

雌雄同花植物的性分配

赵志刚¹, 杜国祯^{1*}, 刘左军²

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 2. 兰州理工大学生命科学与工程学院, 兰州 730000)

摘要: 性分配理论假定雌雄功能之间存在着 trade-off, 对一种性别的投入增多必然会减少对另一性别的投入。雌雄功能投入的适合度曲线的形状决定了哪种繁育系统是进化稳定的。因此, 性分配理论可以解释植物繁育系统的进化, 尤其被认为是雌雄异株进化的选择机制之一。目前的实验研究分别在物种间、种群间、个体间及花间四个层次上进行; 自交率的程度对物种和种群的性分配都有影响; 虫媒和风媒植物的性分配是个体大小依赖的; 而且花序内花的性分配模式受昆虫访花行为的影响。相对于理论, 性分配的实验研究明显滞后, 随着分子标记技术的普及, 性分配理论将会获得更大的发展。繁殖分配需要进一步与性分配理论结合, 尤其在空间尺度上资源分配与繁育系统变化的研究是很有意义的。

关键词: 性分配; 权衡; 繁育系统

文章编号: 1000-0933(2005)10-2725-09 中图分类号: Q14, Q149, Q945. 6, Q948. 1 文献标识码: A

Sex allocation in hermaphroditic plants

ZHAO Zhi-Gang¹, DU Guo-Zhen^{1*}, LIU Zuo-Jun² (1. Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of Education at Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 2. Lanzhou University of Science and Technology, College of Life Science and Engineering, Lanzhou 730070, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2725~2733.

Abstract: The theory of sex allocation assumes that there is a trade-off between the sexes, i. e. increasing investment to one gender will reduce the investment to another. The classical model of sex allocation for outcrossing species shows that male fertility (m) and female fertility (f) are considered power functions of the proportion of resources put into male function (r): $m = k_m r^b$, $f = k_f (1 - r)^c$. Exponents (b and c) < 1 generate a function with diminishing returns, meaning the ESS is hermaphroditism, whereas exponents (b and c) > 1 generate a function with accelerating returns and an ESS of dioecy. Sex allocation theory has been used to explain not only the evolution of breeding systems such as dioecy, but also to model allocation in partial selfers. Most studies have focused on the four levels of flower, individual, population and species.

Because plants are sessile, unlike animals, they are dependent upon pollen vectors for fertilization of ovules. This has contributed to the evolution of complicated reproductive modes and mating strategies. The different mating systems (such as selfing, cloning and outcrossing) have great effects not only on the fitness of individuals and the genetic structure of populations, but also on sex allocation within flowers. For example, the assumption that allocation to male function, including the proportion of resources allocated to attractive structures, declines with increasing selfing rate has been proven by many experiments.

The effect of selfing rates on sex allocation can also be applied to comparisons among populations (or genotypes) within species, where the genotype with higher selfing rate allocates less to pollen production. Selfing can occur through various modes, however, including autogamous, abiotic geitonogamy and biotic geitonogamy. Studies have shown the ESS strategy is female-biased allocation for all three modes above. In poor environmental conditions (e. g. lower temperature), pollinator

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(90202009); 干旱与草地生态教育部重点实验室资助项目

收稿日期: 2004-05-31; 修订日期: 2005-03-02

作者简介: 赵志刚(1977~), 男, 甘肃武威人, 博士生, 主要从事植物繁殖生态学研究. E-mail: zhaozhg03@st.lzu.edu.cn

* 通讯联系人 Author for correspondence. E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

Foundation item: State Key Project for Natural Science Foundation (No. 90202009) and Project Supported by Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of Education

Received date: 2004-05-31; **Accepted date:** 2005-03-02

Biography: ZHAO Zhi-Gang, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant reproductive ecology. E-mail: zhaozhg03@st.lzu.edu.cn

abundance may decrease and selfing may increase, leading to a similar female-biased ESS. However, at higher elevation, an alternative strategy may be increased allocation to attractive structures (male). The adaptive consequences of allocation responses to the environment need more study, especially in the context of mating system evolution.

Recently, studies of sex allocation have focused on variation among individuals within populations. If fitness gain through male and female functions is differentially influenced by size or status, it is expected that organisms will adjust sex allocation according to size. Several theories have been synthesized to determine the degree and direction of size-dependency of sex allocation, including local mate or resource competition, the pollination environment, and resource costs associated with each sex function. Recent studies have illustrated the correlation of sex allocation and size in insect-pollinated plants, i. e. female-biased allocation of larger individuals, although wind-pollinated plants may allocate more to either function with increasing size. In general, larger inflorescence will promote geitonogamy and pollen discounting, which affects the ESS sex allocation as well.

Within individuals with complex inflorescences, floral sex allocation at different positions within the inflorescence may change with the directionality of visits by pollinating animals. In addition, variation in the amount of resources available to flowers at different positions within inflorescences may lead to variation among flowers in pollen and seed production.

In contrast to the development of theories, experimental study of sex allocation has lagged. With the development of molecular markers, predictions of sex allocation theory, in particular the trade-off between the sexes can be more conveniently tested. Further research is necessary; especially the investigation of the evolution of resource allocation and breeding systems within a spatial context (including the effect of elevation on pollen limitation and sex allocation). This work would be significant for our understanding of the evolution of life history traits in plants.

