

种子大小变异的进化生态学研究现状与展望

张世挺¹, 杜国桢^{1*}, 陈家宽²

(1. 干旱农业生态国家重点实验室, 甘肃兰州 730000; 2. 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

摘要:种子大小是植物生活史的核心特征之一。从 4 个方面综述种子大小变异进化生态学研究: ①理论及研究方法; ②环境、系统发育和母系影响; ③进化机制; ④生态学和进化意义。分析目前研究中存在的问题, 并提出今后的研究方向。

关键词:种子大小变异; 环境因素; 系统发育; 进化意义; 生态学意义

The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation

ZHANG Shi-Ting¹, DU Guo-Zhen^{1*}, CHEN Jia-Kuan² (1. State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou, Gansu 730000, China; 2. Fudan University Bio-diversity Science Institute, Shanghai 200433, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 353~364.

Abstract: Seed size is one of the central features of a plant species' life history. We comment on the following four aspects of research on the evolutionary ecology:

(1) theory Seed size within species is usually regarded as relatively constant. A theoretical reason for expecting this is that one level of investment will have the highest fitness to investment ratio if the returns in offspring fitness on resources invested are diminishing (concave-downward). Many recent articles have emphasized that seed size does vary within species. There are two theoretical reasons: the first is that seed size variability is a consequence of variable genetic quality among offspring, because offspring genetic variation will affect the optimal pattern of maternal allocation; the second is that positive correlations between size and number may occur among individuals due to individual variation in resources, which implies some sort of density-dependent interactions among offspring. Within a plant community seed mass often varies over 3 to 5 orders of magnitude. However, this variation is not accounted for by reference to the preceding theories. In game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models, when seed size forms part of a co-existence mechanism there may be no single seed mass ESS and instead, there may be an evolutionarily stable coalition of several species each with a different seed mass.

(2) Environmental, phylogenetic and maternal factors Seed size variation may be determined not only by the genotype and environment of the offspring (seed) but also by maternal effects within species. The former include the chromosome from each parent and position on the maternal plant, and the latter includes cytoplasmic genetic, endosperm nuclear, and the environment or genotype of the maternal parent.

基金项目:教育部骨干教师资助计划资助项目; 甘肃省“九五”重点攻关资助项目(GK-971-2-35A)

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

收稿日期:2001-12-29; **修订日期:**2002-06-03

作者简介:张世挺(1970~), 男, 河南新县人, 在读博士。主要从事种子生态学研究。shitingzh@sina.com.cn

Foundation item: Project of education department for Supporting the young mainstay of teacher and Gansu Province “95” Key Project(GK-971-2-35A)

Received date: 2001-12-29; **Accepted date:** 2002-06-03

Biography: ZHANG Shi-Ting, Doctor Candidate. Major in seed ecology. shitingzh@sina.com.cn

The maternal parent's environment involves factors such as water, temperature, nutrients and so on. The effect of genotype of the maternal parent on seed mass represent the tissues surrounding the developing embryo and the wall of the ovary, which eventually form the seed coat, fruit and accessory seed structures. Seed size variation is associated with environment, other plant traits and phylogeny among species. Environments involve light, water, and altitude. Other plant traits include longevity, growth form and dispersal. Phylogeny represents the evolutionary history of the species.

(3) ecological significance Studies have shown an effect of seed size within species on germination characteristics, on seedling size, on relative growth rate, and on adult plant size and competitive ability. Seed size variation among species is associated with seedling size, emergence depth from soil or litter, shoot root ratio, relative growth rate, and avoiding predation.

(4) evolutionary significance It has been suggested that within-plant variance in seed size represents an adaptation, with the variance evolving in response to variable environments. Hence, variably-sized seeds will result in a more homogeneous seed shadow. Because of genotype interactions with environment, neither approach can determine whether seed size variation is due to genetic differentiation rather than to phenotypic plasticity. So it is problematic whether seed size variation within species is adaptive. As to seed size variation among species, one view attributes this to stabilizing selection, another to developmental canalization. It is not possible to distinguish between these two hypotheses at present.

Mechanisms of seed size variation is still poorly understood whether within species or among species. Future research will probably spend more effort determining the effect of seed genotype, maternal genotype and environment on seed size variation within species and quantifying the extent to which seed size variation is correlated with phylogeny (taxonomic affiliation). Dispersal and establishment biology will obviously be important under global change. Accordingly, relations between seed size and other plant traits have now become a significant applied issue, as well as a topic of evolutionary ecology.

Key words: seed size variation; environmental factors; phylogeny; evolutionary significance; ecological significance

文章编号:1000-0933(2003)02-0353-12 中图分类号:Q141,Q149,Q346,Q948.1 文献标识码:A

有花植物繁殖方式有两种,利用种子行有性繁殖和利用无性器官行无性繁殖。与后者相比,前者能使植物在逆境中繁殖成功。种子是具有强大生命力的。另外,种子通过散布、萌发和幼苗定居,可使植物进行远距离扩散。在自然选择压力下,对于物种的长期延续,种子尤为重要。因为每一粒种子在遗传物质的组成上都是唯一的,即遗传多样性。当然,无性繁殖也有其优势,在无干扰和激烈竞争的环境中,无性繁殖的幼苗比实生苗易于存活^[1]。在植物繁殖对策中,有性繁殖无疑是研究的重点。涉及该方面的问题很多,诸如传粉、繁殖分配、种子扩散以及种子大小变异等。本文综述的内容只是其中的一个方面,即种子大小变异。

在植物生活史中,种子大小是一个重要的选择焦点^[2]。种子的散布、萌发、幼苗定居以及种群的分布格局皆与种子大小有关。在植物的性状中,种子大小处于中心地位,是植物生活史中的一个核心特征^[3]。无论是从进化生物学还是生态学角度出发,开展此项研究皆具有重大意义。国内有关种子大小变异的研究甚少,尤其在群落水平上,把进化生物学和生态学两方面结合的研究尚未见有先例。因此,对这一领域的研究现状和发展趋势进行综述,将有利于促进和推动我国相关领域的研究。

1 种子大小变异概念

种子大小变异(seed-size variation),即种子质量变化,应从4个层面上去理解:一是特定植被类型中物种间的变化,二是同一物种不同种群间的变化,三是同一种群不同个体间的变化,四是同一个个体的不同种子之间的变化。Mojonnier^[4]依据遗传基础不同,认为种子大小不是作为单一性状,而是2个:一是萌发的种子大小,称起始种子大小;二是成株个体产生的平均种子大小,称母体种子大小。每一种子大小性状有

