

DOI: 10.5846/stxb201405100945

赵梅, 张万灵, 吴春平, 周兵, 肖宜安, 杨滨娟, 杨文亭, 黄国勤. 二型花柱植株金荞麦繁殖特征. 生态学报, 2014, 34(18): 5206-5219.

Zhao M, Zhang W L, Wu C P, Zhou B, Xiao Y A, Yang B J, Yang W T, Huang G Q. Flowering phenology and reproductive strategy study of distyly *Fagopyrum Cymosum*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(18): 5206-5219.

二型花柱植株金荞麦繁殖特征

赵 梅¹, 张万灵^{1,2}, 吴春平¹, 周 兵², 肖宜安², 杨滨娟¹, 杨文亭¹, 黄国勤^{1,*}

(1. 江西农业大学生态研究中心, 南昌 330045; 2. 井冈山大学生命科学学院, 吉安 343009)

摘要:开花物候及繁殖分配是植物适应环境的重要因素。对金荞麦开花物候、繁殖分配及策略进行了研究。结果如下:金荞麦的花果期为每年的 8—11 月, 9 月集中开花, 其集中开花模式有助于吸引昆虫传粉, 提高繁殖成功率; 金荞麦单花开花持续时间为 1—2 d, 种群花期均为 85d。L 型花序花期均为 15—26d, S 型花序花期均为 14—27d, 两者没有显著差异; L 型单花序开花数为 26—131 朵, S 型单花序开花数为 36—147 朵, 两者没有显著差异。L 型和 S 型花序开花动态呈现单峰曲线, 在花序开花后第 11 天 L 型和 S 型都达到最大值, 分别为 7.30% 和 7.20%, 且两种花型具有较高的开花同步性, 这有助于其繁殖适应性的提高。同一个花型中, 雌蕊长、雄蕊长之间存在极显著负相关, 但雌雄总长不存在显著差异, 表明雌蕊长、雄蕊长可能存在权衡关系; 金荞麦的繁殖器官和营养器官生物量在 L 型和 S 型间不存在显著差异, 但其花生物量与植株生物量表现出极显著正相关关系。金荞麦 L 型花生生物量分配极显著大于 S 型, 而总生物量不存在显著差异, 说明金荞麦植株的营养生长与有性繁殖间存在权衡关系。

关键词:金荞麦; 二型花柱; 开花物候; 繁殖投资; 结实特征

Flowering phenology and reproductive strategy study of distyly *Fagopyrum Cymosum*

ZHAO Mei¹, ZHANG Wanling^{1,2}, WU Chunping¹, ZHOU Bing², XIAO Yian², YANG Binjuan¹, YANG Wenting¹, HUANG Guoqin^{1,*}

1 Research Center on Ecological Sciences, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

2 School of Life Sciences, Jinggangshan University, Jian 343009, China

Abstract: Flowering phenology and reproductive allocation are important factors to adapt to the environment. The article studied the flowering phenology and reproductive allocation of *Fagopyrum dibotrys*. *Fagopyrum dibotrys* flowered from August to November, mainly in September, centralized flowering contributes to insects pollination and improves reproductive success; *Fagopyrum dibotrys* flowered 1 to 2 days for a single flower, 85 days for the population. Long-styled capitulum flowered 15 to 26 days, short-styled capitulum flowered 14 to 27 days, the difference is not significant; The flower number of the long-styled single capitulum is 26 to 131, the short-styled capitulum is 36 to 147, the difference is not significant. Flowering dynamic of *F. dibotrys*'s long-styled and short-styled capitulum presented unimodal curve, long-styled and short-styled capitulum both reached maximum 11 days after flowering, was 7.30% and 7.20% respectively, and the two floral morphs maintained high synchronization of flowering, contributing to increase the reproductive adaptability. Pistil and stamens length exhibited very significant negative correlation in the same floral morphs, but the total length showed no significant difference, which showed that there is a trade-off relationship; *Fagopyrum dibotrys*'s vegetative organs and

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (U1033004); 江西省自然科学基金 (20114BAB214011)

收稿日期: 2014-05-09; 修订日期: 2014-08-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hgqjxc@sina.com

reproductive organs biomass existed no significant difference between the long-styled and short-styled, while their floral biomass and plant biomass showed very significant difference. *F. cymosum*'s floral biomass allocation ratio of the long-styled is significantly larger than the short-styled, but the total biomass showed no significant difference, which showed that there is a trade-off relationship in *Fagopyrum dibotrys*'s vegetative growth and sexual reproduction.

