处理结实后的种子活力。结果显示, 个体水平上, 大花百合具有雄花植株、两性花植株和雄花两性花同株(即雄全同株) 3种性表型; 种群水平上, 具有雄花的个体充当父本, 通过花粉向下一代传递基因, 而具有两性花的个体主要充当母本, 通过胚珠实现基因的传递。2020年大花百合雄花植株占种群内开花植株的39.14%, 相比2012年雄花植株比例增加了22.80%; 大花百合种群分布密度为0.06株/m², 较2012年下降了0.09株/m²。从2012年到2020年, 总体表现为种群密度降低, 雄花植株相对比例增加的趋势。两性花植株和雄花植株在小尺度范围主要呈聚集分布, 随着尺度增大, 趋于随机分布。雄花植株显著小于两性花植株, 但鳞茎资源分配显著高于两性花植株。大花百合植株的性表达遵循大小依赖的性分配假说: 个体较小的植株表达为雄花植株, 而个体较大的植株则为两性花植株或雄全同株。在不同授粉处理下的结籽率和种子萌发结果表明, 大花百合自花授粉结籽率和坐果率显著低于异花授粉, 雄花植株和两性花植株花粉可育性以及两性花植株授粉后所获得种子活力无显著差异。大花百合雄花植株的出现可能是对有限环境资源条件适应的结果, 反映了湿地条件下该植物在生长和繁殖资源之间的权衡策略, 在长期的湿地演变过程中, 这种性系统特征的出现具有一定的适应性意义。

关键词: 大花百合; 个体大小依赖; 性表达; 花粉可育性; 种子活力

都业勤, 张迪, 王赛, 王磊, 闫兴富, 唐占辉 (2021) 湿地植物大花百合种群的性系统特征. 生物多样性, 29, 1321–1335. doi: 10.17520/biods.2021081.
Du YQ, Zhang D, Wang S, Wang L, Yan XF, Tang ZH (2021) Sexual system characteristics of *Lilium concolor* var. *megalanthum* in peatland. Biodiversity Science, 29, 1321–1335. doi: 10.17520/biods.2021081.

Sexual system characteristics of *Lilium concolor* var. *megalanthum* in peatland

Yeqin Du¹, Di Zhang¹, Sai Wang¹, Lei Wang¹, Xingfu Yan^{2*}, Zhanhui Tang^{1*}

1 State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, School of Environment, Northeast Normal University, Changchun 130117

2 Key Laboratory of Ecological Protection of Agro-pastoral Ecotones in the Yellow River Basin, National Ethnic Affairs Commission of the People's Republic of China, College of Biological Science and Engineering, Beifang Minzu University, Yinchuan 750021

ABSTRACT

Aims: The sexual system characteristics of flowering plant is a reproductive strategy gradually formed during the process of long-term adaptation and evolution, which affect the population structure of plant and its distribution pattern to a certain extent. Therefore, sexual system characteristics have always been a hot topic in the field of plant evolution and ecology.

Methods: In this study, a survey was conducted to determine the sexual system characteristics and the proportion, density and spatial distribution pattern of *Lilium concolor* var. *megalanthum* with different sexual phenotypes, and to explore the relationship between individual plant size and sexual expression in Jinchuan peatland of Jilin Province in

收稿日期: 2021-03-07; 接受日期: 2021-06-25

基金项目: 国家自然科学基金(31960228; 31470446)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: xxffyan@126.com; tangzh789@nenu.edu.cn

2012 and 2020. We compared the actual pollen fertility with different sexual phenotypes and the seed viability after pollination treatment with different pollination sources.

Results: The results showed that at the plant level *L. concolor* var. *megalanthum* has three sexual phenotypes: male flower, hermaphrodite flower, and andromonoecy. At the population level, the plants with male flower act as male parents and transmit genes to the next generation through pollens, while the plants with hermaphrodite flower mainly act as female parents and transmit genes through ovules. The plant with male flower accounted for 39.14% of flowering plants in the population in 2020, which increased by 22.80% compared with the proportion in 2012. The population density of *L. concolor* var. *megalanthum* was 0.06 plants/m² in 2020, which was 0.09 plants/m² lower than that in 2012. Compared with 2012, the population density decreased and the relative proportion of plants with male flowers increased in 2020. Hermaphroditic and male flower plants mainly showed aggregated distribution in small scale, and tended to random distribution with the increase of scale. The plants with male flower are significantly smaller than plants with hermaphrodite flower, but the resource allocation of bulb is significantly higher than that of the plant with hermaphrodite flower. The sexual expression of *L. concolor* var. *megalanthum* followed the hypothesis of size-dependent sexual allocation. The smaller plant produces only one male flower, while the larger plant produces hermaphroditic flower or are andromonoecious. The results of seed set and germination of different pollination treatments showed that the seed set and fruit set of self-pollination are significantly lower than those of cross-pollination. There was no significant difference in pollen fertility between male and hermaphroditic flower plant. There was also no significant difference in seed viability pollinated by pollen from male and hermaphroditic flower plant.

Conclusion: The appearance of male flower may be the result of *L. concolor* var. *megalanthum* adaptation to limited environmental resources, and it reflects the trade-off strategy between growth and reproduction of this plant under the stressful condition in peatland. The emergence of this sexual system has a certain adaptive significance for *L. concolor* var. *megalanthum* with the long-term peatland succession.

Key words: *Lilium concolor* var. *megalanthum*; size-dependent; sexual expression; pollen fertility; seed viability

两性花与单性花在不同空间和时间上的组合,形成了被子植物性系统的多样性(Barrett, 2002; Yakimowski & Barrett, 2014)。植物性系统可归结为雌雄异株和雌雄同株两种类型:前者包括雌花雄花异株、雌全异株、雄全异株和雄花雌花两性花异株;后者包括雌雄异花同株、雌雄同花(种群内只有两性花植株)、雌全同株、雄全同株和雌花雄花两性花同株(Ainsworth, 2000)。目前,进化生物学家的共识是开花植物进化出复杂多样的性器官是为了实现繁殖功能(Barrett, 2002)。植物性系统特征作为植物繁殖策略的体现,是研究植物进化适应问题的关键,因而其多样性一直是进化生物学和植物生态学领域重要的研究主题之一(Weller, 2009; Barrett, 2010)。

大多数被子植物开两性花,然而由于两性花中雌雄器官是集中在同一朵花内,虽然增加了自交授粉机会,但同时也带来了雌雄功能相互干扰的问题,为避免这种干扰以及实现资源优化配置,部分开花植物的性器官由联合走向分离(Webb & Lloyd, 1986; Barrett, 2002)。性表达方面的灵活性是对遗传或生态限制的一种适

应,这种灵活性一方面可能是遗传因素的影响,另一方面可能是植物面对异质环境的表型可塑性(Ashman, 2006; Renner, 2014; Sabatti et al, 2020)。环境条件可能通过影响植物可利用资源状况、繁殖物候、种群分布格局以及传粉者种群动态等方面来改变植物性别表达策略(Devaux et al, 2014; 袁川等, 2021)。植物种群内个体的空间分布模式反映了该物种生长与繁殖过程中经历的多种生态学适应过程,有利于阐明植物群落的稳定性与演替规律、生态系统的形成与维持机制(Nathan & Muller-Landau, 2000; 倪瑞强等, 2013)。特别是研究植物种群中不同性别表型个体的空间分布对于保护野生植物和认识生物多样性维持机制具有重要意义。根据资源分配的基本原则,每个个体拥有的资源是有限的,增加对某一功能的投入就要以减弱其他功能为代价,即植物生长发育过程中各功能间的资源分配存在着动态的权衡,植物通过分配、控制不同构件生长来响应环境状况的变化(Charnov, 1982; Elle, 1999)。其中,多年生植物面临着当下生长繁殖与将来生长繁殖之间的权衡,由于雌性个体既要生产胚珠又要生产果实,导致实现

雌性功能的资源成本远高于实现雄性功能(Charnov, 1982), 植物性表达的大小依赖假说认为大的个体具有较多的资源, 能够负担成本较高的雌性功能而开雌花或者两性花, 而小的个体倾向于只开低成本的雄花甚至不开花(Lloyd & Bawa, 1984; Zhang & Jiang, 2002; Kawagoe & Suzuki, 2005; Guo et al, 2010)。该假说也认为有些植物种群中个体小的开花植株能通过选择雌性败育, 只保留雄蕊而发挥雄性功能的方式, 来适应有限资源或极端环境从而实现资源最优分配(Schlessman, 1991), 这进一步增加了植物性表达的复杂性(Lloyd & Bawa, 1984)。大小依赖的性表达现象在百合科贝母属(*Fritillaria*) (Peruzzi et al, 2012)、天南星属(*Arisaema*) (Policansky, 1981; Bierzychudek, 1984)以及五加科人参属(*Panax*) (Schlessman, 1987)的部分物种中有报道。多年生开花植物在有性繁殖过程中的个体性表达在年份之间产生变化(转换)的现象, 则称为性二相(gender diphasy)的性系统, 这种现象被认为是大小依赖的性表达结果(Zhang et al, 2014)。性二相本质上应该属于雌雄同株, 植物个体在年度之间的性别表达差异, 导致了在其种群中同一年份里具有不同性别表型的个体存在, 造成这类植物在种群水平上更为灵活的性表达变化模式。通常性二相植物个体在单一年度仅具有一种性别功能的花朵, 而如果性二相植物出现同一植株上同时出现雄花和两性花的现象, 这将比雌全异株的植物在进化适应上更为复杂, 这种性系统的适应过程可能受多方面因素的影响。