着不同的遗传基础,故存在两类种子大小的遗传变异:前者来自胚中表达基因的变异,影响从母体获得资源的能力;后者来自母体表达的基因变异,影响输入到每一粒种子的平均资源供应量。可见,由于研究对象和目的不同,种子大小变异的含义也不同。

2 有关种子大小变异理论研究

种子大小存在变异是一不争的事实^[3, 5, 6]。植物在进行有性繁殖时,由于受资源量的限制,在种子大小和数目间必然产生对抗。对此,Smith and Fretwell^[7]率先提出了一个数学模型给予解释(见图 1)。假定在一最小资源投资量下,种子大小的适合度为零且仅受资源投资量决定。母体的适合度为 $w = n \cdot f(s)$, 其中 n 是种子的数目, $f(s)$ 是种子大小的函数,表示种子大小平均适合度。种子大小的适合度随着资源投资量的增加而增加,但这种增加有减少的趋势,那么某一水平的投资会出现最大的适合度与投资比率,此时的种子大小是最适的,也是最稳定的。

鉴于每粒种子的遗传物质不同, Teme^[8]提出遗传物质的不同影响母体资源的分配格局,从而最终影响种子大小(见图 2)。为了研究方便,他把受精胚珠(Q)简单分为 2 类:其中 Q_1 的“品质”优于 Q_2 的“品质”,即在任一水平投资下, Q_1 比 Q_2 产生较高的适合度。同时假定适合度包括:① 当母体供应的资源(种子大小)耗竭时,影响幼苗生长至到繁殖;② 母体供应的资源影响幼苗的生长和定居。在第 1 种情况下,在 Smith 和 Fretwell 的模型中, Q_1 比 Q_2 有较高的渐近值。因为 Q_1 的适合度与投资比率比 Q_2 的适合度与投资比率高 ($\max W(Q_1)/s > \max W(Q_2)/s$), 所以母体为了使总的投资达到最高的回报(适合度),会继续投资 Q_1 产生较高的回报直到 Q_1 的适合度与投资比率 ($W(Q_1)/s$) 等于 Q_2 所获得的最大适合度与投资比率 ($\max W(Q_2)/s$)。尽管 Q_1 和 Q_2 具有同一大小时都可达到最大适合

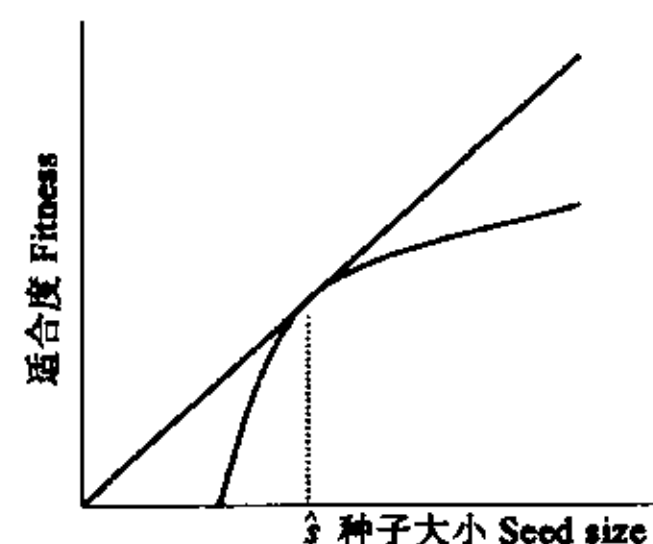


图 1 Smith 和 Fretwell 模型

在母体最小资源投资量下,种子大小的适合度为零^[7]

Fig. 1 The Smith and Fretwell model

Offspring fitness as a function of the amount of parental investment (seed size) is assumed to be zero below a minimum investment threshold^[7]

度与投资比率,但这种情况不会出现,而是 Q_1 的最适种子大小大于 Q_2 的最适种子大小 $\hat{s}(Q_1) > \hat{s}(Q_2)$ (见图 2A)。在第 2 种情况下,在 Smith 和 Fretwell 模型中, Q_1 和 Q_2 的渐近值不会发生变化,但适合度函数的形式发生了变化,即 Q_1 比 Q_2 以较快的速率达到渐近值。与第 1 种情况的分析一样,但这时的结果是 $\hat{s}(Q_1) < \hat{s}(Q_2)$ (见图 2B)。结果表明:在植物生长的不同阶段,不同的遗传“品质”对母体最适资源的分配格局存在两个互为相反的影响。由于种子的遗传物质可能对植物不同阶段的适合度均产生影响,所以无法预测遗传差异是怎样影响母体最适资源分配格局,但这个思想无疑是正确的。

根据 Schaal^[9]和 Winn^[10]等人实验表明自然种群中的一些物种个体内的种子大小和数目表现为不相关或正相关,与 Smith 和 Fretwell 的权衡模型相违背。由于植物构件式的重复生长,个体差异甚大,植物个体的大小可能掩盖了这种在一定资源量条件下的种子大小和数目的权衡(见图 3)。

在图 3a 中资源状况变化超过种子大小的变化,种子大小和数目不相关;在图 3b 中种子大小随着资源的增加而增加,种子大小和数目正相关。而种子大小和数目的正相关需要种子大小与资源量有正的依赖关系,而 Smith 和 Fretwell 模型无法解释这一现象。在 Smith 和 Fretwell 模型中,种子大小恒定的预测是假定母体的适合度是种子数目的齐性函数(线性的),这种假设可能是不合理的。在植株下面,种子数目随着离母株距离的增大而减少,这种限制性的扩散能力表明同胞种子竞争的频繁,可能导致一个随着植物大小而变化,种子大小也发生变化的格局。据此 Venable^[11]引入同胞种子竞争,即适合度与数目有关,母体适合度为 $w = h(s, n)$, 受 $s \times n = r$ 的限制。此模型显示非均一的同胞种子相互作用,导致种子大小随着资源获得量的变化而变化。在同胞种子的相互作用性质上,可预测物种间随着资源量的改变,种子大小或多或少的变化是可能的。具有有效种子扩散介质的植物,例如风媒和动物传播等,种子随着资源获得量的变化就小。