Key Words: *fagopyrum dibotrys*; distyly; flowering phenology; reproductive allocation; seed trait

高等植物固着生长的特性使它们不能主动的去寻找配偶,为了在不同的环境下实现雌雄配子的最大繁殖适合度,植物在长期演化过程中进化了多种多样的繁殖系统和繁殖策略^[1]。异型花柱(hererostyly)就是诸多繁殖系统中的一类,是由遗传控制的花形态多样性,该类型植物具有不同个体之间花柱高度和雄蕊高度互补对应的特点,并包括二型花柱(distyly)和三型花柱(tristyly)两种类型^[2-4]。因其独特的花部特征及生态学特性,异型花柱成为进化生物学研究的一个具有模式意义的研究命题^[5],对异型花柱的研究可为植物的生殖发育与进化、珍稀种质资源的保护和利用、生物之间的系统进化提供新的视角和启示,是当前植物繁殖与进化领域的研究热点和难点之一^[6]。

二型花柱是一种花部特征的二型现象,它具有交互式雌雄异位、型内不亲和和自交不亲和系统、以及其他形态和生理特征方面的二型性等特点^[4]。二型花柱的基本特点可以总结如下:同一居群中存在两种不同类型的个体,其中一种类型的个体,雌蕊长度超过雄蕊,柱头位于花药上方,而另外一种类型的个体中花柱的柱头、花药位置正好与第一种类型个体的花相反,即花药的位置高于柱头。与此同时,两种花的柱头和花药的位置大致呈互补对应关系。由于传粉者在两种花型之间利用身体不同部位转移花粉,所以这种互补式雌雄异位可以有效地减少自花授粉和同株异花授粉,从而促进了异型花间的传粉^[2,7-9]。然而,有的二型花柱植物的性器官之间并没有表现出这种精确的互补性差异,所以这种互补性的效率也曾受到质疑^[10]。二型花柱另外一个重要特点就是具有自交不亲和机制,它趋向于阻止自花和同型异花之间的传粉,且仅允许具有相同高度的柱头和花药的异型花之间传粉^[2-3]。二型花柱植物除了花柱及雄蕊的高度二态性以外,还具有一系列的附属的多态性性状,如单花花粉量大小、花冠形

状及大小、柱头形态、花药形态、花粉粒形态及大小、花粉外壁纹饰、花粉颜色、内含物类型、柱头乳突细胞形态等^[4]。然而,在不同物种中的二型花柱的多态性也不尽相同,通常较多的表现在单花花粉量及花粉大小方面,而在花粉形状、颜色及外壁纹饰方面则较少表现出二型性^[4,11]。到目前为止,还没有一组明确的多态特征被认为是定义二型花柱的植物的标准。

荞麦属(*Fagopyrum* Mill.)是蓼科(Polygonaceae)报道中具有较多异型花柱植物种类的主要属之一^[12-15],其研究为理解异型花柱植物特征及其进化趋势提供了重要素材。金荞麦(*F. cymosum*)隶属于蓼科荞麦属,是一种多年生草本植物,1999年被列为国家Ⅱ级重点保护野生植物,具有清热解毒、消肿止痛等药效,是荞麦属中药用价值最大的一个种,广泛分布于我国陕西和华东、华中、华南、西南地区,其中江西是金荞麦药材主要产地之一。目前对金荞麦的研究,出于其巨大药用价值,主要集中在化学成分、药理药效、种子资源分布、营养成分研究等方面,而关于金荞麦的花柱异型性、繁殖系统、传粉网络、进化机制等方面的研究很少,所以本文通过对不同花型金荞麦的花部形态、花部器官生物量进行比较研究,确定金荞麦属于典型的二型花柱植物;通过野外调查研究金荞麦植株不同花型株数比,克隆分株数,绝对株高,伴生种及生物量配置情况,探讨与花柱异型性有何关联;对金荞麦两种花型植株的结实特征及发芽率进行统计,分析金荞麦的繁殖状况与花柱异型的联系。这为金荞麦的生殖发育与进化、珍稀种质资源的保护和利用、生物之间的系统进化提供新的视角和启示。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概括