开花植物的花粉限制、近交衰退等生物因素的作用对其性系统特征进化产生选择压力, 植物性分离现象曾被认为是远交优势选择的结果。但近年来通过评估雌雄功能适合度, 研究者们趋向于将其解释为调节两性资源配置模式以提高两性的进化适合度(黄双全和郭友好, 2000)。理论上, 两性植株被认为雌雄功能相当, 在具有雌性不育系统的物种中, 其雄性个体至少比两性个体要多出2倍的雄性适合度才能弥补其由于雌性败育而在遗传上损失的竞争力(Pannell, 2002a, b; Peruzzi et al, 2012)。雄性植株可以通过产生比两性植株更多的花粉、提高花粉活力、增加花朵吸引力或访花报酬等来促进繁殖目标的完成(Liston et al, 1990; Philbrick & Rieseberg, 1994; Ishida & Hiura, 1998; Muenchow, 1998)。例如

雌全异株植物木犀科的*Phillyrea angustifolia*在人工授雄花花粉处理下比授两性花花粉产生更多的果实, 雄花的雄性功能高于两性花(Vassiliadis et al, 2000)。然而对雌全异株的波斯贝母(*Fritillaria persica*)进行花粉数量、萌发实验和杂交检验, 结果显示其雄花植株和两性花植株的雄性适合度无显著差异(Mancuso & Peruzzi, 2010)。此外, 一些植物虽具有雌全异株的表型, 但功能上为雌雄异株, 两性个体的雄性结构无功能或不能使胚珠受精, 被称为隐性雌雄异株(cryptic dioecy) (Mayer & Charlesworth, 1991)。雌全同株植物粉色西番莲(*Passiflora incarnata*)的人工授雄花花粉种子产量是两性花花粉的2倍, 雄花的雄性功能高于两性花(Dai & Galloway, 2012), 而新疆郁金香(*Tulipa sinkiangensis*)、刺山柑(*Capparis spinosa*)的雄花在单花花粉量、花粉败育率、雄性功能等方面与两性花却没有显著差异(张涛和谭敦炎, 2008; 王娟等, 2018)。

性系统多样性的进化对植物的交配策略有一定的影响, 植物从而表现出从完全自交到专性异交, 以及混合的多样化交配策略, 由此影响植物的后代(种子)的适合度(张振春和谭敦炎, 2012)。研究较多的是近交衰退, 如近交衰退可以导致黄瓶子草(*Sarracenia flava*)种子数量、质量下降, 自交种子产生的后代在萌发、出苗和生长等阶段都不如异交产生的种子后代(Sheridan & Karowe, 2000); 而在*Lupinus arboreus*中近交衰退表现为结实率有差别, 而萌发、出苗和生长等阶段等没有明显差别(Kittelson & Maron, 2000)。现有研究多集中于性系统进化对植物雄性功能适合度的影响, 缺乏进一步探讨其对后代适合度的影响。

开花植物性器官由联合走向分离并不常见, 据统计, 仅有少数被子植物性系统出现该现象, 经实验证实的植物类群更是少数(Schlessman, 1987)。通过雄性败育雌花植株成功入侵到两性花种群的物种大约占被子植物总数的7%–10%, 而雌性败育雄花植株成功入侵到两性花种群的物种大约仅占被子植物的1%–2% (Vallejo-Marín & Rausher, 2007; Peruzzi et al, 2012; 龚强帮等, 2015)。百合科植物中发生雌性败育的频率远高于发生雄性败育的频率, 百合科植物种群中雄花植株盛行的现象已经引起了学者们的关注(龚强帮等,

2015)。目前,在百合科中已经在贝母属(Mancuso & Peruzzi, 2010)、白丝草属(*Chionographis*) (Maki, 1993)、洼瓣花属(*Lloydia*) (Jones & Gliddon, 1999; Manicacci & Després, 2001)、大百合属(*Cardiocrinum*) (Cao & Kudo, 2008)、顶冰花属(*Gagea*) (Peruzzi et al, 2008)、郁金香属(*Tulipa*) (Niu et al, 2017)和百合属(*Lilium*) (Zhang et al, 2014)等类群的植物中报道过有雄花植株出现。

大花百合(*Lilium concolor* var. *megalanthum*)作为长白山区唯一生长于泥炭沼泽湿地的百合属物种,野生种群数量正逐年下降,历史上调查曾经有生长记录的地点90%现已无野生种群(崔凯峰等, 2018)。由于种群数量稀少,分布范围较窄,对其种群生态学方面的研究很少。根据文献查阅,现有对大花百合的研究仅仅涉及资源调查(周繇, 2006)、引种驯化(于长宝等, 2019)和核型遗传多样性(荣立苹等, 2009)等方面,对其野外种群的分布状况以及性系统特征没有进行过详细研究。我们在前期的野外考察过程中,发现大花百合种群中存在柱头退化的个体。基于以上原因,本研究调查了吉林省金川泥炭沼泽湿地中大花百合的表型性别(个体和种群水平)及野外种群分布情况,并通过比较雄花植株和两性花植株的表型差异,验证其性表达是否依赖于个体大小;通过比较两种花型花粉可育性和来源不同的花粉授粉处理结实后的种子活力,探讨大花百合性系统的进化意义。结果可为深入了解百合属的性系统进化及大花百合种群的繁衍复壮与保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

研究地点位于吉林省通化市境内龙湾国家级自然保护区内有大量百合自然种群分布的湿地——金川泥炭沼泽,其地理坐标为42°20′56″ N, 126°22′51″ E, 海拔613–619 m, 总面积约9,860 ha, 该泥炭沼泽湿地草本层优势种为瘤囊薹草(*Carex schmidtii*)和细花薹草(*C. tenuiflora*)。研究地受温带大陆性季风气候影响,年均温4.1℃, 年均降水量704.2 mm, 且多集中于7、8月份, 无霜期134 d左右, 年均蒸发量1,276.1 mm, 年均相对湿度70%, 以大气降水为主要水源补给方式(施瑶, 2019)。

1.2 研究材料

大花百合是百合科多年生草本植物(图1), 生于湿地及湿草甸里。株高30–80 cm, 叶条形散生, 个体植株开花数量为: 绝大多数开单花, 极少数开双花, 罕见开三花及以上。开花植株在一个生长季仅单次开花, 花橙红色具紫色斑点, 雄蕊6枚, 花柱比子房短或近等长, 鳞茎球形, 花期6–7月, 果期8–9月。分布于吉林省东南部的通化、敦化等地(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1980)。

1.3 研究方法

1.3.1 大花百合种群中植株性别表达和分布格局

于2012年7月17日和2020年7月14–15日(盛花期)在研究地根据大花百合的实际分布情况分别选择3个种群进行样地设置, 相邻样地之间距离30–100 m不等。其中, 2012年的3块样地规格分别为82.5 m × 35 m、82.5 m × 56.3 m、86.1 m × 45 m; 2020年的3块样地规格均为80 m × 50 m。首先调查大花百合主要分布的生境以及伴生的植物种类, 并对样地中大花百合所有植株的性别类型(雄花植株与两性花植株)进行统计与标记, 2020年的调查中增加记录植株坐标。在进行植株花性别类型记录时, 由于大花百合绝大多数为单花植株, 调查中罕见开双花和三花及以上的植株, 我们仅统计单花植株。其中, 兼具雄蕊和雌蕊(具正常柱头和子房)的花和无花有果的记作两性花植株; 只具有雄蕊或柱头退化的记作雄花植株; 花内花蕊残缺不全无法辨别的、未开放的花苞不作记录。为了量化种群水平的表型性别, 用Lloyd (1980)提出的表型性别的计算公式 $G_i = o_i / (o_i + p_i E)$, $E = \sum o_i / \sum p_i$ 量化大花百合种群水平的性别分布。式中, o_i 是植株*i*的雌性投入, 这里我们用提供胚珠的花(两性花)数量来衡量, p_i 是植株*i*的雄性投入, 用提供花粉的花(两性花和雄花)数量来衡量, E 是种群中所有个体对雌性和雄性功能投入的比值。 G_i 的范围为0 (只产生花粉的植株)–1 (只产生胚珠的植株), G_i 值越大表明其表型性别越偏雌性。

1.3.2 两种主要性别表型植株的生长特征及生物量分配

为了明确大花百合具两性花和雄花这两种性别表型植株的形态特征差异, 在盛花期随机选取开花植株(30株两性花植株和30株雄花植株)测量以下形态指标: 株高(植株地表以上高度)、基径(地面茎直径)、叶片数、叶长、叶宽、花瓣长(沿中脉从基

部到顶点的距离)、花瓣宽(与中脉垂直方向的最宽处)、花直径(一侧花瓣尖端通过中心至相对一侧花瓣尖端的距离)、雄蕊长(从花丝底部到花药顶端)、柱头高度(从子房上部到柱头顶部)、子房高度(从花柱基部到子房顶部)。然后完整挖取植株, 编号带回实验室。将植株样品的泥土洗净并去除杂草后, 将其分为根、鳞茎、茎、叶、花5部分, 标记后分别装入信封, 置于105℃烘箱0.5 h后, 再80℃烘干至恒重, 使用万分之一天平称重, 并记录结果。计算如下指标:

地上生物量 = 花干重 + 茎干重 + 叶干重;

地下生物量 = 地下茎干重 + 鳞茎干重 + 须根干重;

总生物量 = 地上生物量 + 地下生物量;

花分配 = 花干重/总生物量; 茎分配 = 茎干重/总生物量; 叶分配 = 叶干重/总生物量; 地下茎分配 = 地下茎干重/总生物量; 鳞茎分配 = 鳞茎干重/总生物量; 须根分配 = 须根干重/总生物量; 地上生物量分配 = 地上生物量/总生物量; 地下生物量分配 = 地下生物量/总生物量。