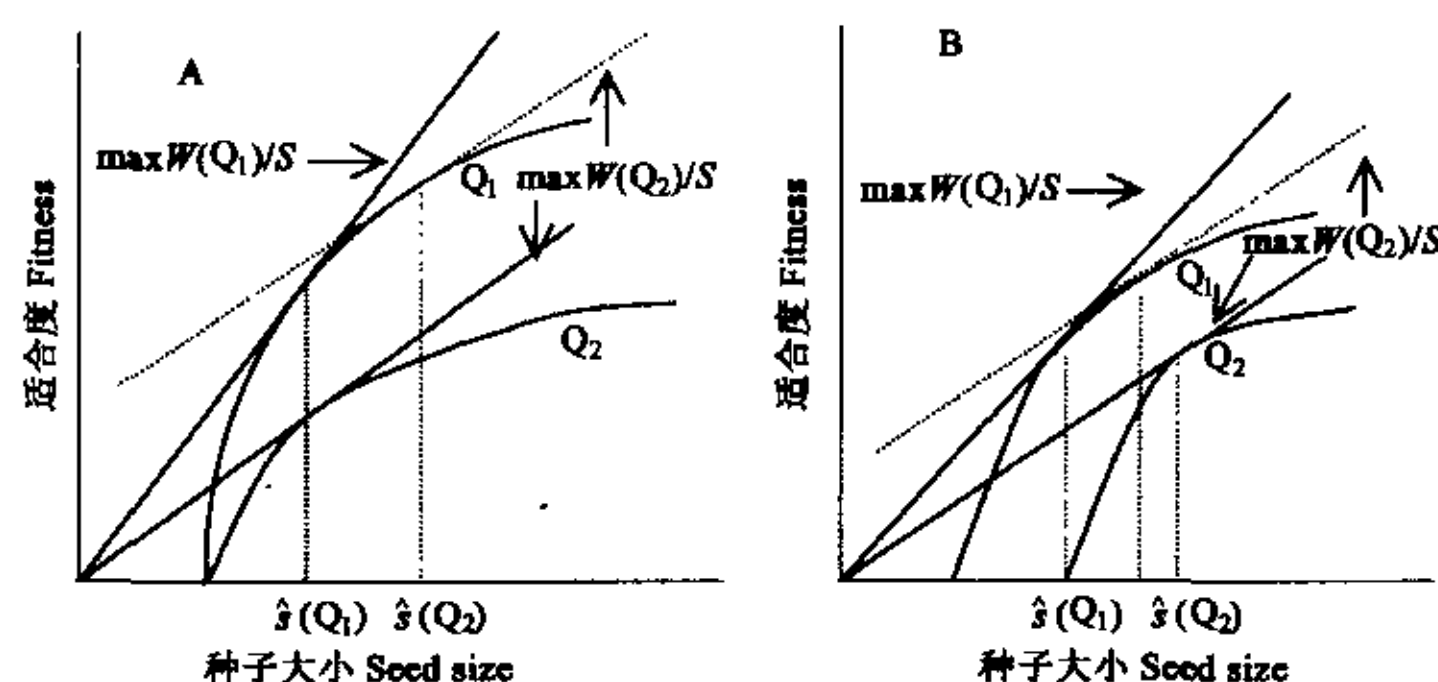


图2 种子遗传“品质”差异($Q_1 > Q_2$)与种子大小和适合度的理论关系模型

其中 $\hat{s}(Q_2)$ 表示 $\max W(Q_2)/S$ 直线与曲线 Q_2 相切的点所示 Q_2 的最适种子大小; $\hat{s}(Q_1)$ 表示 $\max W(Q_2)/S$ 同样斜率的直线与 Q_1 相切的点所示 Q_1 的最适种子大小, 这时 $W(Q_1)/S = \max W(Q_2)/S$; A 影响渐进线, B 影响最小阈值和渐进线的积累率^[8]

Fig. 2 The model of theoretical relation between seed size and fitness when genetic quality differs ($Q_1 > Q_2$) $\hat{s}(Q_2)$, delineated by the point where a line of $\max W(Q_2)/S$ intersects the curve Q_1 tangentially, is optimal seed size of Q_2 ; $\hat{s}(Q_1)$, delineated by the point where a line of slope $\max W(Q_2)/S$ (dashed line) intersects the curve Q_1 tangentially, is optimal seed size of Q_1 , then $W(Q_1)/S = \max W(Q_2)/S$. A Affects the asymptote; B Affects the minimum size threshold and the rate of acceleration to asymptote^[8]

在自然植被同一群落类型中, 种子大小变异达 3~5 个数量级^[12]。依据 Smith 和 Fretwell 模型中的投资资源量与适合度的确定关系, 对每粒种子来说, 可预测一个唯一的进化最适投资量。因此, 依据每个物种适应大体相似生境的假设, 可能想到某一特定栖息地的物种有相似的种子大小, 这显然与观察事实不符。如果用环境的不同和不同物种幼苗定居的机会来解释种间大小差异也是不可行的。Rees^[13] 利用进化稳定对策 (ESS) 方法研究了种子大小的进化。他首先假定种子大小决定每单位繁殖努力产生的数目和竞争能力。同时, 不同种子大小竞争能力是不对称的, 即源于较大种子的个体对源于较小种子的个体有较大的影响, 反之亦然。在 r 个物种的群落中, $N_{i,t+1} = N_{i,t} \{1 + G[sw_i, \dots, \overline{SW}, \dots, \overline{N}]\}$ 。其中, $N_{i,t}$ 指物种 i 在 t 时的密度, $G[SW, \dots, \overline{SW}, \dots, \overline{N}]$ 指不同物种间相互作用的函数, $\overline{SW}$ 指种子大小的对数平均数向量, 即 $\overline{SW} = [SW_1, SW_2, \dots, SW_r]$, $\overline{N}$ 指物种种群大小的向量, 即 $\overline{N} = [N_1, N_2, \dots, N_r]$ 。根据此模型他推断如果种子大小构成物种共存机制的一部分时, 不存在唯一的一个在进化上稳定的种子大小, 而是由许多进化上稳定的不同种子大小的物种集群。这个模型可以简单地解释在某一植物群落中一定范围内变化的种子大小的物种共存。另外, 物种种子大小随着生境中物种组成的改变而发生变异。目前, 对群落中的物种共存机制仍不清楚, 所以决定种子大小的因素, 不仅包括资源的制约因素, 同时还要包括捕食、寄生、竞争和环境因素等。