研究样地设于江西省井冈山大井(26°27—26°

40°N、113°39′—114°23′E),该地地处南岭山地罗霄山脉中段,山体呈东北-西南走向,境内山势高峻、群山层叠、峰丘相间、岭谷夹持、地形复杂。最高海拔 1841 m,最低海拔 202 m,土壤以山地黄壤为主,土层厚度一般在 50—80 cm,土质疏松、肥沃、湿润,孕育了大面积的森林植被。其主要的伴生种有蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*),周毛悬钩子(*Rubus amphidasys*),火炭母(*Polygonum chinense*),牛膝(*Achyranthes bidentata*),活血丹(*Glechoma longituba*),风轮菜(*Clinopodium chinense*),石生繁缕(*Stellaria vestita* Kurz),悬铃木叶苧麻(*Boehmeria*

tricuspis (Hance) Makino.),山麻黄(*Psilopogon sinensis* Hemsl.),茜草(*Rubia cordifolia*),尼泊尔老鹳草等(*Geranium nepalense*)。

1.2 环境因子监测

在试验期间,采用 ARN-17 室外温湿度记录仪进行 24 h 连续监测研究区的空气温度和湿度,记录地表以上 20 cm 空气温湿度,每 1 h 储存 1 次数据。监测结果表明(图 1),研究区内 2012 年 8 月 19 日—10 月 18 日的平均气温为 19.72℃,由于常年都是阴雨天气,所以该地区湿度很高,平均湿度达到 92.12%。

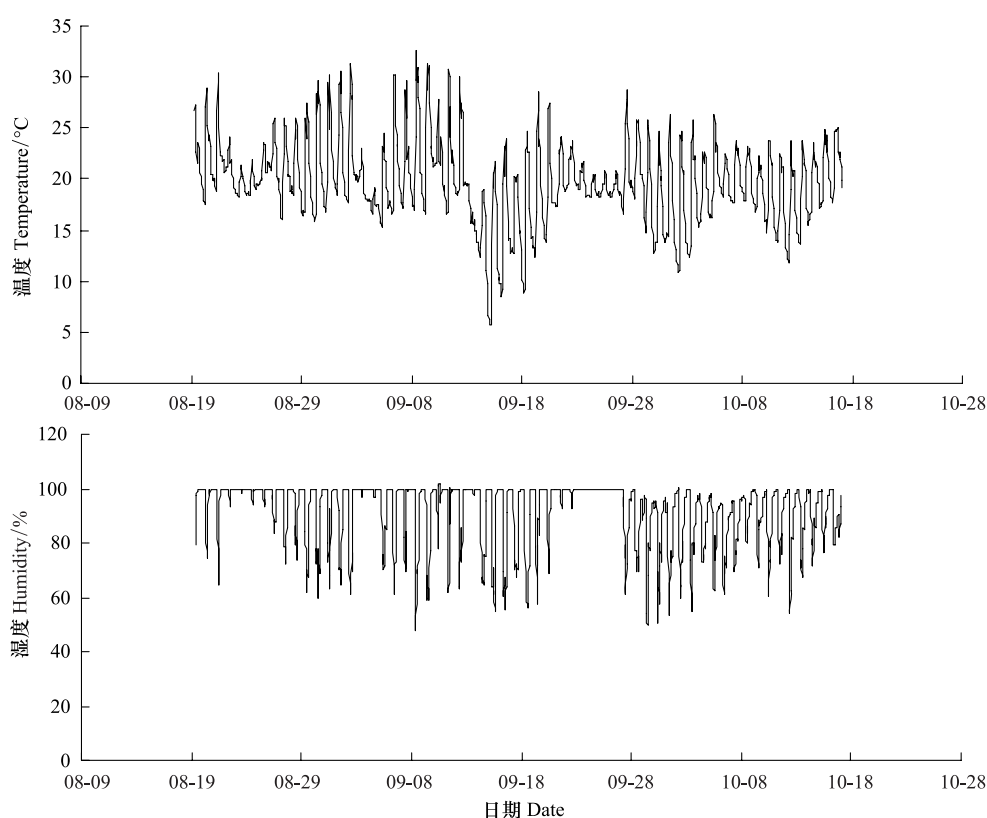


图 1 研究样区空气温湿度(2012 年)