Key words:sex allocation; trade-off; breeding system

达尔文^[1]通过早期的博物学观察发现:减少对一种繁殖功能的投入,并把这减少的部分分配给另一性功能时,这种减少就得到了补偿。这种权衡(trade-off)思想后来得到 Charlesworth & Charlesworth^[2]、Lloyd^[3],尤其是 Charnov^[4]的进一步阐述,发展为性分配理论。性分配理论假定雌雄功能之间存在着权衡(即对一种性别的投入增多必然会减少对另一种性别的投入),主要研究以下 5 个问题:(1)两性体种群内由自然选择作用所维持的平衡性比率是什么?(2)对一种性转换者的最佳性转换时间和性别顺序(雄性在前还是雌性在前)是什么?(3)对于同时两性体,每个繁殖季节内个体对雌雄功能的最佳资源分配是什么?(4)在何种条件下同时两性体或者雌雄异体是进化稳定的?(5)什么时候自然选择使得个体根据环境或者生活史状况而改变其对雌雄功能资源分配的比例? 这些问题从根本上讲属于一个问题,只是因研究的对象(主要是繁育系统的差异)不同而已^[4]。

1 性分配理论

根据性分配理论,ESS (Evolutional stable strategy,进化稳定对策) 的性分配依赖于雌雄资源的适合度增加曲线(如图 1 A, B)。

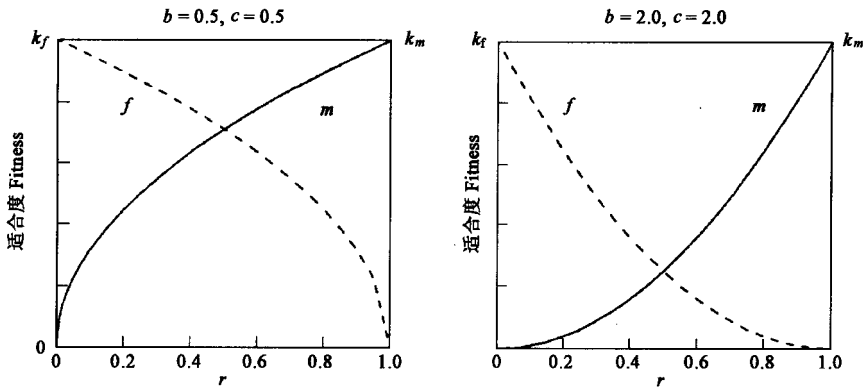


图 1 经典的异交物种的性分配模型^[5]

Fig. 1 Classical model of sex allocation in outcrossing species^[5]

模型认为雄性繁殖力(m)和雌性繁殖力(f)是雄性功能资源分配比例(r)的指数函数: $m=k_m r^b, f=k_f(1-r)^c$; 其中 k_m 和 k_f 是常数。当指数(b 或 c) <1 时为饱和(减速)的函数,当指数(b 或 c) >1 时为加速的函数。这些指数决定了 ESS 的繁育系统。如

(A),当 b 和 c 都 ≤ 1 时,两性花系统(Hermaphroditism)是 ESS 的, m 和 f 的曲线是向外弓的;(B) 当 b 和 c 都 >1 时,曲线是加速的增加(随 r 的增加,适合度升高的更快),则雌雄异株(Dioecy)是 ESS。假如有一个突变体 i ,那么突变体的适合度是相应的雌雄繁殖力的平均: $w_i=f_i+f m_i/m$,其中 f 和 m 为整个当地种群平均雌、雄适合度,替换上式变为 $w_i=k_i(1-r_i)^c+k_m r_i^b/k_m r^b \times k_f(1-r)^c$, r_i^b/r^b 表示整个种群中由突变体授粉产生的种子部分,根据 Lloyd 的方法,ESS 的 r 值是 $b/(b+c)$;两性花达到 ESS 的条件是: $b+c>2bc$ 。这些结果表示 ESS 的繁育系统是由适合度增加函数的指数决定的,而不是常数 k_m 和 k_f (图引自 Campbell^[5])。

这个模型的主要作用就是能够区别什么时候雌雄异株是 ESS,什么时候雌雄同花是 ESS 的,因此性分配理论被认为是性别分离的雌雄异株进化的选择机制之一,另一机制就是传统的高自交率和高近交衰退理论。性分配理论一经提出,立即引起人们极大的关注,经典的模型也得到了补充和改善,如考虑到自交的,考虑到吸引结构、两性功能时间上的分离等模型,并且相应地做出了理论预测:

- (1)对于专性杂交的物种(对雌雄异株同样),雌雄分配比(♂/♀)与雄、雌两性功能适合度曲线的指数之比是成比例的;
- (2)性分配(繁殖资源投入到雄性功能的比例)随着自交率的增加而降低;
- (3)对吸引结构的资源分配随自交率的增加而降低;
- (4)对专性异交者,如果其繁殖结构被划分成更多功能部分(不仅仅是雌、雄两性器官,如花冠、蜜腺等),那么对任一功能的分配与它们适合度曲线的指数之比是成比例的;
- (5)当花粉和胚珠所需资源库与果实和种子成熟所需的不同时,并且繁殖受种子和果实限制,花期性分配是偏雄的;但是若一个种子的代价比一个胚珠的高,那么最终的性分配(含种子)是偏雌的;若一个胚珠的代价比一个种子的高,那么花期的性分配为 1:1;
- (6)若是预测(5)的模型中考虑对吸引结构的分配和自交率,那么花期对雌性功能的分配比对雄性和吸引结构的分配低(条件是果实生产受资源限制而且自交率很低^[6]);