1.3.3 两种主要性别表型植株雄性功能比较

设置4种授粉处理, 分别为自然授粉、人工自花授粉、人工异花授雄花植株的花粉和人工异花授两性花植株的花粉。其中, 自然授粉不作任何处理, 用以检测自然状态下的结籽情况; 人工授粉处理需在开花前, 对饱满程度基本相似的单花植株的花苞进行套袋、标记, 并对授异株花粉的植株进行去雄处理, 在开花当天分别授以同株花粉、异株花粉(分两类花粉: 雄花植株花粉和两性花植株花粉)后套袋。授粉操作于2020年7月盛花期进行。人工授粉在开花当天8:00–12:00进行, 各处理样本中的单花重复授粉两次, 间隔1 h以保证花粉均匀饱和。野外研究过程中, 采用透气透光的白色网袋对开花前和授粉后的花朵进行套袋处理, 以避免昆虫活动的影响。9月中旬蒴果开裂时进行采收, 并收集种子, 统计比较其果荚长、果荚宽、坐果率(坐果率 = 坐果数/处理单花数)、结籽率(结籽率 = 饱满结籽数/总胚珠数)、种子数量、种子千粒重。以上每种处理均选取大花百合至少20株。

将上述不同授粉处理得到的大花百合种子作表面消毒后用去离子水清洗3遍, 然后将种子平放

在灭菌且带有滤纸的培养皿中, 注入去离子水使滤纸保持湿润状态。将培养皿置于25℃的人工气候箱, 比较不同授粉处理得到的种子萌发特性差异。萌发光照周期设置为12 h光(6:00–18:00)/12 h暗, 光照强度为5,500 lx。每个培养皿放置30粒种子(相同授粉处理的种子混合)作为1个重复, 每种来源种子的处理共设置4个重复。逐日统计培养皿中萌发的种子数, 记录后及时取出已萌发的种子, 观察记录至所有处理连续15天均无种子萌发, 停止观察。统计以下萌发参数:

初始萌发时间 = 从实验开始到第1粒种子萌发所需的时间(d);

萌发率(%) = 萌发种子数/供试种子数 × 100%;

萌发势(%) = 日萌发种子数最大时的萌发种子数/供试种子数 × 100%;

萌发指数 = $\sum(Gt / Dt)$, 式中 Gt 为日萌发数, Dt 为萌发天数。

1.4 数据分析

采用 $g(r)$ 函数对大花百合两性花植株和雄花植株的空间分布格局进行分析(Ripley, 1977; Howroyd et al, 1996), 计算公式如下:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{d(r)} \quad (1)$$

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}} (i \neq j) \quad (2)$$

式中, $K(r)$ 为Ripley's K 函数, r 为尺度, A 为样地面积, n 为个体总数。 u_{ij} 为 i 和 j 两点之间的距离, 当 i 和 j 的距离 $u \leq r$ 时, $I_r(u)$ 为1, 反之则为0; W_{ij} 为权重值, 用于边缘校正。点格局分析通过Monte Carlo随机模拟99%的置信区间并分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线。 $g(r) = 1$ 对应完全随机分布, $g(r) > 1$ 为聚集分布, $g(r) < 1$ 为均匀分布。点格局分析用R 3.6.1版本中的spatstat程序包进行数据处理。

其他实验数据均用SPSS 20.0、Canoco 5统计软件进行分析, 使用Origin 9.2软件绘图。通过主成分分析进行生长特征降维排序及对象分类, 使用独立样本 t 检验、One-way ANOVA分析和Duncan多重比较检验(数据符合正态分布、方差齐性)或非参数检验中的秩和检验和Kruskal-Wallis方法(数据转换后仍不符合正态分布、方差齐性)检验相关变量间

是否存在显著性差异。对大花百合两种性别表型植株花分配与总生物量进行Pearson相关分析,并在相关的基础上对二者进行线性回归分析。显著性检验的显著度设为0.05 ($\alpha = 0.05$), 统计数据用平均值 \pm 标准误表示。

2 结果

2.1 大花百合性别表达和分布格局

金川泥炭沼泽湿地中大花百合主要分布于湿地边缘处,少量分布于湿地中心区域绣线菊(*Spiraea salicifolia*)丛,个别零散分布于芦苇(*Phragmites communis*)群落和蓝靛果忍冬(*Lonicera caerulea*)灌木区。大花百合伴生种有薹草(*Carex* spp.)、黄莲花(*Lysimachia davurica*)、千屈菜(*Lythrum salicaria*)、十字兰(*Habenaria schindleri*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、紫花鸢尾(*Iris ensata*)、败酱(*Patrinia scabiosaefolia*)、绣线菊。金川泥炭沼泽湿地大花百合多数植株开单花,极少数较大的植株开双花,开三花以上极为罕见。野外调查发现大花百合存在不同程度的柱头退化现象,其正常的雌蕊与雄蕊等高,但退化的雌蕊则显著低于雄蕊或完全消失(图2)。在金川泥炭沼泽大花百合的自然种群中,共记录到3种性表达个体类型,即两性花个体、雄性花个体和极少数雄花两性花同株个体。由于调查过程中仅发现1株存在雄花两性花同株现象的个体,以下分析仅对两性花和雄花个体作统计。

2012年3块样地分别统计了664 (561:103, 两性花植株:雄花植株,下同)、335 (277:58)、531 (445:86)株,共计1,530株;2020年3块样地分别统计了242 (147:95)、300 (201:99)、124 (68:56)株,共计666株。结果显示,个体水平上,在2020年大花百合种群中两性花植株数量所占比例为60.86%,雄花植株所占比例为39.14%,种群中两性花与雄花植株比例接近3:2,与2012年两性花植株数量比例(83.66%) ($t = -6.423$, $df = 4$, $P < 0.01$)和雄花植株比例(16.34%) ($t = 6.423$, $df = 4$, $P < 0.01$)有显著差异(表1)。与2012年相比,2020年雄花植株出现频率显著升高,增加了22.80%。此外,大花百合种群的密度下降明显,调查显示2020年种群密度为0.06株/m²,较2012年下降了0.09株/m²;其中两性花植株密度下降了0.09株/m²,雄花植株密度变化不明



图1 大花百合植株形态特征。A: 未开花; B: 开花; C: 全株; D: 果实和种子; E: 鳞茎。

Fig. 1 Morphological characteristics of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. A, No-flowering plant; B, Flowering plant; C, The whole plant; D, Fruits and seeds; E, Bulb.

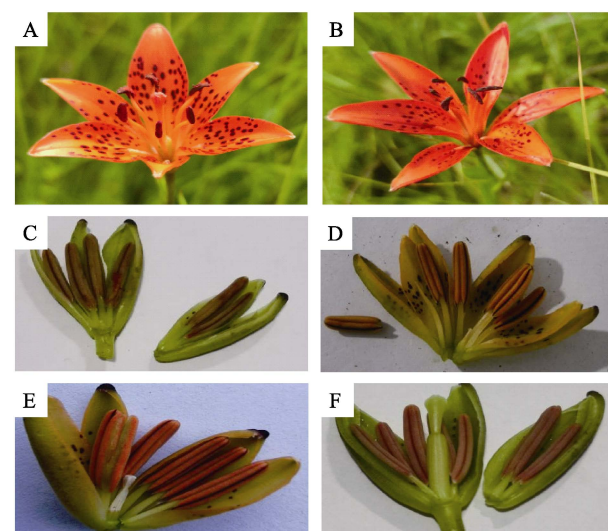


图2 大花百合自然种群中两种不同表型的花形态特征。A: 两性花; B: 雄花; C-E: 退化的雌蕊; F: 正常雌蕊。

Fig. 2 Flower morphological characteristics of two different phenotypes in natural population of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. A, Hermaphroditic flower; B, Male flower; C-E, Rudimentary pistil during flowering; F, Normally well-developed pistil.

显(表1)。种群水平上,2020年较2012年纯雄性比例增加,偏雌性比例下降但 G_i 值上升,年际间均未出现纯雌性的性别表达(图3)。

植株分布格局分析结果显示(图4, 图5),大花百合两性花植株和雄花植株在小于5 m尺度上主要表现为聚集分布,随着尺度增加,聚集程度逐渐降低;在接近5–10 m尺度上,两性花植株主要表现为均匀分布,部分聚集分布和随机分布,雄花植株主要为随机分布,部分聚集分布;10–15 m尺度上,两性花植株和雄花植株主要表现为聚集分布,部分随机分布;15–20 m尺度上,两性花植株主要表现为随机分布和均匀分布,雄花植株主要为随机分布;大

表1 大花百合两种性别表型植株比例和分布密度的年际变化(平均值 ± 标准误)

Table 1 Interannual variation of percentage and distribution density of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum* (Mean ± SE)

年份 Year	植株比例 Percentage of plant (%)			密度 Density (plants/m ²)			
	两性花植株 Hermaphrodite	雄花植株 Male	总计 Total	两性花植株 Hermaphrodite	雄花植株 Male	总计 Total	
2012 (N = 1,530)	83.66 ± 0.53 ^a	16.34 ± 0.53 ^a	100	0.13 ± 0.04 ^a	0.02 ± 0.01 ^a	0.15 ± 0.05 ^a	
2020 (N = 666)	60.86 ± 3.51 ^b	39.14 ± 3.51 ^b	100	0.04 ± 0.01 ^a	0.02 ± 0.00 ^a	0.06 ± 0.01 ^a	

同列不同字母表明差异显著 ($P < 0.05$) Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$)