Fig.1 Air temperature and humidity in sample region

1.3 研究方法

1.3.1 单花开花动态及花形态特征的观测

在金荞麦开花盛期期间,用记号笔标记好不同花柱类型的花蕾各 30 朵,在自然条件下每天观察花蕾,直至花朵开放,花朵开放当天,连续观察花朵开放状态,之后每天继续观察直至花朵凋谢或者见绿色果实视为单花花期结束,并记录花的状态和开放过程、花的颜色、花药的行为、柱头的变化、散粉过程等,尤其注意柱头和花药的位置变化^[16]。

1.3.2 花序开花动态观测

在金荞麦开花盛期前,即 2012 年 9 月 11 日,用在各个样地的每种花柱类型分别选取 30 个未开花的花序进行编号观察,从花序第 1 天开花开始,每天统计单花序开花的数量,直到该花序花期结束。

1.3.3 开花物候观测

金荞麦开花前,在井冈山分布区内分别随机选择 L 型和 S 型 78 株和 76 株进行开花物候观测,观测以花序为单位,从第 1 个花序开花开始,记录植

株花柱类型,每 3d 统计 1 次每个植株新开花花序的个数,并且用标签纸标记,直到植株花期结束。根据开花数观测计算开花物候参数:始花时间及当日花数,终花日期及当日花数,开花高峰日期(该植株 50%的花开放时的日期)及当日花数,个体(或种群)总花期长度和平均花期长度,平均开花振幅(单位时间开花数,用花数株⁻¹d⁻¹表示),相对开花强度和开花同步性(Synchrony)(同步指数)。上述参数中,除同步指数外,其余均在植株个体和种群两个水平上进行描述。个体水平的物候参数以所标记的全部个体的平均值计算,其中始花日期则为第 1 个开花植株的开花日期;种群水平则分别为:5%的个体开始时视为始花,50%的个体达到开花高峰时视为种群开花高峰期,95%的植株开花结束时视为种群花期结束^[16]。

用同步指数(S_i)检测开花同步性高低,具体方法根据文献并稍作调整:

$$S_i = 1/(n-1) [1/f] \sum_{j=1}^n e_{ij} \neq i$$

式中, e_{ij} 表示个体*i*和*j*花期重叠时间(d), f_i 表示个体*i*开花的总时间(d), n 表示样地中个体总数。 S_i 的变异范围为 0—1,“0”表示种群内个体花期无重叠,“1”则表示完全重叠^[16]。

始花时间的确定方法以 8 月 6 日为第 1 天(计为 1),8 月 7 日为第 2 天(计为 2),依次类推。

1.3.4 繁殖投资及策略

2012 年 9 月 22 日,随机选取金荞麦 L 型和 S 型完全开放的花各 40 朵,为防止花萎焉,每次取样 10 朵,用游标卡尺分别测量花的雌蕊长、雄蕊长及雌雄间距,以研究金荞麦花部雌、雄蕊长度之间的相关性。

在金荞麦开花高峰期,从 4 个样地随机选取 L 型和 S 型植株各 20 株,分别进行编号。从每个植株随机选取 40 朵花分别测量花部雌蕊长、雄蕊长及雌雄间距,然后把每株测量好的花解剖分为雌蕊、雄蕊以及花其余部分,进行与植株相对应的编号,带回试验室,烘箱 80℃ 烘 48 h,称其干重。全部采用全收获法,测量单株克隆分株数、植株绝对高度、单株叶片数、单株花序数、单株节间数(主茎节间数)以及根长,之后把植株清洗干净,分为根、茎、叶和花序 4 个部分,用信封袋装袋编号带回试验室,烘箱 80℃ 烘 72 h,称其干重,其中花生物量包含了之前解剖花的