(7)在风媒植物中,大量花粉的扩散应该产生线性适合度增加函数(雄性)单个花粉使胚珠受粉的比率减少^[7]。而虫媒植物应该随着花粉产量的增加产生一饱和增长的适合度曲线,因为传粉动物的携粉能力是有限的。因此,风媒植物的花粉产量应该比虫媒植物高。这些理论预测只有部分得到了部分实验的支持(如(2)、(3))。

性分配理论的实验验证面临的第 1 个困难就是采用哪种测量指标(Currency):生物量(碳)还是营养元素(氮、磷等),测量指标的不同往往会造成结果的差异。不过,只要不考虑获得 ESS 的准确值,那么用种群、个体或是花之间的性分配的相对比例进行比较则是比较可行的办法,测量指标的影响也就不重要了^[6,8]。模型检验的另一个困难就是描绘适合度曲线时,怎样估计雌、雄功能的适合度(广义)。传统的花粉产量,花粉输出量或是访花频率的观测都不能准确的代表雄性适合度,而种子产量也不能准确的代表雌性功能的生殖力适合度,因为所有的种子不可能都发育为成熟的个体(比如种子的近距离扩散导致子代之间的局域资源竞争)。近几年来,父本分析(Paternity analysis)^[9]方法的发展和种子幼苗期研究^[10]可以准确的估计雌、雄适合度^[8]。目前有不少研究进行了这方面的探索^[5,11~13],很好地验证了性分配的理论预测。

2 性分配与繁育系统的进化

植物界复杂多样的繁育系统明显不同于动物、尤其是高等动物雌雄异体的形式,这归因于植物独特的生物学特性,一是固着性,植物不能移动,因此依赖于传粉载体运送花粉(雄配子)这种依赖性促进了植物和传粉载体(动物、风、水等)的协同进化;二是植物的构件生长,使得雌雄配子体可以在花、花序、个体甚至种群水平上在结构上和空间上进行结合,形成多种多样的繁育系统,如雌雄配子体在同个体上,有雌雄同花(Hermaphrodite)、雌雄同株异花(Monoecy)、雌全同株(Gynomonoecy)、雄全同株(Andromonoecy)和三型同株(Trimonoecy)等属于性别单态(gender monomorphism);相对应的,雌雄配子体在不同个体上组合为性别二态(gender dimorphism),如雌雄异株(Dioecy)、雌全异株(Gynodioecy)、雄全异株(Androdioecy)、以及三型异株(Trioecy)。植物复杂多样的繁育系统最普遍的还是雌雄同花的植物,约占被子植物的 3/4。

性别二态的雌雄异株是由单态的雌雄同花的两性体进化来的^[1,14~17]。大多数研究集中在两条进化途径,即雌全异株(Gynodioecy)和雌雄同株异花(Monoecy)向雌雄异株(Dioecy)的进化^[18,19]。近年来,有报道通过异型花株(distyly)产生单性个体的途径^[20],只是其遗传基础尚不清楚。

自达尔文^[1]最早讨论雌雄异株的进化以来,关于雌雄异株的进化动力有过广泛的讨论,认为较高的自交率和近交衰退是主要原因^[21~26]。但达尔文本人的观点明确表示在雌雄异株进化之前必须已经选择出了异交机制(保证有效的繁殖后代),否则,向雌雄异株转化的每一步都会导致不育性的发生,所以雌雄异株不一定是为了产生异交避免近交衰退。如果仅仅是为了避免近交,不一定非得雌雄异株,雌雄异位(herkogamy)、雌雄异熟(dichogamy)、雌雄同株异花(monoecy)及自交不亲合(self-incompatibility)等都是有效的异交机制,而且,通过亲缘种的比较研究表示异交机制先于雌雄异株出现^[17]。关于性别单态向性

别二态进化的理论模型通常确定 3 个关键因子:(1)自交和异交的适合度意义,(2)性表达的遗传控制,(3)雌雄功能的最佳资源分配^[27]。避免近交理论仅仅是从雌性角度考虑个体的适合度,忽略了雄性途径的贡献;而性分配理论则从雌雄两个功能考虑个体的适合度,研究繁殖资源在两性功能间的最优分配。近几十年来,越来越多的研究开始根据性分配理论探讨雌雄异株的进化问题,理论方面取得了较大的进展^[2,4,28~30]。相比较而言,由于自然界的复杂性、实验手段的局限等各种原因,对理论模型的实验验证远远滞后于理论发展,因此,性分配理论的发展目前需要更多的实验数据的支持。根据植物的构件性,概括起来说性分配理论的实验研究主要建立在 4 个层次上:物种间、物种内种群间、种群内个体间及个体内花之间的比较。

2.1 自交率对性分配的影响(种间比较)

由于植物不能移动的固着特性,使雌雄配子的结合依赖于传粉载体,故有花植物的繁殖方式和交配对策都极为复杂。而交配系统的差异(如自交、无性繁殖和异交等)不仅对植物个体的适合度、种群遗传结构有很大的影响,而且还深刻影响花的构成和性分配^[2~4,31]。Cruden^[32]早在 1977 年就发现异花授粉植物的花粉数/胚珠数(P/O)远远大于自花授粉者,只是他是从传粉效率和种子生产效率来考虑。