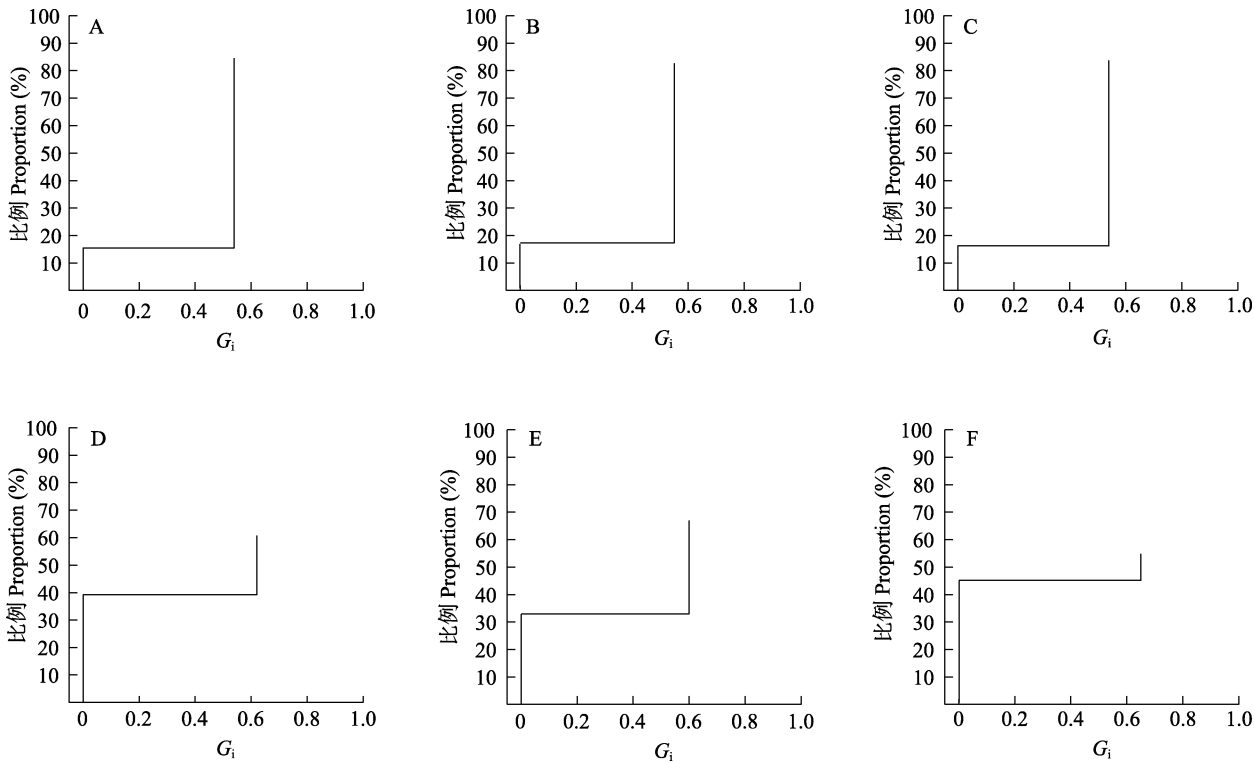


图3 大花百合种群的表型性别分布。A–C: 2012年调查的3个种群; D–F: 2020年调查的3个种群。

Fig. 3 The distribution of phenotypic gender in the populations of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. A–C, The three populations surveyed in 2012; D–F, The three populations surveyed in 2020.

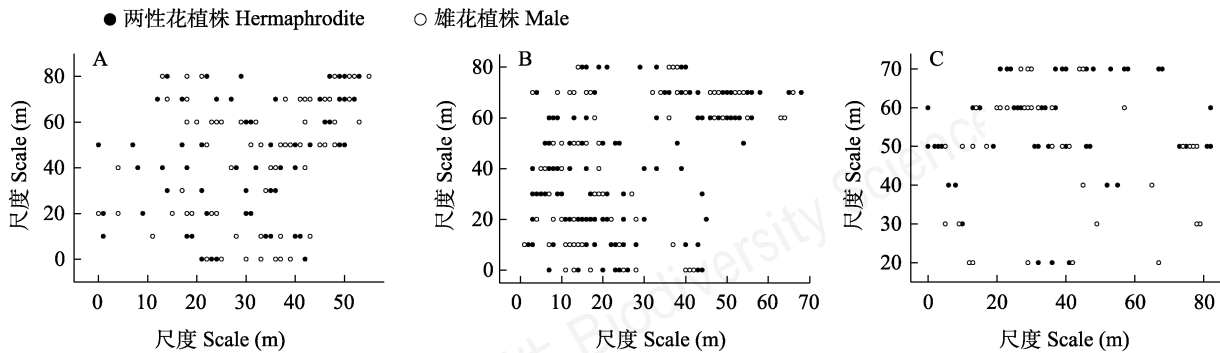


图4 2020年大花百合不同性别表型植株在样地中的空间分布。A: 样地1; B: 样地2; C: 样地3。

Fig. 4 Spatial distribution of individuals of different sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum* in sample plots in 2020. A, Plot 1; B, Plot 2; C, Plot 3.

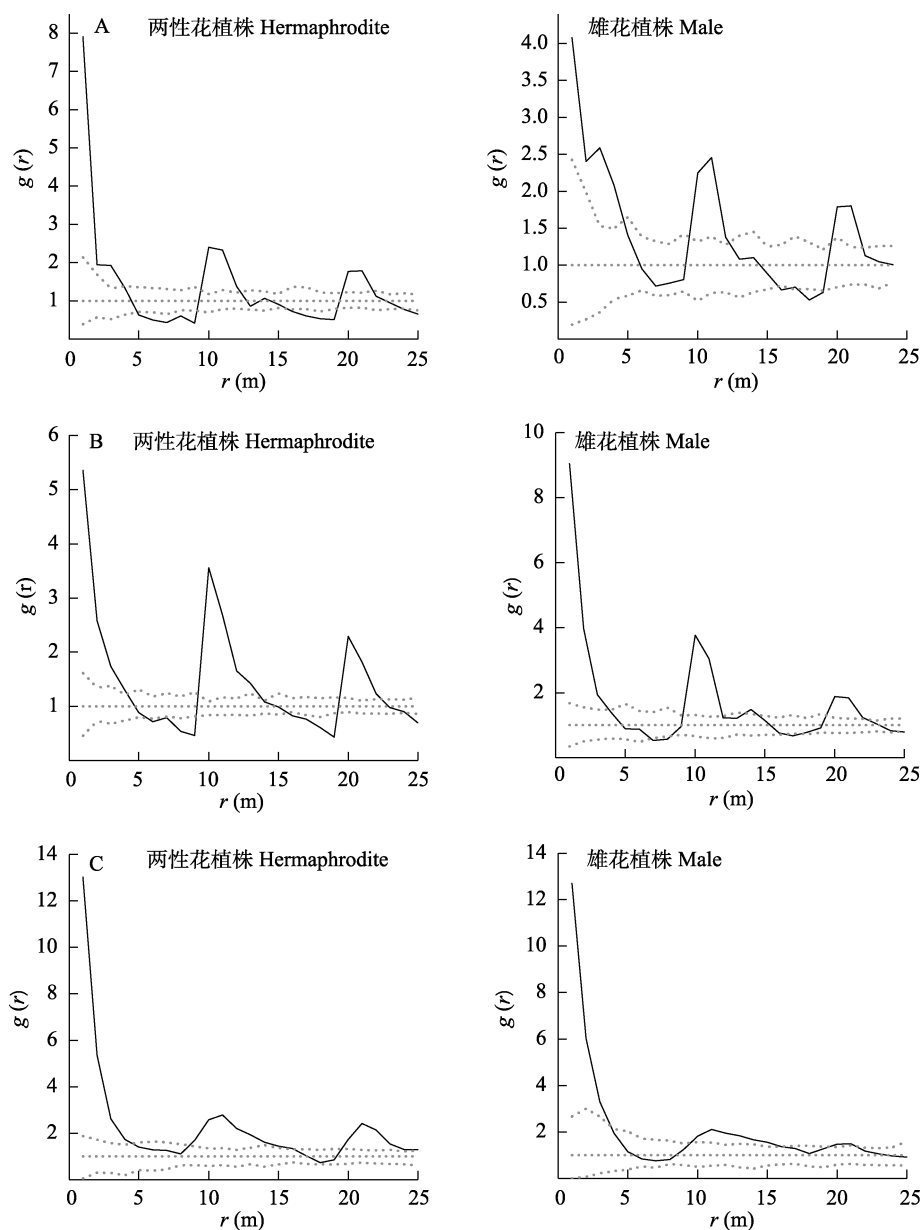


图5 2020年大花百合两种性别表型植株的空间分布格局。A: 样地1; B: 样地2; C: 样地3。

Fig. 5 Spatial distribution pattern of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum* in 2020. A, Plot 1; B, Plot 2; C, Plot 3.

于20 m尺度上, 两性花植株和雄花植株主要表现为聚集分布, 部分随机分布。

2.2 不同性别表型植株的形态及生物量分配差异

大花百合雄花植株与两性花植株形态大小有显著差异(表2)。雄花植株的株高($Z = -3.394$, $df = 58$, $P < 0.01$)、叶片数($t = 7.070$, $df = 58$, $P < 0.001$)、基径($Z = -3.950$, $df = 58$, $P < 0.001$)、花直径($t = 4.300$, $df = 58$, $P < 0.001$)、花瓣长($t = -5.430$, $df = 58$, $P < 0.001$)、花瓣宽($Z = -5.132$, $df = 58$, $P < 0.001$)、雄

蕊长($Z = -3.555$, $df = 58$, $P < 0.001$)等指标均显著小于两性花植株, 而两种性别表型个体在叶长($Z = -0.364$, $df = 58$, $P > 0.05$)、叶宽($Z = -0.367$, $df = 58$, $P > 0.05$)两项指标上差异不显著。

大花百合雄花植株的茎干重($t = 6.021$, $df = 58$, $P < 0.001$)、叶干重($t = 4.949$, $df = 58$, $P < 0.001$)、花干重($t = 5.842$, $df = 58$, $P < 0.001$)、地下茎干重($t = 3.689$, $df = 58$, $P < 0.001$)、地上生物量($t = 6.285$, $df = 58$, $P < 0.001$)、总生物量($t = 4.872$, $df = 58$, $P < 0.001$)。

表2 大花百合两种性别表型植株的形态特征比较(平均值 ± 标准误)

Table 2 Comparison of morphological characteristics between two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum* (Mean ± SE).