生物量。然后根据以下公式计算相关参数:

$$\text{总生物量} = \text{根生物量} + \text{茎生物量} + \text{叶生物量} + \text{花生物量}$$

$$\text{根生物量分配} = \text{根生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{茎生物量分配} = \text{茎生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{叶生物量分配} = \text{叶生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{花生物量分配} = \text{花生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{根冠比} = \text{根生物量} / (\text{茎生物量} + \text{叶生物量} + \text{花生物量})$$

$$\text{繁殖/营养} = \text{花生物量} / (\text{茎生物量} + \text{叶生物量} + \text{根生物量})$$

1.3.5 结实特性

在 2012 年 10 月 20 日至 11 月 10 日,在果实成熟未脱落前,对各个样地中的试验开始标记的金荞麦两种花型植株进行结实特性相关统计测量,并且收集种子。统计测量的项目包括果穗长、果序柄长、果数、花数、计算出结实率、果序长(=果穗长+果序柄长)。种子用信封袋装袋,做好标记后带回试验室,用烘箱在 35℃ 下烘 48 h,并且称量其千粒重。等种子成熟时采集金荞麦两种花型的种子,第 2 年 4 月份下旬选取两种花型的种子各 600 粒,分 3 组进行埋沙播种,统计其发芽率。

2 结果与分析

2.1 单花开花动态及花形态特征

金荞麦花序伞房状,花直径大于 6mm,每苞片内着生花 2—6 朵;花被片 5,白色;雄蕊 8 枚,两轮排列,内 3 外 5;花柱 3,1 室。花被片基部着生圆球形的黄色蜜腺,花开放时有分泌物产生,无香味。花被片在开花期间由白色变成浅黄色,结实后逐渐变成褐色并凋落。单花从开放到散粉末期一般持续 1—2 d。单花期依其形态和散粉特征可分为 4 个时期:(1)花苞阶段。这段时间的花藏于苞片内,通过苞片口可以看见白色的花被片,大概持续 7d 左右。(2)开花前期。即开花之前一天,这时花苞会在短时间内膨胀,直到开花当天处于临放状态。(3)散粉前期,指开花当天至花药开裂前,花被片 5 裂,偶见 6 裂或者 8 裂,花瓣和雄蕊展开或者未完全展开。(4)散粉初期,内轮雄蕊一般比外轮雄蕊大,颜色更红,内轮雄蕊开裂 1—2 花药。(5)散粉盛期,一般情况在当天 11:00 左右,8 花药全部裂开,受天气的影响,

有的会延长到下午,甚至不开裂。(6)凋谢期,开花当天 15:00—18:00 期间,花被片,花柱及雄蕊开始聚拢,之后花药开始干枯,单花的从开花到凋谢或者结果大概持续 3—7 d,开花第 2 天之后,花形态基部保持不变,变化的主要是花被片颜色,花柱颜色以及雄蕊颜色(表 1)。

表 1 金荞麦单花开花动态及形态功能特征观测
Table 1 The floral blooming and morphology of *Fagopyrum dibotrys*