在 1986 年以前,性分配理论把繁殖资源分配分为两类:即雌、雄功能投入。之后,人们对繁殖资源进行了更细的划分,如对吸引结构(如花被、花蜜)和附属结构(如花丝、花梗)的投入,资源分配在不同的功能之间存在权衡^[6]。性分配理论预测:性分配随自交率的增加而降低^[2,33];花的吸引结构(如花被、花蜜)的资源投入随自交率的增加而减少^[31,34,35]。目前有很多实验数据验证了这些理论预测,有在花期的,也有果期的研究^[36~41]。Barrett 等^[42]发现 1 年生植物自交率较高,而多年生植物(尤其木本植物)的自交率较低。一般认为自交为 1 年生植物提供了繁殖保障,但 Morgan 等^[43]认为繁殖保障对 1 年生和多年生植物都是有效的,只是多年生植物的反复生殖使得近交衰退不断积累,既降低了未来的适合度,繁殖保障又会影响母株未来的存活率和繁殖力,因此多年生比 1 年生植物有更高的代价,所以自交率应该比 1 年生植物的自交率要低。交配系统不仅影响植物的性分配模式,而且也会影响植物的繁殖分配等生活史特征。Zhang^[44]研究了部分自交植物的进化稳定资源分配模式,发现在较弱自交衰退(即能够允许自交进化)的情况下,自交率增加将导致植物繁殖分配(种子)比例的上升,最极端的情形会定性的改变植物生活史,使多年生变成 1 年生。但目前关于自交率和繁殖分配之间关系的实验数据相当少。

2.2 植物种群间性分配的变化

自交率对性分配影响的理论预测不仅适用于物种间的比较,而且同样适用于种内不同种群间的比较(不同基因型的比较),自交率较高的基因型对花粉生产的分配更低^[39,34,40,45]。但是,自交机制的差异使自交有几种不同的模式^[14,46,47]。Lloyd^[34]指出自交的模式会影响 ESS 的性分配。De Jong 等^[48]把自交的模式分为 3 类:(1)自动自交物种(*autogamous*),花朵开放之前自交就已在花内发生了;(2)非生物的同株异花授粉(*geitonogamy*),花粉通过非生物传粉落在同株相邻花的柱头上;(3)动物传粉的同株异花授粉,动物的传粉造成同株异花授粉。De Jong 通过构建 3 种模型指出,3 种自交模式进化稳定的性分配都是选择偏雌的分配,而且,如果自交率随植物个体大小而增加,那么这就是个体大小依赖的性分配(较大的植物对种子的分配更多)进化的充分条件。

随着海拔的升高,调节植物表现的许多环境变量如温度、生长季长短和资源有效性会随之相应降低。环境的这些变化对植物和动物是一种压力,会影响植物的繁殖活动和植物与昆虫的相互关系。不同海拔的种群的繁殖对策和繁殖成功会发生变化。在北极和高山环境中,虫媒植物的传粉成功往往是因为低的传粉者活动而受限制^[49~51],而具备自交、无融合生殖和营养繁殖的能力变得更重要^[52]。但是,专性或显著异交的物种甚至可以在北极或高山地区极度严酷的环境中存活^[53~55]。对于这些异交者,增加对传粉昆虫的吸引和报酬的投入对于维持多变环境中传粉成功是很重要的^[56]。关于海拔或纬度对种子大小^[57],结实率^[58,59]以及交配系统^[55,60]等的影响的研究已有不少,但是,与之密切相关的植物性分配对策对海拔或纬度的影响如何反应,还未见有相关报道。如果较高的海拔确实产生了传粉的限制,那么植物的性分配模式就会发生变化:对自交亲和的物种来说,会增加对雌性功能的投入;对自交不亲和的物种来说,会增加对雄性功能或花展示的投入,吸引更多的昆虫访花,提高其适合度。目前还没有与此相关报道。环境梯度造成植物繁育系统及资源分配模式的变化对进行空间尺度上的研究是非常有意义的。

2.3 种群内个体间性分配的差异

近十几年来,对植物种群内性分配变异的研究受到人们越来越多的关注^[3,61~68]。在种群内,性分配可能依赖于有机体的条件或资源状况,如果雌雄适合度组分由于个体大小或资源条件的差异而受到不同的影响,那么可以预测有机体会根据其大小调整性分配^[4,69,70]。大小依赖假说常常应用于顺序两性体这种极端的例子,因为这种繁育系统雌、雄性繁殖在生活周期中是由分离的个体发育阶段组成^[71,4,37,70]。而在同时两性体,性分配的连续改变是可能的^[69,72]。这种情况中,种群中的所有有机体(同时两性体)对雌雄功能的相对投入随资源状况而改变。这种“行为”的证据在两性体的植物^[69,63]和动物^[72~74]中都有报道。两性不同的反应(或对两性不同的影响)是开花植物性别调整的选择机制。目前综合了一些假说,如局域配偶竞争和局域资源竞争^[69]、传粉综合影响^[7]、同株异花授粉^[63]和性别差异相关的资源代价^[69,75]等来决定性分配的大小依赖性的程度和方向。这些模型都是

从大小优势模型^[76]发展而来,指出如果雌、雄适合度组分之间的适合度增加曲线不同,那么大小依赖的性分配就是适应的;如果雌雄适合度增加曲线都是线性的,ESS 的性分配则不依赖于个体大小。