3 种内种子大小变异研究

在自然种群内, 植物个体间以及个体内种子大小变异是一普遍现象, 且种群内种子大小变异主要来源于各个个体间^[5,6,12]。

3.1 影响种内个体间种子大小变异的因素

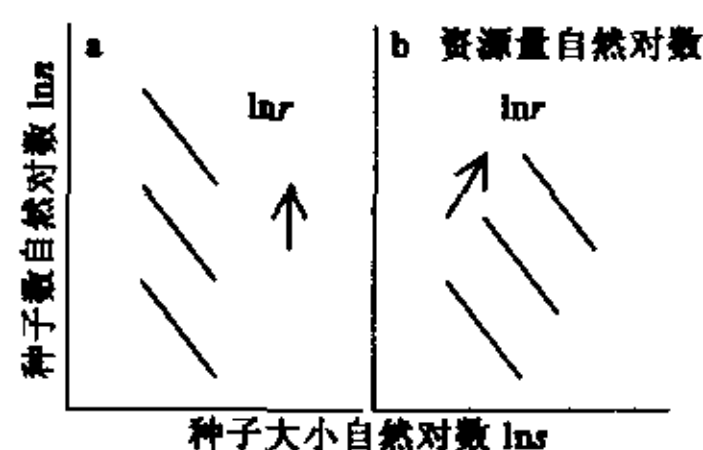


图3 随着资源状况的变化种子大小和数目的关系

a 资源状况的变化超过种子大小的变化; b 种子大小随资源的增加而增加^[11]

Fig. 3 Correlation between seed size and number when resource status varies

a Resource status varies more than seed size; b Seed size increases with resource status^[11]

个体间种子大小变异既受遗传的控制,又受环境的影响。遗传控制来自细胞核遗传(孟德尔遗传)、细胞质遗传和胚乳核遗传(有胚乳种子)3个方面。环境因素指植物个体发育所处的环境条件。细胞质遗传、胚乳核遗传和环境因素又称为母性影响^[14]。

3.1.1 遗传 种子大小变异呈连续状态,为一数量性状(quantitative character)。依据多基因假说,每一个数量性状是由许多基因共同作用的结果,其中每一个基因单独作用较小,与环境影响所造成的表型差异相当。Johannsen^[15]的实验表明:一个纯系内的种子大小变异是不遗传的,而不同纯系间的变异至少一部分是遗传的。Smith^[16]用栽培植物亚麻的大种子和小种子品种互交的遗传研究显示,母体的细胞质直接影响种子大小,而且这种影响可能持续到 F_2 代和 F_3 代。在水稻中也发现类似的结果^[17]。胚乳核遗传对种子大小的影响可通过来自不同双亲的雌雄配子体的不等贡献来鉴别。但Smith^[16]和Millet^[18]实验均没有发现胚乳核遗传的影响,也许由于实验技术上的原因,有待于进一步研究。

3.1.2 环境因素 ①水分,在许多物种中,母体植物的水分获得量减少,导致种子重量减少^[19, 20],可能是由于光合作用率的减少以及成熟时间改变的结果。另外,水分胁迫导致ABA的增加,而ABA含量影响同化物质向发育中的种子方向运动。研究表明,种子大小是与个体中ABA含量呈负相关^[21]。②温度,在一些物种中,在不同温度下生长的个体,其产生的种子大小有差异^[20, 22],这种影响常归于同化物供应量上的不同。温度不仅影响种子的干物质积累率,同时还影响发育期的长短^[23]。③光周期,在种子的发育早期进行光周期处理影响种子大小^[24]。④资源,资源对种子大小影响比较复杂,人们用不同的方法对不同的物种开展了大量研究,结果不一。一些物种种子大小随着营养物供应量的增加而增加^[20, 25, 26],而另一些物种种子大小则保持相对稳定^[27]。类似地,在一些物种中,个体发育的某一阶段部分遮荫影响种子大小^[28],但在另一些物种中,尽管因遮荫而使发育期延长,但并未影响种子大小^[29]。除去植物个体的部分叶片,种子大小有减小、增加或没有影响^[30~34]。叶片的除去可能影响碳水化合物和激素类物质的供应以及营养物质转运的格局,从而影响种子大小。除掉部分花或者发育中的种子,种子大小通常增加^[29, 35, 36]。可能是由于繁殖库去除的原因。⑤花粉,不管传粉强度如何,花粉基因型影响种子大小,自交比杂交产生较小的种子^[37]。通过除去果实和人工授粉,表明花粉量和资源量对种子大小的影响存在相互作用,并非二歧式^[38]。

3.2 影响个体内种子大小变异的因素

植物个体所产生的种子遗传基础有所差别,势必影响种子的大小。但很多研究表明不存在基因型差异的变异^[38, 39]。在植物个体发育过程中,种子随着在个体中所处的位置不同而发生变异,即位置效应(positional effects)^[40, 41]。可见,在个体内种子大小与受精时间或者果实中竞争的胚珠数目的影响有关。

3.3 种内种子大小变异的生态学 and 进化意义

3.3.1 生态学意义 种子大小对植物行为影响的意义一直是一个争论的问题^[3]。这种不确定性的原因来自研究者的不同结果。在植物生长发育的早期阶段受种子大小的影响,主要表现在对萌发率^[6, 42, 43]、幼苗出土深度^[44, 45]、幼苗大小^[5, 9, 42, 46]、幼苗竞争能力^[43, 47]和相对生长速率(RGR)^[8, 42]等几个方面。然而,在植物生长发育的后期阶段种子大小影响尚不明确。研究表明起始种子大小影响可以持续到植物成熟期^[9, 42],或随着时间消失^[48, 49]。如果幼苗的生长主要依赖于贮存在种子中的物质,那么幼苗的各个性状特征与种子大小紧密相关^[14, 50]。当植物生长时,它们的行为更加依赖于其它变量,如光合作用效率和相对生长率,而这些变量时常受环境的影响。因此,种子大小可能依赖于对植物生长产生影响的环境因素^[48]。由于自然环境在大尺度或小尺度上存在时间和空间的变化,所以在控制条件下进行的种子大小对植物生长发育的影响实验,很难得出一致的结论。植物与植物之间以及植物性状之间的表型可塑性都存在差别,可能导致种子大小的影响持续时间长短不同。幼苗的构件生长对环境反应调节有限,以致其生长与种子大小紧密相关。然而,成体的构件生长可强有力地调节它们对环境生理和形态上的反应。不同的植物以及同一植物不同性状对环境反应程度不一,以致种子大小的潜在影响被环境导致的表型可塑性所掩盖^[51]。有较长生长期的植物或植物性状有更大的表现型可塑性,结果这些植物或植物的性状就不依赖于起始种子大小。