观测指标 Items		观测结果 Results	
		L 型	S 型
花开放时间 The opening hours of follower		6:40—8:30	6:30—8:30
花开放持续时间 The continued opening hours of followers		1d	1d
散粉时间 Shedding time		8:00—17:00	8:00—17:00
花柱分开时间 Style separate time		8:00—9:00	6:30—6:30
花闭合时间 The closing time of followers		15:00—18:00	15:00—18:00
花闭合程度 The closed degree of followers		微张开	张开
花凋谢时间 The wither time of followers		第 3—7 天	第 3—7 天
结果时间 Ripening time		第 5—7 天	第 5—7 天
花瓣雄蕊雌蕊枯萎顺序 The withered order of stamens pistils in petals		同时	同时
花瓣发育变化	颜色变化	白-浅黄-褐色	白-浅黄-褐色
The developmental changes of petal	大小变化	伸长-张开-卷缩	伸长-张开-蜷缩
柱头发育状态	颜色变化	白-浅黄-褐色-黑色	白-浅黄-褐色-黑色
The developmental state of Stigma	形状	不变	不变
	位置变化	直立聚拢-三分叉	三分叉
雄蕊发育状态	花药颜色	内轮花药颜色比外轮更鲜红,红色(粉红)-淡黄-暗红-干黄-黑色	内轮花药颜色比外轮更鲜红,红色(粉红)-淡黄-暗红-干黄-黑色
The development status of stamen	花药大小	外轮花药比内轮花药大	外轮花药比内轮花药大
	花药开裂状况	内轮花药比外轮先开,花药外向上朝,2纵裂	内轮花药比外轮先开,花药外向上朝,2纵裂
	花药与柱头间距	由短变长再变短,变化幅度小	由短变长再变短,变化幅度大
分泌物 Secretion		有	有
昆虫盗蜜现象 Insect nectar robbing		有	有
气味 Smell		无	无

2.2 花序开花动态

金荞麦花序一般有 3 个小花穗,少见 2、4、5 个,一般是靠近花序基部的苞片内包被的花最先开,开始时总体呈现从下往上开放顺序,当苞片内第一轮开完后,又会长出下一轮花苞,靠近花序基部苞片内开的花数比花顶部多。

通过花序开放动态观测表明:金荞麦 L 型花序花期为 15—26d,均值为(20.36±0.53)d,S 型花序花期为 14—27d,均值为(21.42±0.53)d,S 型花序花期比 L 型长,但两者差异不显著($F=1.974, P=0.164$)。

金荞麦 L 型单花序开花数为 26—131 朵,均值为(76.53±4.00)朵,S 型单花序开花数为 36—147

朵,均值为(83.33±4.16)朵,S 型单花序花数比 L 型大($F=1.388, P=0.243$)。

金荞麦花序开花动态曲线见图 2,金荞麦 L 型和 S 型花序开花数只有 1 个峰值,在花序开花后第 11 天 L 型和 S 型都达到最大值,分别为 7.30%和 7.20%。

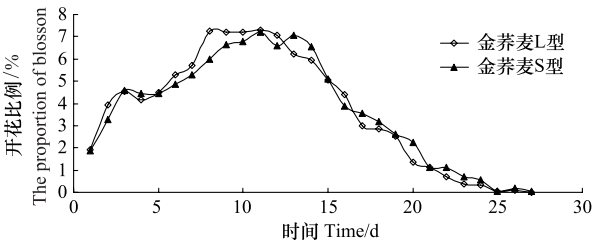


图 2 金荞麦花序开花动态曲线(2012 年)
Fig.2 The blooming cures of inflorescence of *Fagopyrum dibotrys*

2.3 开花物候

研究结果表明,金荞麦不同花柱类型种群间开花物候进程存在一定差异(图3)。金荞麦 L 型和 S 型种群花期长均为 85d,但 L 型开花进程总体比 S 型更早。

金荞麦种群在江西井冈山大井的花果期为每年的 8—11 月份,开花时间进程在不同花柱类型种群间基本相似,其个体和种群开花物候特征见表 2。金荞麦不同花柱类型种群间始花日期相差不明显,

L 型和 S 型的始花日期都是 8 月 6 日,而开花高峰期 L 型要比 S 型的早 3d。

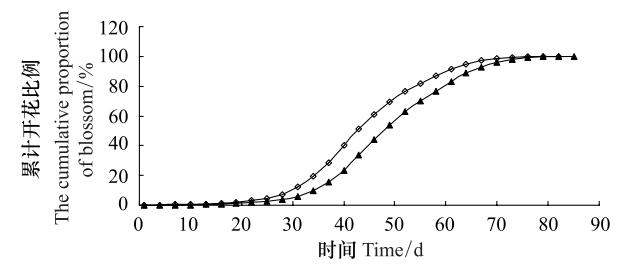


图 3 金荞麦种群开花进程(2012 年)
Fig.3 Flowering process of *Fagopyrum dibotrys*

表 2 金荞麦个体和种群水平的开花物候(2012 年)