这方面的研究无一例外地都说明虫媒植物性分配和个体大小负的相关性,即大个体偏向雌性分配(因为同株异花授粉造成减速的雄性适合度曲线)^[63]。最近,Sato^[68]的模型认为,个体大小依赖的 ESS 性分配受植物所利用资源库的不同以及自交亲和性的程度的影响;如果种子成熟利用的是所储存的和光合产生的资源,那么自交物种对雄性功能的最佳分配不依赖于个体大小,是恒定的值,而自交不亲和物种,对雄性功能的最佳分配随个体大小增加而降低;如果种子成熟所利用的只是光合产生的资源,不论自交还是不自交的物种,对雄性和雌性功能的分配都随个体大小增加而增加,只是自交不亲和物种的大个体更容易变成完全的雌性。而随个体大小增加,风媒植物的性分配有两种模式,一种是个体越大越偏向雄性分配^[77,78],另一种是大个体更偏向雌性分配^[79,80]。对前一种模式的解释有两种假说:一是“生殖力效应”(即与植物的大小依赖的生殖力有关),风媒植物的雄性适合度是对花粉的资源投入的线性函数,因为风作为花粉的载体不会有饱和效应^[2,63],而雌性适合度是种子投入的减函数,因为较大植物的幼苗受到局域资源竞争^[69,63];二是 Burd 和 Allen^[7]提出的“身高效应”(即与植物的身高有关);较大的植物通常较高,所产生的花序离地面更高(较高的地方气流更快),因此有利于花粉的远距离扩散,可以获得更高的繁殖成功。但是最近 Sakai 等^[67]的理论模型认为仅仅一种因素(生殖力或身高)还不足以产生较大个体偏雄的性分配,还应该考虑不同大小个体的花粉扩散面积和种子扩散面积的相对大小,以及生殖力和种子扩散距离的相对大小,不同的条件产生不同的进化稳定的性分配模式。当然,这些理论预测还需要实验数据的进一步支持。

2.4 个体内性分配的变异

对于一些具有复杂花序的植物来说,花序内不同部位的花的性分配也存在着变异。这种变异可以反映出每一性别的繁殖成功的差异^[81]。由于昆虫固定的访花行为,花序内的花粉流具有方向性(从底部到顶部或从顶部到底部),因而最终影响到花序内花的性分配^[82]。尽管第 1 朵被访的花会接受更多其他植物的花粉,而最后访问的花更容易接受自己的花粉,但最后访问的花在花粉输出方面却是最成功的^[83,84]。推测较早被访的花应该对胚珠的投入更多,而较晚被访的花应该对花粉的投入更多,从而获得更高的繁殖成功。这种模式更可能存在于自交不亲和的物种中^[82],但目前对这个推测的实验验证比较少。

资源条件也会影响两性花植物的性分配^[85,4]。花序内不同花之间的有效可利用资源不同造成花的胚珠数目和种子产量的差异^[86];花粉萌发率或花粉管生长速率也依赖于植物的资源状况^[87]。因此,要估计花的性分配的差异需要区别花粉限制和资源限制的影响。Kudo 等^[88]对 *Corydalis ambigua* 的研究表明是花粉限制造成顶部花的结实率更低,资源并不是限制因素。而且对雌性功能(雌蕊)、吸引结构(花瓣)及花蜜的投入从底部花到顶部花逐渐减少(因为主要的访花昆虫——一种蜂王是从底部到顶部的顺序访花的),而对雄性功能(雄蕊)的投入在花之间没有显著差异。

较大花序内昆虫的连续访花会造成同株异花授粉,产生花粉折扣效应(pollen discounting)^[89]。对自交亲和的物种,花序内同株异花授粉的增加使自交率升高,而杂交的成功率降低^[89]。由于花粉扩散降低、杂交花粉的稀释及自身花粉粒的干扰等使雌雄功能的繁殖成功降低^[90]。Klinkhamer 和 De Jong^[91]认为同株异花授粉对自交不亲和植物的负效应更强。为了减少这种负效应,花的对策就是使花粉活动与柱头在时间和空间上分离,即雌雄异位和雌雄异熟,或者通过花的顺序开放来调节花序内同时开花的数目^[92,84]。

3 问题与展望

目前有关繁殖分配的大部分研究只考虑雌性功能,即种子生产,而忽略了花期的雄性功能(花的维持、蒸发损失、花粉及花蜜的生产)。根据性分配理论,繁殖资源在雌雄功能之间的分配存在着 trade-offs。作为吸引结构,花蜜生产占了植物相当一部分投入^[93,94]。Pyke^[95]通过去除花蜜实验来诱导 *Blandfordia nobilis* 的花蜜产量,结果降低了种子的产量,因此,他认为花蜜和种子生产之间存在着权衡。Ashman 和 Schoen^[94]发现花的寿命和种子的产量之间同样存在着权衡。可见对种子的资源分配不仅受外界环境条件的影响(当前繁殖与未来存活和繁殖的权衡),而且受两性功能的权衡的影响。如果象大多数的繁殖分配研究那样,忽略了雄性功能的适合度收益,那么怎样区分环境影响的结果和雌、雄功能权衡的结果是当前面对的一个难题。而且,如果象以往那样讨论多年生植物在存活和繁殖之间的资源分配时,忽略植物的雄性繁殖投入并以 r 或 R 作为适合度指标,那么植物的种子(雌性适合度)必须是资源投入的线性函数,而这个条件可能是许多植物种群无法满足的^[96,97]。因为根据性分配理论,进化稳定的雌性分配要么是加速递增(雌雄异株的植物),要么是减速递增(两性花植物)。今后的生活史理论研究需要将繁殖分配和性分配纳入同一理论框架解答这两个难题。

目前,性分配理论的实验研究已远远落后于理论发展,还需要更多的实验证据来验证理论预测。令人欣喜的是,RFLP、RAPD、AFLP、SSR、ISSR 等分子标记手段的发展,尤其 SSR、ISSR 和父本分析技术的应用给准确度量雌雄繁殖的适合度曲线提供了有力的支持,有可能更深入的了解性分配变异的根本机制。对性分配模型检验的另一种方法是检验模型的假设,即雌雄功能之间的权衡是否存在。两性花物种中雌雄功能的负的遗传相关还很少被检测到^[98,8]。尤其 Worley 等^[99]认为植物的构件性