3.3.2 进化意义 在20世纪70年代,Harper^[2]等根据以大田作物为对象的研究结果断言种子大小是非常稳定的性状。在这些作物中有两个证据支持这个观点:种子大小变异的遗传以及大小和数目的权衡。在

稳定选择下的种子大小是相对不变的性状,这个观点影响了几十年。20 世纪 80 年代,人们开始对种子大小稳定选择提出疑问,种子大小变异究竟有没有进化意义,成为争论和研究的热点。

Silvertown^[52]认为种子大小的适应不是一个独立的进化问题。相反,与表现型的其它性状分离开来,只涉及一个性状的进化显然是有困难的。尤其是可塑性很强的性状能缓冲基因型对性状的表达,同时由于性状的强烈相关性使人们很难确定哪个性状是选择的目标。在野生种群中种子大小显示明显的表型可塑性和低的遗传率,不存在一个持续稳定的选择过程;平均种子大小的恒定是由于过去的选择所确定的,即牺牲种子数目保护种子大小的一种发育机制;种子大小是作为限制物种分布的一个性状,而不是适应,即进化的结果。上述观点立即引起强烈反响,Haig^[53]率先表示反对,他的如下观点是大多数学者认可的:种子大小受到稳定选择是依据种子大小和数目之间进化上权衡的结果,即前述的 Smith 和 Fretwell 模型。如果在不同环境下,个体有不同的最适种子大小,理论上可预测一个有条件的对策进化,种子大小随着个体所处的环境而改变。因此,在不同环境中种子大小变异与在同一环境中的稳定选择是一致的。同时,种子大小还受种子“品质”^[8]、资源比率^[54]等因素的影响。在野生种群中,缺少显著的遗传变异,是因为与适合度紧密相关的性状在自然选择过程中其遗传率表现低。一个性状既可能是适应又是限制。对某一环境或生活史的适应可能不利于物种占居另一栖息地或者采取不同的生活史对策。

依据 Smith 和 Fretwell 模型,选择有利于中等种子大小是一个最基本的理论,用来处理母体和后代面临的种子大小矛盾。稳定选择对母体种子大小起作用,而同时定向选择有利于一个较大的起始种子大小。在这样的背景下,如果对母体种子大小的自然选择对种子大小进化比对起始种子大小的自然选择有较强的影响,那么对母体种子大小稳定选择就可解释一中等大小的优势;如果对起始种子大小的自然选择有较强的影响,那么在进化上种子大小是增加的。最终,如果二者对种子大小进化皆有影响,那么种子大小进化的过程将非常复杂,依赖胚、配子体和母体植物组织的相关程度和每一类组织影响种子大小的程度^[4]。

在 3.2 中谈到很多研究表明起始种子大小不存在遗传的变异。也就是说一个胚的基因型对种子大小没有影响,意即孟德尔遗传对起始种子大小的影响非常轻微或者完全缺少。缺少遗传的变异表明:在种子大小进化中,对起始种子大小的自然选择几乎没有直接意义。当然,理论上胚乳核遗传对种子大小变异起作用,如果此作用显著,即使是缺少标准的孟德尔遗传,对起始种子大小的自然选择也可导致种子大小进化。虽然在母体种子大小中发现了显著的遗传变异,但母体种子大小对适合度没有影响,与预测的稳定选择格局相抵触^[4]。在植物进化的长河中,可能对以前多代中的稳定选择作用使变异限制在一个较小的范围,在这个较小的范围中,母体种子大小差别对适合度几乎没有什么影响。

可见,在自然种群中,种内种子大小既受遗传和环境的影响,又受它们相互作用的影响,但目前还没有什么方法能量化遗传和生态因素对种子大小变异的影响。

4 种间种子大小变异研究

与种内种子大小变异比较,种间种子大小变异是非常大的。其范围超过 10 个数量级,从兰花的种子 10^{-6} g 到双椰子 27kg^[2]。物种内种子大小变异的研究,对获得种子大小变异的生态学意义是很重要的。然而,在进化时间尺度上,用不同的方法评价种以上分类单位间自然选择的过程和结果也是必要的。同域种种子大小不同的原因,以及在种内种子大小相联系的诸多特征是否与种间格局相关等也是值得人们进一步研究的问题^[55]。

4.1 种间比较方法

在种内,对种子大小自然选择过程的研究,显示了在生态时间上支配自然选择的一般原则。比较的方法给研究者提供了一个选择性的余地,从而确认种大小变异的进化意义^[56]。通过检测各种不同环境,在分类上和表型上不同的大量物种种子大小变异,使人们有可能估计种子大小的自然选择的长期后果和辨别可能的选择动力^[55]。同一栖息地种间种子大小差异可能进化或者不变,其检验的方式有两种:① 同域物种对栖息地选择压力的反应有所不同。一年生植物,在对加剧的光竞争环境的进化反应是产生很多数目有更大扩散机会的小种子。也可以这么说,所有种都可能产生较大的种子,但在不同生活型或不同分类地位的种间对选择反应的幅度不同。② 种间竞争可通过资源分割(光、水和种子扩散介质等),导致种子大小歧

异。种子大小的不同可能与物种占居的生境间的差异有关,结果使物种间在时空上占居某一生境的能力有别,最终使不同物种达到共存。如不同的萌发生态位、萌发时间、生活型、果实开裂时间和扩散模式等^[57]。