指标 Parameters	两性花植株 Hermaphrodite (N = 30)	雄花植株 Male (N = 30)
株高 Plant height (cm)	49.35 ± 1.15 ^a	44.45 ± 0.88 ^b
叶片数 Leaf number	17.17 ± 0.44 ^a	12.77 ± 0.44 ^b
叶长 Leaf length (cm)	6.70 ± 0.17 ^a	6.53 ± 0.12 ^a
叶宽 Leaf width (cm)	0.73 ± 0.03 ^a	0.70 ± 0.02 ^a
基径 Base diameter (cm)	0.23 ± 0.01 ^a	0.19 ± 0.01 ^b
花直径 Flower diameter (cm)	5.64 ± 0.18 ^a	4.65 ± 0.15 ^b
花瓣长 Corolla length (cm)	4.23 ± 0.10 ^a	3.52 ± 0.07 ^b
花瓣宽 Corolla width (cm)	1.51 ± 0.04 ^a	1.18 ± 0.03 ^b
雄蕊长 Stamen length (cm)	2.68 ± 0.04 ^a	2.47 ± 0.05 ^b

同行不同字母表明差异显著 ($P < 0.05$) Different letters in the same row indicate significant differences ($P < 0.05$).

0.001)、茎分配 ($t = 2.785$, $df = 58$, $P < 0.01$)、地上生物量分配 ($t = -2.774$, $df = 58$, $P < 0.01$)均显著低于两性花植株; 而雄花植株的鳞茎分配 ($t = -2.705$, $df = 58$, $P < 0.01$)和地下生物量分配 ($t = 2.774$, $df = 58$, $P < 0.01$)显著高于两性花植株, 反映了雄花植株会把更多资源投入到鳞茎进行无性繁殖; 其他指标如鳞茎干重 ($t = 1.636$, $df = 58$, $P > 0.05$)、须根干重 ($t = 0.265$, $df = 58$, $P > 0.05$)、地下生物量 ($t = 1.976$, $df = 58$, $P > 0.05$)、花分配 ($t = 1.881$, $df = 58$, $P > 0.05$)、叶分配 ($Z = -0.636$, $df = 58$, $P > 0.05$)、地下茎分配 ($t = 0.632$, $df = 58$, $P > 0.05$)和须根分配 ($t = -1.206$, $df = 58$, $P > 0.05$)在两种性别表型个体间无显著差异 (图6, 图7)。大花百合两种性别表型植株花分配与总生物量均呈显著负相关关系 (两性花植株: $r = -0.464$, $P < 0.05$; 雄花植株: $r = -0.463$, $P < 0.05$), 花分配随总生物量增加而减少, 二者线性回归关系显著 (两性花植株: $R^2 = 0.22$, $P < 0.05$; 雄花植株: $R^2 = 0.21$, $P < 0.05$) (图8)。

对大花百合的形态特征、生物量分配指标进行排序及对象分类, 雄花植株与两性花植株明显分开。PC1解释率为83.96%, PC2解释率为13.06%, PC1的差异主要由株高、叶数、地上生物量、总生物量、茎干重、叶干重、花干重、花瓣长、花瓣宽、花直径和基径贡献 (图9)。

两性花植株在个体大小方面的指标比雄花植株更大, 表明两性花植株需要积累更多的资源, 能够更好地担负繁殖成本较高的雌性功能, 可见大

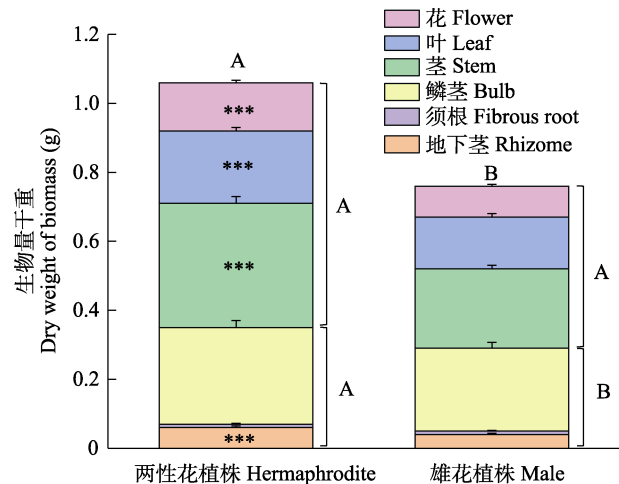


图6 大花百合两种性别表型植株各部分生物量干重。*** $P < 0.001$, 不同大写字母表示两性花植株和雄花植株对应的地上生物量、地下生物量和总生物量差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 6 Dry weight of biomass of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. *** $P < 0.001$. Different capital letters indicate significant differences in aboveground biomass, underground biomass, total biomass between hermaphrodite and male plant ($P < 0.05$).

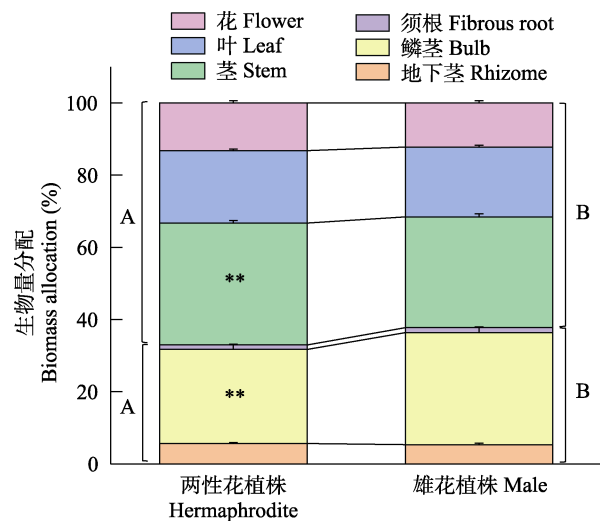


图7 大花百合两种性别表型植株生物量分配。** $P < 0.01$, 不同大写字母表示两性花植株和雄花植株对应的地上生物量分配和地下生物量分配有显著性差异 ($P < 0.05$)。

Fig. 7 Biomass allocation of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. ** $P < 0.01$. Different capital letters indicate significant differences in aboveground biomass allocation, underground biomass allocation between hermaphrodite and male plant ($P < 0.05$).

花百合性表达与植株个体大小有关。

2.3 两种性别表型植株雄性功能差异

大花百合自花授粉的结籽率 ($F_{3,41} = 10.062$, $P < 0.001$)、坐果率 ($KW_3 = 18.084$, $P < 0.001$)均显著低

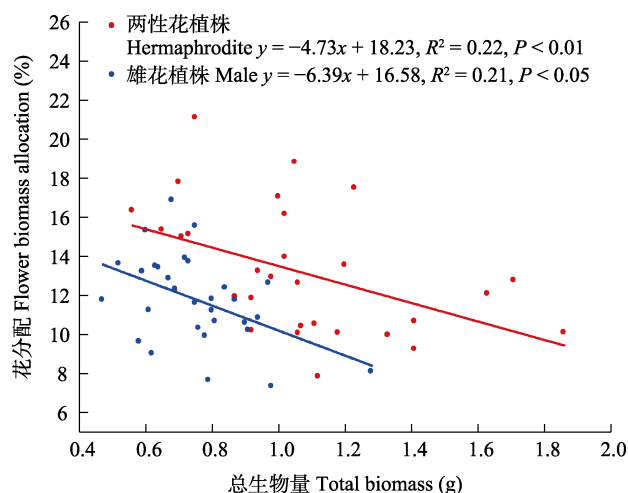


图8 大花百合两种性别表型植株花分配与总生物量的回归关系

Fig. 8 Regression relationships between flower biomass allocation and total biomass of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum*

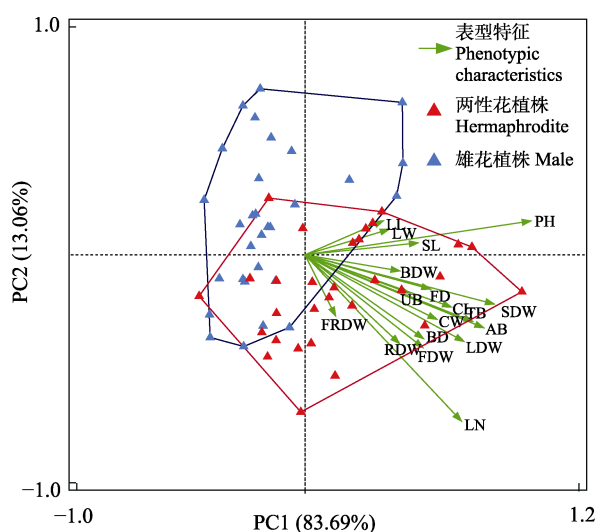


图9 大花百合两种性别表型植株表型特征排序分类。PH: 株高; LN: 叶片数; LL: 叶长; LW: 叶宽; BD: 基径; FD: 花直径; CL: 花瓣长; CW: 花瓣宽; SL: 雄蕊长; SDW: 茎干重; LDW: 叶干重; FDW: 花干重; BDW: 鳞茎干重; RDW: 地下茎干重; FRDW: 须根干重; AB: 地上生物量; UB: 地下生物量; TB: 总生物量。

Fig. 9 Ordination and classification of phenotypic characteristics of two sexual phenotypes of *Lilium concolor* var. *megalanthum*. PH, Plant height; LN, Leaf number; LL, Leaf length; LW, Leaf width; BD, Base diameter; FD, Flower diameter; CL, Corolla length; CW, Corolla width; SL, Stamen length; SDW, Stem dry weight; LDW, Leaf dry weight; FDW, Flower dry weight; BDW, Bulb dry weight; RDW, Rhizome dry weight; FRDW, Fibrous root dry weight; AB, Aboveground biomass; UB, Underground biomass; TB, Total biomass.