使个体水平上的资源分配存在等级性,比如对生长-繁殖的分配和对雌-雄功能的分配。如果上一等级繁殖分配的变异更高(方差更大),那么就会掩盖下一等级两性功能分配之间的权衡关系。要检验雌雄功能的负的遗传相关,就需要考虑植物的等级分配模式。

对大小依赖的性分配的适应性的机制及其进化意义仍然不清楚,开花物候造成资源库的差异及自交亲和程度对虫媒植物大小依赖的 ESS 的性分配有怎样的影响? 生殖力大小和花粉、种子扩散距离的相对大小及相互关系对风媒植物的性分配的大小依赖性的影响又怎样? 准确的回答这些问题仍然要借助分子标记手段进行更多的深入研究。而且,植物性表达与个体大小的关系应该在不同的水平上(如个体、花的水平),用不同的指标(生物量、氮和磷等)来测量可能更有说服力^[100]。

雌雄异株从雌雄同花植物的进化主要通过两个途径:雌花两性花异株和雌雄同株异花。因此,自然界中存在的许多雌花两性花异株和雌雄同株异花的植物就是研究性分配对策的极好的材料,作为中间过渡类型的繁育系统,不同性别之间性表达、繁殖成功的差异以及在不同生境(空间格局)的差异可以直接估计繁育系统进化的选择动力和演化方向。国外研究的较多的材料如雌花、两性花异株的 *Geranium sylvaticum* (老鹳草属)、*Fragaria virginiana* (草莓属)、*Silene acaulis* (蝇子草属)、*Echium vulgare* (蓝蓟属),雄花、两性花异株的 *Mercurialis annua* (山黧属),雄花、雌雄同株异花的 *Solanum carolinense* (茄属)等等。

Iwasa 和 Cohen^[101]的模型发现,多年生植物的繁殖分配一般应随生长季长度的增加而增大,这表示随着海拔升高(植物生长季缩短)多年生草本植物的繁殖分配应该越来越小。不同海拔的种群的繁殖对策和繁殖成功会发生变化:在北极和高山环境中,虫媒植物的传粉成功往往是因为低的传粉者活动而受限制,而具备自交、无融合生殖和营养繁殖能力变得更重要。但是,与之密切相关的植物性分配对策对海拔或纬度影响的反应如何,还未见有报道。显然,关于高海拔或高纬度等极端环境下的繁育系统、资源分配对策的系统研究是很有必要的,对更清楚了解繁殖分配、性分配与繁育系统之间的相互关系及空间尺度上的进化有重要的意义。

References:

- [1] Darwin C. *The different forms of flower on plants of the same species*. New York: Appleton Press, 1877.
- [2] Charlesworth D & Charlesworth B. Allocation of resources to male and female function in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1981, **15**: 57~74.
- [3] Lloyd D G. *Gender allocations in outcrossing cosexual plants. Perspectives on plant population ecology*. Sinauer: Sunderland Mass Press, 1984. 277~300.
- [4] Charnov E L. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [5] Campbell D R. Variation in lifetime male fitness in *Ipomopsis aggregata*; tests of sex allocation theory. *American Naturalist*, 1998, **152**: 338~353.
- [6] Brunet J. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, **7**: 79~84.
- [7] Burd M & Allen T F H. Sexual allocation strategy in wind-pollinated plants. *Evolution*, 1988, **42**: 403~407.
- [8] Campbell D R. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trend in Ecology and Evolution*, 2000, **15**: 227~232.
- [9] Smouse P E & Meagher T R. Genetic analysis of male reproductive contributions in *Chamaelirium luteum* (L.) Gray (Liliaceae). *Genetics*, 1994, **136**: 313~322.
- [10] Ackerman J D, *et al.* Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 1996, **106**: 192~198.
- [11] Louda S M & Potvin M A. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology*, 1995, **76**: 229~245.
- [12] Rademaker M C J & De Jong T J. The shape of the female fitness curve for *Cynoglossum* of ficinale: quantifying seed dispersal and seedling survival in the field. *Plant Biology*, 1999, **1**: 351~356.
- [13] Elle E and Meagher T R. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae) II. Paternity and functional gender. *The American Naturalist*, 2000, **156**: 622~636.
- [14] Lloyd D G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist*, 1979, **113**: 67~79.
- [15] Casper B B & Charnov E L. Sex allocation in heterostylous plants. *Journal of Theoretical Biology*, 1982, **96**: 143~149.
- [16] Charlesworth D. Allocation to male and female function in hermaphrodites, in sexually polymorphic populations. *Journal of Theoretical Biology*, 1989, **139**: 327~342.
- [17] Renner S S & Ricklefs R E. Dioecy and its correlates. *American Journal of Botany*, 1995, **82**: 596~606.
- [18] Freeman D C, Lovett-Doust J, Ek-Keblawy J & Miglia K J. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review*, 1997, **63**(1): 66~86.