但是,在进行种间比较时,人们应该注意以下两个方面的问题:①物种的系统发育为一等级结构。当在一定范围内物种间或更高级分类学水平间进行两个表现型之间的比较,或者一表现型与环境因素(变量)比较时,物种或更高级分类单位不能完全以统计学的规范去处理,即不能认为取样物种或更高分类单位均为独立地从同样的分布中抽取的。它们之间存在依赖性,即远近不同的亲缘关系^[58]。当然,理论上可以克服这种依赖性:一是充分掌握了有关物种系统发育的知识;二是在目前环境中,性状必须是即刻地对自然选择做出反应,以致不存在系统发育的惯性,那么可能得出表现型与环境相关。或者假定能确定二性状相关是直接对一共同环境因素的反应,可以推断二性状相关。但是系统发育惯性不存在的条件和机率有多大,值得怀疑^[56]。其实,在比较生物学研究中,研究者们早已注意到了这个问题。Clutton-Brock^[59]用嵌入式方差分析的方法,找出尽可能多的变异不同的分类学水平的解释,然后使用属而不是种作为统计学中的单位,以便校正这种依赖性。Felesenstein^[58]重新构建性状在系统发育上变化的位置。即把不同进化速率和相关性状的进化转化成一系列新的对等形式,以布朗运动方式(同样的方差积累率)独立地进化。其中,要搞清楚性状相关中的3个问题:表型协方差、加性遗传方差和对不同性状的选择压力是否相关。这显然不是一件容易的事。目前,常用的比较方法为独立性比较法(PIC)。计算从每一个系统发育节下的同胞(同一分类学水平)间性状的标准化差别,然后在这些比较中用回归的方法估计性状的相关性。这个比较的相关性在量上等同于沿着每支发生的进化变异之间的相关性。这些比较是独立的,但不一定有同样的方差,要用非参数检验的符号法检验。②性状(或变量)之间的相关性。如果一个性状(或变量)与很多其它性状(或变量)相关,只考虑一个性状(或变量)的影响所得出结论往往是错误的^[55]。

种子大小是植物生活史中的一个数量性状,在进行种间比较研究时,当然受上述两个原因的制约。近年来,在系统发育的背景下,对有关支持种子大小变异相关性假说的数据重新进行分析,结论为相关性较弱或不显著,表明大量数据中仅包含一些适合于用来进行比较的数据^[60, 61]。

4.2 影响种间种子大小变异的因素

4.2.1 栖息地 可以想到在不同的环境中的种子大小和数目的权衡是不一样的。在任一植物群落中,可能也不会发现一特定的种子大小分布频率。因为同一植物群落的栖息地从来不是同质的,不同物种在控制这种权衡的遗传能力也不一样,所以难免有采用不同的方式或者不同程度的权衡。因此,群落组分种的种子大小对环境的反应并不一定是唯一的,只是存在某一趋势。

Salisbury^[62]率先开展的研究表明:①幼苗能在遮荫下定居生长的物种比那些幼苗需在充足的光照条件下定居生长的物种的种子较重;②群落演替高级阶段中出现的物种比低级阶段中的物种种子较重。Baker^[63]在加利福尼亚植物区系29种群落类型中,发现种子大小与湿润度的相关性以及随着海拔高度的升高种子大小有减小的趋势。Mazer^[55]在印第安那植物区系中,发现了光因子的影响,但没有发现湿润度对种子大小的影响。他认为可能是这一地区春季雨水充沛,很多物种的种子在春季萌发,不会受到严重干旱胁迫。在热带地区的研究中,也发现了类似的种子大小与栖息地的相关性^[64]。栖息地中除了水光因子,还有一个更为重要的,那便是土壤因子。种子大小可能与土壤类型的不同有关,研究种子大小与栖息地的关系时,应考虑土壤类型的制约^[65]。

4.2.2 生活型与生长型 在不同植物区系中的研究结果均表明种子大小与生长型相关^[62, 63, 66]。简单地说,较大(高)的植物有较大的种子。有如下两种解释:①异速生长,就像大象仔比老鼠仔大^[66];②扩散,同样形状和结构的种子在同样的风速和同样的高度下,较小的种子传播更远^[67]。由于扩散的困难,较低植物的选择压力使种子更小。

Baker^[63]和 Silvertown^[68]的研究表明种子大小与生活型(寿命)成正相关,也有一些研究结果没有发现这种相关性^[69, 70]。与多年生植物相比,1年生植物受到更强烈的选择,因后者在生活史中可以繁殖多次。大量的小种子可以在更大空间扩散从而躲避风险使繁殖成功。同时可形成种子库^[71]。

4.2.3 物候期 植物开花季节和花期影响胚和种子发育时间,最终可能影响种子大小。Mazer^[55, 72]研究种

子大小与分类学、生活史和生态学变量之间的关系时,发现物候期不对种子大小产生显著的影响。虽然在单因素方差分析(one-way factor ANVOA)时,物候期显著影响种子大小,但在多因素方差分析(multifactorial ANVOA)时,即考虑其它变量因素对种子大小的影响时,物候期不再显著影响种子大小。可见,在进行种间比较时,要特别注意“4.1”中提到的性状或变量之间的相关性,否则得出错误的结论。

4.2.4 系统发育 Hodgson^[73]研究发现种子大小变异受与分类学上相联系的特征的制约,包括心皮数目、胎座类型、有无胚乳和胚珠类型等。而这些特征是不易改变的,在科间以保守的方式表达,具有较大种子的科和较小种子的科是上述特征的不同组合。同时,科间种子大小有显著的差异,不依赖于栖息地或生活史类型。Mazer^[72]也发现了类似的结果。Harvey^[74]等人认为很多近缘种的种子大小和其它变量(或性状)是非常相似的,而其它的变量(或性状)与种子大小变异的起源相关或不相关。只有在系统发育的背景下分析种间种子大小变异,才能得出正确的结论。Rees^[75]同意这种观点,并认为这种观点类似于实验设计中的区组和处理,假定有两个区组和处理,如果把处理一都放在一个区组,处理二都放在另外一个区组,这样区组和处理的影响就混淆了。基于上述考虑的种间比较方法在“4.1”已谈到,这里不再赘述。但Westoby^[76]等人认为系统发育和生态学不是相互排斥的,如果考虑种子大小变异与各种变量(或性状)的相关性时,无视系统发育的影响是错误的,这样不可避免的减少了种子大小变异与生态学的相关性。他们的依据是把种子大小变异看成一个重要的进化过程,即Harvey^[77]称之为系统发育上的生态位保守性;特定性状聚集的世系成功占居一特定生态位,结果它们的后代继续保持同样的性状,占居同样的生态位。