于异花授粉和自然状态授粉处理。雄花和两性花作为花粉供体授给两性花后,坐果率、结籽率差异不显著,说明两性花兼具雌性和雄性功能,花粉育性与雄花花粉无差别。另外,各授粉处理的种子数量($F_{3,41} = 0.599$, $P > 0.05$)、种子千粒重($F_{3,41} = 1.314$, $P > 0.05$)、果荚长($F_{3,41} = 2.359$, $P > 0.05$)、果荚宽($F_{3,41} = 1.266$, $P > 0.05$)均无显著差异(表3)。对各授粉处理种子进行萌发实验,结果表明不同授粉处理得到的种子在萌发率($KW_3 = 3.206$, $P > 0.05$)、初始萌发时间($KW_3 = 4.878$, $P > 0.05$)、萌发势($F_{3,12} = 1.069$, $P > 0.05$)和萌发指数($F_{3,12} = 1.761$, $P > 0.05$)方面均无显著差异(表4),即不同授粉处理的种子存活率、萌发速度、萌发整齐度和种子活力均无显著差异。

3 讨论

3.1 大花百合的性系统类型和分布特征

大花百合一直被认为是两性花植物,调查发现雄花在大花百合的自然种群中普遍存在。理论上,两性花和雄花在个体水平上具有3种性别组合类型:只具有两性花的个体、只产生雄花的雄性个体、雄花和两性花同株的个体。野外调查发现,3种性别类型的个体都存在于大花百合的自然种群中,其中两性花个体和雄花个体比较常见,雄花和两性花同株的个体稀少。这一性表达类型与百合科豹子花属(*Nomocharis*)、洼瓣花属的植物情况类似^①,即自然种群中存在雄花植株、两性花植株和少量雄花两性花同株三种性表型个体。这样一来,在大花百合种群中,雄花可单独出现在一个植株个体上,也可以和两性花同时出现在同一植株上成为“雄全同株”,表现出雄全同株和雄全异株共同出现的现象。从不间断的两年调查结果看,我们无法根据传统的性系统类型来定义大花百合的性系统,因为其性表达格局不符合雄花和两性花组合的两种性系统类型即雄全同株或雄全异株。这是由于大花百合绝大多数植株每年只开一朵花,开两朵花的植株稀少,一个生长季内,在种群水平上其表现为雄全异株的性二态系统。然而,我们在室内利用种子萌发而成的大花百合苗,从其生长开花情况来看,证实了首次开花的大花百合植株绝大多数开雄花,极少数鳞茎较

① 龚强帮 (2014) 百合科大小依赖性表达的时空格局及其适应意义. 硕士学位论文, 云南师范大学, 昆明。

表3 不同授粉处理条件下大花百合结实比较(平均值 ± 标准误)

Table 3 Comparison of fruit set of *Lilium concolor* var. *megalanthum* with different pollination treatments (Mean ± SE)

授粉处理 Pollination treatments	种子数量 No. of seeds	种子千粒重 Thousand-seed weight (g)	结籽率 Seed set (%)	坐果率 Fruit set (%)	果荚长 Capsule length (cm)	果荚宽 Capsule width (cm)
自花授粉 Self-pollination (N = 15)	221 ± 33 ^a	1.73 ± 0.43 ^a	8.04 ± 3.22 ^b	53.33 ^b	2.26 ± 0.25 ^a	1.32 ± 0.09 ^a
自然状态授粉 Natural pollination (N = 16)	235 ± 11 ^a	1.94 ± 0.15 ^a	46.45 ± 4.95 ^a	100 ^a	2.27 ± 0.11 ^a	1.37 ± 0.04 ^a
异花授两性花粉 Hermaphrodite-hermapheodite pollination (N = 13)	264 ± 66 ^a	1.39 ± 0.17 ^a	52.03 ± 6.10 ^a	92.31 ^a	2.04 ± 0.16 ^a	1.34 ± 0.07 ^a
异花授雄性花粉 Male-hermapheodite pollination (N = 12)	195 ± 18 ^a	1.66 ± 0.12 ^a	43.06 ± 6.40 ^a	100 ^a	1.86 ± 0.13 ^a	1.25 ± 0.04 ^a

同列不同字母表明差异显著($P < 0.05$) Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$)

表4 不同授粉处理条件下所得大花百合种子的萌发特征(平均值 ± 标准误)

Table 4 Seed germination characteristics of *Lilium concolor* var. *megalanthum* with different pollination treatments (Mean ± SE)

授粉处理 Pollination treatments	萌发率 Germination rate (%)	初始萌发时间 Initial germination time (d)	萌发势 Germination potential (%)	萌发指数 Germination index
自花授粉 Self-pollination (N = 15)	95.84 ± 3.15 ^a	7.75 ± 0.25 ^a	24.17 ± 3.15 ^a	2.79 ± 0.15 ^a
自然状态授粉 Natural pollination (N = 16)	95.83 ± 2.50 ^a	9.00 ± 0.58 ^a	25.83 ± 2.85 ^a	2.34 ± 0.07 ^a
异花授两性花粉 Hermaphrodite-hermapheodite pollination (N = 13)	99.17 ± 0.83 ^a	8.75 ± 0.48 ^a	36.67 ± 7.20 ^a	2.61 ± 0.27 ^a
异花授雄性花粉 Male-hermapheodite pollination (N = 12)	89.17 ± 5.67 ^a	9.00 ± 0.41 ^a	28.34 ± 6.74 ^a	2.21 ± 0.24 ^a

同列不同字母表明差异显著($P < 0.05$) Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$)

大的个体开两性花。结合植株高度和野外调查数据,我们推测大花百合植株开花类型在连续年份间可能发生雄花和两性花的转变,应算雄全同株的性二相系统,这应该和已报道的具有雄全同株性系统的洼瓣花属的*Lloydia serotina* (Manicacci & Després, 2001)相似。植物的不同自然种群中,不同性别表型的个体所占比例通常有所不同,许多植物种群中或种群间出现连续的性表达格局,常常被不同的研究者定义为不同的性系统(Barrett & Case, 2006)。我们根据Lloyd (1980)提出的表型性别的计算公式量化大花百合种群水平的性别分布,大花百合具有雄花的个体充当父本,通过花粉向下一代传递基因,而具有两性花的个体可同时提供花粉和胚珠,主要充当母本,通过胚珠实现基因的传递。

2012年和2020年间金川泥炭沼泽湿地中大花百合种群总体表现为种群密度降低、雄花植株相对比例增加的趋势。大花百合结实能力和种子活力较强,而自然更新受限,我们推测其种群密度降低可

能与其生境变化有一定联系。大花百合植株纤细,种源较少,其分布地常年呈干湿交替状态,淹水时长、淹水深度及年际间土壤养分状态的波动都会影响植株的生长繁殖及性别表达。此外,大花百合的传粉者种类和数量较少,2020年观察发现主要为中华蜜蜂(*Apis cerana cerana*)与蓝灰蝶(*Everes argiades*),雄花植株比例的增加可能利于增加异交,提高授粉效率,或者将有限的资源更多地投入到鳞茎贮备而进行无性繁殖。

本研究显示大花百合雄花植株和两性花植株在小尺度上主要呈聚集分布,在较大尺度趋向随机分布。局域尺度上物种空间分布格局的形成主要受物种生物学特性和生境影响(王茜等, 2020),在小尺度范围上,由于大花百合个体的种子散播方式(主要靠风力传播)以及鳞茎的无性繁殖,形成了聚集分布。随着对环境资源的需求增加,竞争作用强烈,自疏作用加剧,降低了生态位重叠,种群趋于随机或均匀分布。较大尺度上,种子扩散作用受限,物

种从聚集趋向随机分布的可能性增大, 随机分布格局的形成与生境异质性相关联(马芳等, 2018)。这种分布格局在空间上的变化反映了大花百合种群的适应策略及调节机制。

3.2 大花百合个体大小与性表达

对大花百合两种花型植株的形态指标和生物量分配情况综合比较发现, 两性花植株个体要大于雄花植株, 也就是说植株生长达到一定大小才支持开两性花。两种性别表型植株花分配与总生物量线性回归显著, 表现为花分配随着总生物量增加呈线性下降趋势, 并且两性花植株花分配高于雄花植株花分配, 即两性花植株对花部投入高于雄花植株。对两种花型植株的表型特征进行的排序分析和对象分类结果显示, 大花百合雄花植株与两性花植株许多特征明显分开, 表明二者生长构件的形态特征和生物量分配有明显的差异, 其中主轴1 (PC1) 的差异主要由株高、叶片数、地上生物量、总生物量、茎干重、叶干重、花干重、花瓣长、花瓣宽、花直径和基径贡献, 主轴2 (PC2) 的差异主要由叶片数贡献, 两性花植株个体相比雄花植株拥有更大的主干部分, 这有助于占据更好的生态空间, 较多的叶片数也更有利于其进行光合作用积累资源, 而且较大的花部形态支持其兼具雌雄功能。这些结果揭示了大花百合符合个体大小依赖的性表达假说。