Table 2 Phenology at the plant and population levels in *Fagopyrum dibotrys*

观测指标 Items		金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i>	
		L 型 L-form	S 型 S-form
个体 Plants			
个体数 The individual number		42	36
始花时间及当日平均花序数	日期	08-06	08-06
The first flower blooming time and the average day flower number	平均花序数	2	1
	变异范围/d	0—58	0—26
花期持续时间	持续时间/d	54d	57d
Flowering duration	变异范围/d	16—79	25—85
开花高峰期	日期	09-20	09-23
Blossom peak	花序数	45	34
	变异范围	4—209	4—141
开花振幅 Blossom amplitude		8	7
种群 Population			
始花时间及当日平均花序数	平均花序数	3	1
The first flower blooming time and the average day flower number	日期	08-09	08-06
花期持续时间 Flowering duration	持续时间/d	85	85
开花高峰期 Blossom peak	日期	09-23	09-26
	花序数	39	34
开花振幅 Blossom amplitude		8	7
终花日期及当日平均花数	日期	10-29	10-29
The first flower blooming time and the average day flower number	花序数	3	2

开花物候曲线图 4 表明:金荞麦 L 型和 S 型开花比例均逐渐上升至高峰,然后缓慢下降,但是 L 型上升的趋势要比 S 型的明显,且金荞麦 L 型和 S 型

开花同步指数分别为 0.936 和 0.915,同步指数表现出 L 型比 S 型大。

2.4 花部各构件基本特征及其相关性分析

研究结果表明,金荞麦不同花柱类型花的雌雄蕊特征存在一定差异。金荞麦 L 型雌蕊长 (3.39 ± 0.04) mm 显著大于 S 型 (1.89 ± 0.04) mm ($F = 619.515, P = 0.000$); L 型雄蕊长 (1.80 ± 0.02) mm 显著小于 S 型 (3.19 ± 0.06) mm ($F = 553.071, P = 0.000$); L 型雌雄间距 (1.27 ± 0.04) mm 显著小于 S 型 (1.99 ± 0.05) mm ($F = 143.890, P = 0.000$); 雌雄蕊总长无显著差异(表 3)。

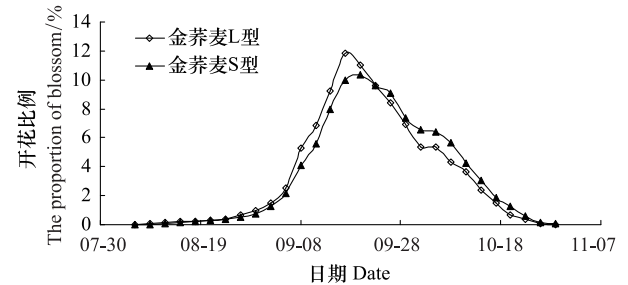


图 4 金荞麦开花物候曲线(2012 年)
Fig.4 Flowering phenology cures for *Fagopyrum dibotrys*

表 3 金荞麦花部雌雄蕊基本特征

Table 3 Pistil and stamen basic characteristics of *Fagopyrum dibotrys*

观测项	金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i> (Mean±SE)	
	L 型 L-from	S 型 S-from
雌蕊长 Pistil length/mm	3.39±0.04	1.89±0.04
雄蕊长 Stamen length/mm	1.80±0.02	3.19±0.06
雌雄间距 Spacing of pistil and stamen/mm	1.27±0.04	1.99±0.05
雌雄蕊总长 Total length of pistil and stamen/mm	5.20±0.05	5.08±0.08

金荞麦雌蕊长与雌雄蕊总长($r=0.390$)存在极显著正相关,与雄蕊长($r=-0.852$)、雌雄间距($r=$

-0.721)存在极显著负相关;雄蕊长与雌雄间距($r=0.850$)存在极显著正相关(表 4)。

2.5 花部各构件生物量分配

金荞麦花部各构件生物量的分配见表 5,L 型花部的雄蕊生物量(4.07 ± 0.22)mg 极显著小于 S 型(5.13 ± 0.32)mg($F=7.482,P=0.009$);L 型花其余部分生物量(15.28 ± 0.63)mg 显著小于 S 型(17.52 ± 0.79)mg($F=143.890,P=0.000$);L 型花部总生物量(21.03 ± 0.79)mg 显著小于 S 型(24.35 ± 1.01)mg($F=143.890,P=0.000$);而雌蕊的生物量及花各构件生物量分配都不存在显著差异。