4.3 种间种子大小变异的生态学和进化意义

4.3.1 生态学意义 ① 幼苗大小,与种内种子大小变异相似,种间较重的种子也有一个较大的幼苗。当然,这里存在一些复杂的情况,如种皮占整个种子的比例变化很大,还有种子是否有胚乳、贮存物质的类型等,均影响二者的关系。但是在一个较大的范围内进行比较时,这种关系是存在的。较大的起始幼苗本身就是优势^[3],尤其在低矮的草地或浓密的幼苗丛中,初始幼苗的大小显得更为重要。因为比其它幼苗相对高出几厘米,就大大增加了光的获得。Gross^[78]研究表明较大种子的物种有较好的定居和生长能力。在以不同密度播下不同种子大小的试验中,Turnbull^[79]等发现种子大小可能是植物间竞争和建群权衡的结果。但在森林中,较大的幼苗本身的优势不明显,因为在短期内幼苗是无法达到冠层的。因此,这种优势是不能用来解释森林中的物种存在较大种子^[3]。Grime^[80]发现树木中较大种子的物种能优先到达一个较好的光环境以及在遮荫下存活时间较长。一般来说,较大种子的物种能从较深的土壤中萌发出土或其幼苗能从较厚的凋落物中存活生长^[71,81]。② 幼苗根冠比,基于干旱环境中的物种种子较大,Baker^[63]提出种子较大的物种幼苗可能存在较大的根冠比。干旱地区的研究没有发现这种格局^[82],而在非干旱地区却发现相反的格局^[83]。可见,较大种子物种的幼苗与根冠比不存在一致的相关性。如果存在根冠比分配,较大种子的物种可能调整资源分配减小根冠比,有利于幼苗在遮荫下的地上部分生长,而不是在干旱条件下增大根冠比^[3]。③ 幼苗相对生长率(RGR),许多研究表明幼苗RGR与种子大小呈负相关^[74,80]。较大种子的优势可能在于以相对低的RGR确保一个合理的幼苗的大小,以忍受胁迫。因为低RGR维持一个较大的且可自由移动的碳水化合物和矿质资源库,用来呼吸以对付各种胁迫^[3]。植物被植食动物所食茎叶可视为一种胁迫,研究发现较大种子物种的幼苗能忍受去除95%的叶片^[84]。

4.3.2 进化意义 种间种子大小存在显著变异,且变异幅度较种内变异幅度大的多。因此,种间种子大小变异被认为是种子大小变异的中心问题^[53,85]。如何解释这种变异?一种观点认为是适应,即稳定地自然选择的结果^[53]。另一种观点认为是过去选择所决定的一种发育途径,而不是一个持续稳定的选择过程,只是作为物种分布的限制,而不是适应^[52]。Westoby^[3]认为系统发育应作为种子大小变异适应的补充,而不应作为种子大小变异的一种选择性解释,且适应与系统发育不是相互排斥的。如前所述,种子大小只是植物物种生活史中诸多性状之一,为一数量性状,且与其它性状相联系,从而给种间种子大小变异的适应性解释带来一定的困难。因此,到目前为止,种间种子大小变异的机制以及有无进化意义一直是一个争论的问题。

5 结语

“植物功能型”的分类一直是进化生态学的研究目标^[3],而植物物种的扩散和定居皆与种子大小密切

相关,因此,研究种子大小变异是一个非常有意义的课题。目前,关于种子大小变异的机制仍不清楚,该领域迫切需要做大量的研究工作。在种内,可结合引起种子大小变异的环境因素,进一步研究种子的遗传物质组成(细胞核、细胞质和胚乳核)和母体的遗传物质组成对种子大小变异的影响。在明确区分种内种子大小遗传变异和表型变异的基础上,剖析种子大小变异归属生态与遗传的分量。在种间,以自然的物种系统发育关系,而不是以人为的某个分类系统为标准,进一步研究种子大小变异与系统发育和生态学之间的关系,以及系统发育与生态学之间的关系,只有这样才能真正揭示物种间种子大小变异的机制。另外,在物种灭绝加速的今天,还要进一步开展种子大小变异与时空扩散和定居的关系,对于研究全球气候变化下的植被动态尤为重要。

References

- [1] Sarukhán J, Harper J L. Studies on plant demography; *Ranunculus repens* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 1973, **61**(3): 675~716.
- [2] Harper J L, Lovell P H, Moore K G. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1970, **1**: 327~356.
- [3] Westoby M, Jurado E, Leishman M. Comparative evolutionary ecology of seed sizes. *Trends Ecol. Evol.*, 1992, **7**(11): 368~372.
- [4] Mojonier L. Natural selection on two seed-size traits in the common morning glory *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae): Patterns and evolutionary consequences. *Am. Nat.*, 1998, **152**(2): 188~202.
- [5] Pitelka L F, Thayer M E, Hansen S B. Variation in achene weight in *Aster acuminatus*. *Can. J. Bot.*, 1983, **61**(5): 1415~1420.
- [6] Thompson J N. Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecol.*, 1984, **65**(2): 626~631.
- [7] Smith C C, Fretwell D. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, 1974, **108**: 499~506.
- [8] Teme D H. Seed size variability: a consequence of variable genetic quality among offspring? *Evol.*, 1986, **40**(2): 414~417.
- [9] Schaal B A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *Am. J. Bot.*, 1980, **67**(5): 703~709.
- [10] Winn A A. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecol.*, 1988, **69**(5): 1537~1544.
- [11] Venable D L. Size-number trade-offs and seed the variation of seed size with plant resource status. *Am. Nat.*, 1992, **140**(2): 288~303.
- [12] Janzen D H. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). *Am. J. Bot.*, 1977, **64**(3): 347~349.
- [13] Rees M, Westoby M. Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos*, 1997, **78**(1): 116~126.
- [14] Roach D A, Wulff R D. Maternal effects in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, **18**: 209~235.
- [15] Johanssen W. Heredity in quantitative character. In: Liu Z D, ed. *Genetics*. Beijing: Higher education press, 1990. 262~264.
- [16] Smith W E, Fitzsimmons J E. Maternal inheritance of seed weight in flax. *Can. J. Gene. Cytol.*, 1965, **7**: 658~662.
- [17] Chandraratna M F, Sakni K I. A biometrical analyses of matroclinous inheritance of grain weight in rice. *Heredity*, 1960, **14**: 365~373.
- [18] Millet E, Pinthus M J. Genotypic effects of the maternal tissues of wheat *Triticum aestivum* on its grain weight. *Thero. Appl. Genet.*, 1980, **58**(1): 247~252.
- [19] Sawhney R, Naylor J M. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. 13. Influence of drought stress during seed