大花百合大的个体倾向于开一朵两性花或开两朵花(其中至少有一朵两性花), 小的个体倾向于开雄花或不开花。作为多年生植物, 大花百合不仅要面临当下繁殖和生长之间的资源权衡, 还要应对当下繁殖和未来繁殖之间的权衡。我们推测如果大花百合个体积累的资源满足其投入高成本的雌性功能的需求时, 植株便开两性花; 下一年度如果该个体的资源量不足以继续投入其雌性功能, 那么该个体可能只进行营养生长或只选择表达雄性功能。类似的情况还出现在百合属的开瓣百合 (*Lilium apertum*) 中, 其自然种群中出现雄花植株个体、两性花植株个体及雄花两性花同株个体3种性表型, 连续多年观察发现这些性别表型依据个体大小发生转换, 两性花植株比雄花植株大(Zhang et al, 2014)。但是, 大花百合植株在年际间是否会发生性别表达的变换, 目前还不得而知。学术界广泛接受的用来解释植物性别转换的假说是大小优势假说, 该假说认为植物自身的资源状况的年际间波动

是导致其性别改变的根本原因(Freeman et al, 1980)。大花百合种群中这两类个体在不同年际间性别表型是否相互转变, 这需要对种群进行个体标记, 并对其性别表型进行连续多年跟踪观察才能确定。


大花百合两种花型植株的花分配差异不显著, 但两性花生物量显著大于雄花, 我们推测更大的两性花可以增加对传粉者的吸引力, 同时提高雌雄适合度。而雄花植株保持与两性花植株相近的花分配可能是为了保持其对传粉者的吸引力从而提高花粉传递的效率, 以弥补雌蕊退化造成的雌性功能的欠缺。雄花植株鳞茎干重与两性花植株相比无显著差异, 而鳞茎分配却显著高于两性花植株, 即雄花植株较两性花植株分配更多的资源给鳞茎。然而, 有些植物雌性个体在进化过程中通过生理和生态对策对高繁殖消耗进行补偿, 使得雌性个体的营养生长资源投入与雄性个体无差异(Rovere et al, 2003; Robakowski et al, 2018)。例如, 东北鼠李(*Rhamnus schneideri*)雌性个体较强的光合能力是对自身繁殖消耗的一种补偿机制, 弥补了较高的繁殖投入对营养生长的影响, 是雌性个体在较强的繁殖压力下做出的适应性改变(王俪玢等, 2020)。对新疆郁金香的一个两性花种群调查发现其繁殖成功率与植株鳞茎大小密切相关(Abdusalam et al, 2012)。多年生具鳞茎植物在生长季结束后, 地上部分枯萎, 地下鳞茎经过休眠越冬, 来年再从鳞片出芽更新, 可以实现无性繁殖。具有地下鳞茎的多年生植物(例如百合科), 大小依赖的性表达在其适应进化机制中可能尤为重要。我们推测大花百合雄花植株将更多资源分配给鳞茎进行无性繁殖。因此, 表达雌性功能的个体分配到营养生长的资源比例要低于雄性个体(Cedro & Iszkuło, 2011)。植物一旦具有多种性别表型(雄花和两性花), 就可以灵活地调节年际间种群内植株个体自身的性别类型, 从而改变种群中不同性别表型植株的比例, 也能使得部分小个体植株通过不开花来实现资源积累以便将来开花进行有性繁殖, 从而提高植株个体的繁殖适合度。大花百合作为多年生草本植物, 野外的开花个体常具有3种性表达类型, 我们推测其有可能通过年际间资源积累和性别转换来实现生长和繁殖资源之间的权衡, 这种性表达与资源分配策略的相互调节机制有待进一步研究。

3.3 大花百合性系统的适应意义

对大花百合进行不同授粉处理和对种子进行萌发实验的结果表明: 雄花花粉并未比两性花花粉表现出更高的花粉可育性, 而且由雄花花粉和两性花花粉授粉获得的种子活力也无显著差异, 说明两性花兼具雌性和雄性两种功能, 且雄性功能与雄花相当, 未出现隐性雌雄异株现象。与大花百合类似的情况还出现在洼瓣花属的洼瓣花(*Lloydia serotina*) (Manicacci & Després, 2001)、郁金香属的*Tulipa pumila* (Astuti et al, 2020)和百合属的开瓣百合(Zhang et al, 2014)中, 这些植物的雄花花粉可育性并未高于两性花, 授粉结实情况并无差异。我们推测, 雄花的出现更有可能是资源条件受限时的一种折中策略。在授粉处理中, 大花百合自花授粉的结籽率、坐果率显著低于其他授粉方式, 这表明大花百合可能存在近交衰退, 自交也可能是在异交花粉不足时, 为大花百合提供了一种繁殖保障。如果未来的气候变化破坏了植物开花物候与传粉者活动的同步性, 自交繁殖也可能会成为一种相对重要的繁殖保障策略(McKee & Richards, 1998)。自然种群中相对较低的自交率以及不同授粉方式得到的种子育性差异不显著, 都在一定程度上保证了大花百合的结籽率和种子萌发率, 给植物提供了繁殖保障。

致谢: 感谢东北师范大学宋传涛老师、研究生刘洋在野外调查中给予的帮助, 以及李振新老师和佟志军老师对部分数据分析的建议与帮助。

ORCID

王磊  <https://orcid.org/0000-0003-2587-0304>

参考文献

- Abdusalam A, Tan DY, Tahan O (2012) Effects of vegetative growth, plant size and flowering order on sexual reproduction allocation of *Tulipa sinkiangensis*. *Biodiversity Science*, 20, 391–399. (in Chinese with English abstract) [艾沙江·阿不都沙拉木, 谭敦炎, 吾买尔夏提·塔汗 (2012) 新疆郁金香营养生长、个体大小和开花次序对繁殖分配的影响. *生物多样性*, 20, 391–399.]
- Ainsworth C (2000) Boys and girls come out to play: The molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*, 86, 211–221.
- Ashman TL (2006) The evolution of separate sexes: A focus on the ecological context. In: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds Harder LD, Barrett SCH), pp. 204–222. Oxford University Press, New York.
- Astuti G, Pratesi S, Carta A, Peruzzi L (2020) Male flowers in *Tulipa pumila* Moench (Liliaceae) potentially originate from gender diphasy. *Plant Species Biology*, 35, 130–137.
- Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3, 274–284.
- Barrett SCH (2010) Darwin's legacy: The forms, function and sexual diversity of flowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 351–368.
- Barrett SCH, Case AL (2006) The ecology and evolution of gender strategies in plants: The example of Australian *Wurmbea* (Colchicaceae). *Australian Journal of Botany*, 54, 417–433.
- Bierzychudek P (1984) Determinants of gender in Jack-in-the-pulpit: The influence of plant size and reproductive history. *Oecologia*, 65, 14–18.
- Cao GX, Kudo G (2008) Size-dependent sex allocation in a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* (Liliaceae). *Plant Ecology*, 194, 99–107.
- Cedro A, Iszkulo G (2011) Do females differ from males of European yew (*Taxus baccata* L.) in dendrochronological analysis? *Tree-Ring Research*, 67, 3–11.
- Charnov EL (1982) The theory of sex allocation. *Monographs in Population Biology*, 18, 1–355.
- Cui KF, Huang LY, Chen ZS (2018) Lily in Changbai Mountain. Science Press, Beijing. (in Chinese) [崔凯峰, 黄利亚, 陈兆双 (2018) 长白山区百合. 科学出版社, 北京.]
- Dai C, Galloway LF (2012) Male flowers are better fathers than hermaphroditic flowers in andromonoecious *Passiflora incarnata*. *New Phytologist*, 193, 787–796.
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita (1980) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 14. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1980) 中国植物志, 14卷. 科学出版社, 北京.]
- Devaux C, Lepers C, Porcher E (2014) Constraints imposed by pollinator behaviour on the ecology and evolution of plant mating systems. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1413–1430.
- 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.
- Freeman DC, Harper KT, Charnov EL (1980) Sex change in plants: Old and new observations and new hypotheses. *Oecologia*, 47, 222–232.
- Gong QB, Li ZM, Peng DL, Niu Y, Sun H, Zhang ZQ (2015) Male flowers and relationship between plant size and sex expression in herbaria of *Nomocharis* species (Liliaceae). *Plant Diversity*, 37, 11–20. (in Chinese with English abstract) [龚强帮, 李志敏, 彭德力, 牛洋, 孙航, 张志强 (2015) 利用腊叶标本初探豹子花属植物的性表达及其与

个体大小的关系. 植物分类与资源学报, 37, 11–20.]