- [19] Barrett S C H. Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 2002, **88**: 154~159.
- [20] Pailler T, Humeau L, Figier J, *et al.* Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 1998, **64**: 297~213.
- [21] Ross M D. Evolution of dioecy from gynodioecy. *Evolution*, 1970, **24**: 827~828.
- [22] Ross M D. Five evolutionary pathways to subdioecy. *American Naturalist*, 1982, **119**: 297~318.
- [23] Lloyd D G. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica*, 1975, **45**: 325~339.
- [24] Charlesworth D & Charlesworth B. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist*, 1978, **112**: 975~997.
- [25] Bawa K S. The evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 1980, **11**: 15~40.
- [26] Bawa K S. Outcrossing and the incidence of dioecism in island floras. *American Naturalist*, 1982, **119**: 866~871.
- [27] Charlesworth D. In: Geber M A, Dawson T E & Delph L F eds. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin: Springer-Verlag Press, 1999. 33~60.
- [28] Charnov E L. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1979, **76**: 2480~2484.
- [29] Seger J & Eckhart V M. Evolution of sexual systems and sex allocation in plant species when growth and reproduction overlap. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 1996, **263**: 833~841.
- [30] Zhang D Y & Jiang X H. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plant. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25** (2): 130~143.
- [31] Charlesworth D and Charlesworth B. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female function in plants. *Evolution*, 1987, **41**: 948~968.
- [32] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 1977, **35**: 964~974.
- [33] Charnov E L & Bull J J. Sex allocation, pollinator attraction and fruit dispersal in cosexual plants. *Journal of Theoretical Biology*, 1986, **118**: 321~325.
- [34] Lloyd D G. Allocation to pollen, seeds, and pollination mechanisms in self-fertilizing plants. *Functional Ecology*, 1987, **1**: 83~89.
- [35] Cruden W & Llyon D. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, 1985, **66**: 299~306.
- [36] Morgan M T & Barrett S C H. Reproductive correlates of mating system variation in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 1989, **2**: 183~203.
- [37] Lovett Doust J & Cavers P B. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Canada Journal of botany*, 1982, **60**: 2530~2534.
- [38] Mckone M J. Sex allocation and outcrossing rate: a test of theoretical predictions using Bromegrasses (*Bromus*). *Evolution*, 1987, **41** (3): 591~598.
- [39] Schoen D J. Male reproductive effort and breeding system in a hermaphroditic plant. *Oecologia*, 1982, **53**: 255~257.
- [40] Charnov E L. On sex allocation and selfing in higher plants. *Evolutionary Ecology*, 1987, **1**: 30~36.
- [41] Zhao Z G & Du G Z. Mating system characters and the strategies of resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 2003, **39**(5): 70~74.
- [42] Barrett S C H, Harder L D & Worley A C. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. In: Silvertown J, Franco M & Harper J L ed. *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 57~76.
- [43] Morgan M T, Schoen D J & Bataillon T M. The evolution of self-fertilization in perennials. *American Naturalist*, 1997, **150**: 618~638.
- [44] Zhang D Y. Resource allocation and the evolution of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, 2000, **155**(2): 187~199.
- [45] Parker I M, Nakamura R R and Schemske D W. Reproductive allocation and the fitness consequences of selfing in two sympatric species of *Epilobium* (Onagraceae) with contrasting mating systems. *American Journal of Botany*, 1995, **82**: 1007~1016.
- [46] Lloyd D G & Schoen D J. Self- and cross-fertilization in plants I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Science*, 1992, **153**: 358~369.
- [47] Schoen D J & Lloyd D G. Self- and cross-fertilization in plants III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. *International Journal of Plant Science*, 1992, **153**: 381~393.
- [48] De Jong T J, Klinkhamer P G L and Rademaker M C J. How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutional Biology*, 1999, **12**: 166~176.
- [49] Cruden R W. Pollinators at high elevation ecosystems: Relative effectiveness of birds and bees. *Science*, 1972, **176**: 1439~1440.
- [50] Moldenke A R. Pollination ecology within the Sierra Nevada. *Phytologia*, 1979, **42**: 223~282.