- 1982, **60**(6): 959~971.
- [43] Gross K L. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennials. *J. Ecol.*, 1984, **72**(2): 369~387.
- [44] Grubb P J. The maintenance of species-richness in plant communities; the importance of the regeneration niche. *Bio. Rev.*, 1977, **52**: 107~145.
- [45] Reader R J, Best B J. Variation in competition along an environmental gradient; *Hieracium floribundum* in an abandoned pasture. *J. Ecol.*, 1989, **77**(3): 673~684.
- [46] Marshall D. Effects of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae) *Am. J. Bot.*, 1986, **73**(4): 457~464.
- [47] Stanon M J. Seed variation in wild radish; effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecol.*, 1984, **65**(4): 1105~1112.
- [48] Hendrix S D, Nielsen E, Nielsen T, *et al.* Are seedling from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytol.*, 1993, **119**(2): 299~303.
- [49] Zimmerman J K, Weis I M. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Can. J. Bot.*, 1983, **61**(9): 2309~2315.
- [50] Fenner M. *Seed ecology*, New York: Chapman and Hall, 1985. 103~112.
- [51] Hendrix S D, Trapp E J. Population demography of *Pastinaca sativa* (Apinaceae): effects of seed mass on emergence, survival, and recruitment. *Am. J. Bot.*, 1992, **79**(4): 365~375.
- [52] Silvertown J. The paradox of seed size and adaptation. *Trend. Ecol. Evol.*, 1989, **4**(1): 24~26.
- [53] Haig D. Seed size and adaptation. *Trends Ecol. Evol.*, 1989, **4**(5): 145~145.
- [54] Lloyd D G. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *Am. Nat.*, 1987, **129**: 800~817.
- [55] Mazer S J. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. *Ecol. Monographs*, 1989, **59**(2): 153~175.
- [56] Venable. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life histories. In: *Perspectives on plant population ecology*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, 1984. 166~187.
- [57] Harper J L, Clatworthy J N, McNaughton I H, *et al.* The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evol.*, 1961, **15**: 209~227.
- [58] Felesenstein J. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 1985, **125**(1): 1~15.
- [59] Clutton-Brock T H, Harvey P H. Primate ecology and social organization. *J. Zool.*, 1971, **183**(1): 1~39.
- [60] Kelly C K. Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness; a re-analysis of Salisbury (1974). *New Phytol.*, 1996, **135**(1): 169~174.
- [61] Thompson K, Hodgkinson D J. Seed mass, habitat and life history; a re-analysis of Salisbury (1942, 1974). *New Phytol.*, 1998, **138**(1): 163~167.
- [62] Salisbury E J. *The reproductive capacity of plants*. London: Bell, 1942.
- [63] Baker H G. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecol.*, 1972, **53**(6): 997~1010.
- [64] Foster S A, Janson C H. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecol.*, 1985, **66**(3): 773~780.
- [65] Grubb P J. Seed mass and light-demand; the need to control for soil-type and stature. *New Phytol.*, 1998, **138**(1): 169~170.
- [66] Thompson K, Rabinowitz D. Do big plants have big seeds? *Am. Nat.*, 1989, **133**(5): 723~728.
- [67] Augspurger C K, Franson S E. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecol.*, 1986, **68**(1): 27~42.
- [68] Silvertown J W. Seed size, life span and germination data as co-adapted features of plant life history. *Am. Nat.*, 1981, **118**: 860~864.
- [69] Thompson K. Why biennials are not as few as they ought to be. *Am. Nat.*, 1984, **123**(6): 854~861.

- [70] Rydin H, Borgegard S. Plant characteristics over a century of primary succession on islands; Lake Hjalmarén. *Ecol.*, 1991, **72**(3): 1089~1101.
- [71] Thompson K. Seed and seed banks. *New Phytol.*, 1987, 106(suppl.): 23~24.
- [72] Mazer, Seed mass of Indiana Dune genera and families; taxonomic and ecological correlates. *Evol. Ecol.*, 1990, **4**: 326~357.
- [73] Hodgson J G, Mackey M L. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora; some factors of constraining optimization and their possible evolutionary significance. *New phytol.*, 1986, **104**(3): 497~515.
- [74] Harvey P H, Read A F, Nee S. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *J. Ecol.*, 1995, **83**: 535~536.
- [75] Rees M. EC-PC comparative analyses? *J. Ecol.*, 1995, **83**: 891~892.
- [76] Westoby M, Leishman M R, Lord J M. On misinterpreting the "phylogenetic correction". *J. Ecol.*, 1995, **83**: 531~534.
- [77] Harvey P H, Mace G. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford university press, 1991.
- [78] Gross K L. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic plants. *J. Ecol.*, 1984, **72**(2): 369~387.
- [79] Turnbull L A, Rees M, Crawley M J. Seed mass and the competition/colonization trade-off; a sowing experiment. *J. Ecol.*, 1999, **87**: 899~912.
- [80] Grime J P, Jeffrey D W. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.*, 1965, **53**(3): 621~634.
- [81] Molofsky J, Augspurger C K. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecol.*, 1992, **73**(1): 68~77.
- [82] Jurado E, Westoby M. Seedling growths in relation to seed size among species of arid Australia. *J. Ecol.*, 1992, **80**(3): 407~416.
- [83] Fenner M. Relationships between seed weights, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New. Phyto.*, 1983, **95**(4): 697~706.
- [84] Armstrong D P, Westoby M. Seedling from large seeds tolerates defoliation better; A test using phylogenetically independent contrasts. *Ecol.*, 1993, **74**(4): 1092~1100.
- [85] Silvertown J. Reply from Silvertown *J. Trend. Ecol. Evol.*, 1989, **4**(5): 145~146.

参考文献

- [15] Johanssen W. 数量性状遗传. 见: 刘祖洞主编. 遗传学. 北京: 高教出版社, 1990. 262~264.