- Guo H, Mazer SJ, Du GZ (2010) Geographic variation in primary sex allocation per flower within and among 12 species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Proportional male investment increases with elevation. *American Journal of Botany*, 97, 1334–1341.
- Howroyd JD, Stoyan D, Stoyan H (1996) Fractals, random shapes and point fields: Methods of geometrical statistics. *Biometrics*, 52, 377–378.
- Huang SQ, Guo YH (2000) Advance in study on pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225–237. (in Chinese) [黄双全, 郭友好 (2000) 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, 45, 225–237.]
- Ishida K, Hiura T (1998) Pollen fertility and flowering phenology in an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* (Oleaceae), in Hokkaido, Japan. *International Journal of Plant Sciences*, 159, 941–947.
- Jones B, Gliddon C (1999) Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina*. *Plant Ecology*, 141, 151–161.
- Kawagoe T, Suzuki N (2005) Self-pollen on a stigma interferes with outcrossed seed production in a self-incompatible monoecious plant, *Akebia quinata* (Lardizabalaceae). *Functional Ecology*, 19, 49–54.
- Kittelson PM, Maron JL (2000) Outcrossing rate and inbreeding depression in the perennial yellow bush lupine, *Lupinus arboreus* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 87, 652–660.
- Liston A, Rieseberg LH, Elias TS (1990) Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. *Nature*, 343, 641–642.
- Lloyd DG (1980) Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. *New Zealand Journal of Botany*, 18, 103–108.
- Lloyd DG, Bawa KS (1984) Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 17, 255–338.
- Ma F, Wang SZ, Feng JC, Sang WG (2018) Spatial distribution patterns of snag and standing trees in a warm temperate deciduous broad-leaved forest in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 5717–5725. (in Chinese with English abstract) [马芳, 王顺忠, 冯金朝, 桑卫国 (2018) 北京东灵山暖温带落叶阔叶林枯立木与活立木空间分布格局. *生态学报*, 38, 5717–5725.]
- Maki M (1993) Floral sex ratio variation in hermaphrodites of gynodioecious *Chionographis japonica* var. *kurohimensis* Ajima et Satomi (Liliaceae). *Journal of Plant Research*, 106, 181–186.
- Mancuso E, Peruzzi L (2010) Male individuals in cultivated *Fritillaria persica* L. (Liliaceae): Real androdioecy or gender disphasy? *Turkish Journal of Botany*, 34, 435–440.
- Manicacci D, Després L (2001) Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina*. *Canadian Journal of Botany*, 79, 1107–1114.
- Mayer SS, Charlesworth D (1991) Cryptic dioecy in flowering plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 320–325.
- McKee J, Richards AJ (1998) The effect of temperature on reproduction in five *Primula* species. *Annals of Botany*, 82, 359–374.
- Muenchow G (1998) Subandrodioecy and male fitness in *Sagittaria lancifolia* subsp. *lancifolia* (Alismataceae). *American Journal of Botany*, 85, 513–520.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285.
- Ni RQ, Tang JY, Cheng YX, Zhang CY, Chen BB, He HJ, Xia FC (2013) Spatial distribution patterns and associations of main tree species in spruce-fir forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 35(6), 28–35. (in Chinese with English abstract) [倪瑞强, 唐景毅, 程艳霞, 张春雨, 陈贝贝, 何怀江, 夏富才 (2013) 长白山云冷杉林主要树种空间分布及其关联性. *北京林业大学学报*, 35(6), 28–35.]
- Niu Y, Gong QB, Peng DL, Sun H, Li ZM (2017) Function of male and hermaphroditic flowers and size-dependent gender diphasy of *Lloydia oxycarpa* (Liliaceae) from Hengduan Mountains. *Plant Diversity*, 39, 187–193.
- Pannell JR (2002a) The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 397–425.
- Pannell JR (2002b) What is functional androdioecy? *Functional Ecology*, 16, 862–865.
- Peruzzi L, Mancuso E, Gargano D (2012) Males are cheaper, or the extreme consequence of size/age-dependent sex allocation: Sexist gender diphasy in *Fritillaria montana* (Liliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168, 323–333.
- Peruzzi L, Tison JM, Peterson A, Peterson J (2008) On the phylogenetic position and taxonomic value of *Gagea trinervia* (Viv.) Greuter and *Gagea* sect. *Anthericoides* A. Terracc. (Liliaceae). *Taxon*, 57, 1201–1214.
- Philbrick CT, Rieseberg LH (1994) Pollen production in the androdioecious *Datisca glomerata* (Datisceae): Implications for breeding system equilibrium. *Plant Species Biology*, 9, 43–46.
- Policansky D (1981) Sex choice and the size advantage model in jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 78, 1306–1308.
- Renner SS (2014) The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*, 101, 1588–1596.
- Ripley BD (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 39, 172–192.
- Robakowski P, Pers-Kamczyc E, Ratajczak E, Thomas PA, Ye ZP, Rabska M, Iszkuło G (2018) Photochemistry and antioxidative capacity of female and male *Taxus baccata* L. acclimated to different nutritional environments. *Frontiers in Plant Science*, 9, 742.
- Rong LP, Lei JJ, Wang ZG (2009) Genetic diversity of wild

- lilies native to northeastern China by RAPD markers. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 25, 843–846. (in Chinese with English abstract) [荣立苹, 雷家军, 王志刚 (2009) 东北地区野生百合遗传多样性的RAPD分析. *江苏农业学报*, 25, 843–846.]
- Rovere AE, Aizen M, Kitzberger T (2003) Growth and climatic response of male and female trees of *Austrocedrus chilensis*, a dioecious conifer from the temperate forests of southern South America. *Écoscience*, 10, 195–203.
- Sabatti M, Gaudet M, Müller NA, Kersten B, Gaudiano C, Mugnozza GS, Fladung M, Beritognolo I (2020) Long-term study of a subdioecious *Populus × canescens* family reveals sex lability of females and reproduction behaviour of cosexual plants. *Plant Reproduction*, 33, 1–17.
- Schlessman MA (1987) Gender modification in North American ginsengs. *BioScience*, 37, 469–475.
- Schlessman MA (1991) Size, gender, and sex change in dwarf ginseng, *Panax trifolium* (Araliaceae). *Oecologia*, 87, 588–595.
- Sheridan PM, Karowe DN (2000) Inbreeding, outbreeding, and heterosis in the yellow pitcher plant, *Sarracenia flava* (Sarracenaceae), in Virginia. *American Journal of Botany*, 87, 1628–1633.
- Shi Y (2019) Effects of Nitrogen Input on Carbon and Nitrogen Transformations in Peatlands. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [施瑶 (2019) 氮输入对泥炭沼泽碳氮转化的影响研究. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Vallejo-Marín M, Rausher MD (2007) Selection through female fitness helps to explain the maintenance of male flowers. *The American Naturalist*, 169, 563–568.
- Vassiliadis C, Lepart J, Saumitou-Laprade P, Vernet P (2000) Self-incompatibility and male fertilization success in *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 161, 393–402.
- Wang J, Zhai YX, Zhang AQ (2018) Temporal variation of plant sexes in a wild population of *Tulipa sinkiangensis* over seven years. *Biodiversity Science*, 26, 519–526. (in Chinese with English abstract) [王娟, 翟雅芯, 张爱勤 (2018) 新疆郁金香一居群个体性别7年的动态变化. *生物多样性*, 26, 519–526.]
- Wang LB, Huang YH, Fan CY, Zhang XN, Wang J (2020) Study on gender differentiation of reproduction cost in *Rhamnus schneideri* var. *manshurica*. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 40(12), 69–74. (in Chinese with English abstract) [王俐玢, 黄云浩, 范春雨, 张新娜, 王娟 (2020) 东北鼠李生殖耗费的性别分异研究. *中南林业科技大学学报*, 40(12), 69–74.]
- Wang Q, Ao YY, Li WQ, Qin F, Yang SQ, Ding B, Deng HP (2020) Sex ratio and spatial pattern of *Eurya loquaiana* population in Jinyun Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 6057–6066. (in Chinese with English abstract) [王茜, 敖艳艳, 李文巧, 秦菲, 杨思琴, 丁博, 邓洪平 (2020) 缙云山细枝桧种群性比及空间分布. *生态学报*, 40, 6057–6066.]
- 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.
- Weller SG (2009) The different forms of flowers—What have we learned since Darwin? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160, 249–261.
- Yakimowski SB, Barrett SCH (2014) Variation and evolution of sex ratios at the northern range limit of a sexually polymorphic plant. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1454–1466.
- Yu CB, Cui KF, Xu JD, Huang LY, Ma HY, Feng XC, Jin ZJ (2019) Growth habits and artificial domestication cultivation techniques of *Lilium megalanthum* in Changbai Mountain area. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 20, 451–454. (in Chinese with English abstract) [于长宝, 崔凯峰, 徐金丹, 黄利亚, 马宏宇, 冯秀春, 金哲军 (2019) 长白山区大花百合生长习性与人工驯化栽培技术. *北华大学学报(自然科学版)*, 20, 451–454.]
- Yuan C, Tan L, Xu L, Tong X, You ZQ, Chen Y (2021) Linking the pollen supply patterns of *Ficus tikoua* to its potential suitable areas and key environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 2384–2397. (in Chinese with English abstract) [袁川, 谭露, 徐亮, 童鑫, 游章强, 陈艳 (2021) 地果花粉供应格局成因和适生区分析. *生态学报*, 41, 2384–2397.]
- Zhang DY, Jiang XH (2002) Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 74–83.
- Zhang T, Tan DY (2008) Adaptive significances of sexual system in andromonoecious *Capparis spinosa* (Capparaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 861–873. (in Chinese with English abstract) [张涛, 谭敦炎 (2008) 刺山柑雄全同株性系统的适应意义. *植物分类学报*, 46, 861–873.]
- Zhang ZC, Tan DY (2012) Floral sex allocation and flowering pattern in the andromonoecious *Soranthus meyeri* (Apiaceae). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 63–71. (in Chinese with English abstract) [张振春, 谭敦炎 (2012) 雄全同株植物簇花芹花期性别分配与开花式样. *植物生态学报*, 36, 63–71.]
- Zhang ZQ, Zhu XF, Sun H, Yang YP, Barrett SCH (2014) Size-dependent gender modification in *Lilium apertum* (Liliaceae): Does this species exhibit gender diphasy? *Annals of Botany*, 114, 441–453.
- Zhou Y (2006) Quantitative study of conservation priority of the rare and threatened ornamental plants in Changbai Mountains. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 24, 357–364. (in Chinese with English abstract) [周繇 (2006) 长白山区珍稀濒危观赏植物优先保护定量研究. *武汉植物学研究*, 24, 357–364.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)