- [51] Arroyo M T K, Primack R & Armesto J. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, **69**:82~97.
- [52] Billings M D & Mooney H A. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review*, 1968, **43**:481~529.
- [53] Spira T P & Pollak O D. Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial gentians (*Gentiana*, Gentianaceae) in California. *American Journal of Botany*, 1986, **73**:39~47.
- [54] Molau U. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, 1993, **25**: 391~402.
- [55] Gugerli F. Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia*, 1998, **114**:60~66.
- [56] Miller J, Litvak K S & Vargo A. Comparative reproductive biology of two alpine primrose species. *Arctic and Alpine Research*, 1994, **26**: 297~303.
- [57] Winn A A & Gross K L. Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. *Oecologia*, 1993, **93**:55~62.
- [58] Akhalkatsi M, Wagner J. Reproductive phenology and seed development of *Gentinnella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora*, 1996, **191**: 161~168.
- [59] Totland O. Limitations on reproduction in alpine *Ranunculus acris*. *Can. J. Bot.*, 1997, **75**: 137~144.
- [60] Kudo G & Molau U. Variations in reproductive traits at inflorescence and flower levels of an arctic legume, *Astragalus alpinus* (L.): Comparisons between a subalpine and an alpine population. *Plant Species Biology*, 1999, **14**:181~191.
- [61] De Jong T J and Klinkhamer P G L. Size-dependency of sex allocation in hermaphroditic, monocarpic plants. *Functional Ecology*, 1989, **3**: 201~206.
- [62] De Jong T J and Klinkhamer P G L. Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology*, 1994, **82**: 399~402.
- [63] Klinkhamer P G L, de Jong T J & Metz H. Sex and size in cosexual plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, **12**: 260~265.
- [64] Wright S I and Barrett S C H. Size-dependent gender modification in a hermaphroditic perennial herb. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 1999, **266**: 225~232.
- [65] Zhang D Y & Jiang X H. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plant. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, **15**: 74~83.
- [66] Zhao Z G, Du G Z & Ren Q J. Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2004, **28**:9~16.
- [67] Sakai A & Sakai S. Size-dependent ESS sex allocation in wind-pollinated cosexual plants: fecundity vs. stature effects. *Journal of Theoretical Biology*, 2003, **222**:283~295.
- [68] Sato T. Size-dependent sex allocation in hermaphroditic plants: the effects of resource pool and self-incompatibility. *Journal of Theoretical Biology*, 2004, **227**:265~275.
- [69] Lloyd D G and Bawa K S. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 1984, **17**:255~338.
- [70] Iwasa Y. Sex change evolution and cost of reproduction. *Behav. Ecol.*, 1991, **2**:56~68.
- [71] Walrner R R. The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist*, 1975, **109**: 61~82.
- [72] Petersen C W & Fischer E A. Intraspecific variation in sex allocation in a simultaneous hermaphrodite: the effect of individual size. *Evolution*, 1996, **50**: 636~645.
- [73] Mary S C. Sequential patters of sex allocation in simultaneous hermaphrodites: do we need models that incorporate this complexity? *American Naturalist*, 1997, **150**: 73~79.
- [74] Scharer L L M, Karlsson M, Christen B & Wedekind C. Size-dependent sex allocation in a simultaneous hermaphrodite parasite. *Journal of Evolution Biology*, 2001, **14**: 55~67.
- [75] Day T & Aarssen L. A time commitment hypothesis for size-dependent gender allocation. *Evolution*, 1997, **51**: 988~993.
- [76] Ghiselin M T. The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.*, 1969, **44**: 189~208.
- [77] Fox J F. Size and sex allocation in monoecious woody plants. *Oecologia*, 1993, **94**:110~113.
- [78] Pannell J. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology*, 1997, **85**: 57~69.
- [79] Murakami N & Maki M. Sex allocation ratio in a wind pollinated self-incompatible monoecious tree, *Alnus firma* Sieb. et. Zucc (Betulaceae). *Plant Species Biology*, 1992, **7**: 97~101.
- [80] Koelewijn H P & Hunscheid M P H. Intraspecific variation in sex allocation in hermaphroditic *Plantago coronopus* (L.). *Journal of Evolutional Biology*, 2000, **13**: 302~315.

[81] Solomon B P. Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. *Ecology*, 1985, **66**: 1321~1332.

[82] Brunet J & Charlesworth D. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, 1995, **49**: 70~79.

[83] Robertson A W. The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) Macbride (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1992, **46**: 333~349.

[84] Harder L D & Barrett S C H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. Lloyd D G & Barrett S C H eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. New York: Chapman & Hall Press, 1996. 140~189

[85] Harder L D & Barrett S C H. The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology*, 1992, **6**: 226~233.

[85] Lloyd D G. Sexual strategies in plants I . A hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 1980, **86**: 69~79.

[86] Ashman T L and Schoen D J. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evol. Ecol.* , 1997, **11**: 289~300.

[86] Lee T D. Patterns of fruit and seed production. In: Lovett-Doust J & Lovett-Doust L eds. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1988. 179~202.

[87] Young H J & Stanton M L. Influence of environmental quality on pollen competitive ability in wild radish. *Science*, 1990, **248**: 1631~1633.

[88] Kudo G, Maeda T & Narita K. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 48~56.

[89] Harder L D & Barrett S C H. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 1995, **373**: 512~515.

[90] Snow A A, Spira T P, Simpson R, *et al.* The ecology of geitonogamous pollination. In: Lloyd D G & S. C. H. Barrett, eds. *floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York, Chapman & Hall Press, 1996. 191~216

[91] Klinkhamer P G L & de Jong T J. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos*, 1993, **66**: 180~184.

[92] Gallen C, Gregory T & Galloway L F. Cost of self-pollination in a self-incompatible plant *Polemonium viscosum*. *American Journal of Botany*, 1989, **76**:1675~1680.

[95] Pyke G. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*, 1991, **350**: 58~59.

[96] Zhang D Y, Jiang X H & Zhao S L. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms II . Dioecy and optimal resource allocation. *American Naturalist*, 1996, **147**: 115~123.

[97] Zhang D Y & Jiang X H. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms III . The effects of lottery density dependence and pollen limitation. *Journal of Theoretical Biology*, 1997, **185**: 123~131.

[98] Mazer S J, Delesalle V A & Neal P R. Responses of floral traits to selection on primary sexual investment in *Spergularia marina* (Caryophyllaceae): the battle between the sexes. *Evolution*, 1999, **53**: 717~731.

[99] Worley A C, Houle D & Barrett S C H. Consequences of hierarchial allocation for the evolution of life-history traits. *The American Naturalist*, 2003, **161**(1):153~167.

[100] Mendez M & Traveset A. Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individuals in relation to plant and flower size. *Oecologia*, 2003, **137**:69~75.

[101] Iwasa Y & Cohen D. Optimal-growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist*, 1989, **133**: 480~505.

参考文献:

[30] 张大勇,姜新华.植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性.植物生态学报,2001,**25**(2):130~143.

[41] 赵志刚,杜国祯.毛茛科植物交配系统特征与花期资源分析对策.兰州大学学报(自然科学版),2003,**39**(5):70~74.

[66] 赵志刚,杜国祯,任青吉.5种毛茛科植物个体大小依赖的繁殖分配和性分配.植物生态学报,2004,**28**(1):9~16.