表 4 金荞麦花部雌雄蕊相关性结果

Table 4 Correlation among the pistil and stamen of *Fagopyrum dibotrys*

分类群 Taxon	检测项 Items	雌蕊长 Pistil length	雄蕊长 Stamen length	雌雄间距 Spacing of pistil and stamen	雌雄蕊总长 Total length of pistil and stamen
金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i>	雌蕊长	1	-0.852 **	-0.721 **	0.390 **
	雄蕊长		1	0.850 **	0.150
	雌雄间距			1	0.134

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

表 5 金荞麦花部各构件生物量分配(平均值 Mean±SE)

Table 5 Module biomass allocation of *Fagopyrum dibotrys* flower

观测项 Items	L 型 L-form	S 型 S-form	F	P
雌蕊生物量 The biomass of pistil /mg	1.68±0.11	1.71±0.12	0.027	0.871
雄蕊生物量 The biomass of stamen//mg	4.07±0.22	5.13±0.32	7.482	0.009
花其余部分生物量 The biomass of the rest of flowers/mg	15.28±0.63	17.52±0.79	4.916	0.000
总生物量 The total biomass/mg	21.03±0.79	24.35±1.01	6.713	0.000
雌蕊生物量分配 The ratio of pistil/%	7.90±0.33	6.99±0.40	3.124	0.085
雄蕊生物量分配 The ratio of stamen/%	19.46±0.92	21.14±1.05	1.442	0.237
雌雄蕊总生物量分配 The proportion of total biomass/%	27.37±1.00	28.13±1.02	0.288	0.594

2.6 营养生长和生殖生长间的资源分配

结果表明,金荞麦不同花柱类型植株各构件生物量的分配存在差异(表 6 和图 5)。金荞麦 L 型花生生物量分配(6.34 ± 0.75)%极显著大于 S 型($3.96\pm$

0.39)%($F=7.781,P=0.008$);L 型繁殖/营养比(0.07 ± 0.01)显著小于 S 型(0.04 ± 0.01)($F=7.781,P=0.008$);而植株个体其他构件生物量及生物量分配均不存在显著差异。

表 6 金荞麦植株各构件生物量分配(平均值 Mean±SE)

Table 6 Module biomass allocation of *Fagopyrum dibotrys*

观测项 Items	金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i>	
	L 型 L-from	S 型 S-from
单株克隆分株数 Number of clone plant/个	5.70±1.27	7.10±1.17
植株高度 Plant height/cm	167.35±14.78	197.65±16.96
单株叶片数 Number of leaves per plant /片	350.60±81.36	390.55±50.48
单株花序数 Inflorescence number per plant /个	235.35±52.81	258.15±48.29

观测项 Items	金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i>	
	L 型 L-from	S 型 S-from
单株节间数 Several nodes per plant/节	33.00±2.30	33.20±2.22
根长 Root length/cm	41.50±5.48	34.08±3.02
根生物量 Root biomass/g	35.44±9.13	58.63±10.11
茎生物量 Stem biomass/g	54.51±13.86	75.66±16.17
叶生物量 Leaf biomass/g	5.95±1.50	8.65±1.52
花生物量 Leaf biomass/g	5.29±1.06	5.48±1.03
总生物量 The total biomass/g	101.20±22.38	148.41±26.04
根冠比 Root-shoot ratio	0.82±0.19	0.84±0.14
繁殖/营养 Reproduction/ nutrition	0.07±0.01	0.04±0.01

2.7 有性繁殖分配与个体大小的关系

研究表明,金荞麦的花序生物量与植株生物量表现出极显著正相关关系($y=0.0328x+1.2885$, $R^2=$

0.6097, $P=0.000$),说明金荞麦繁殖投入与植株大小呈正相关,同时金荞麦 L 型和 S 型植株均表现出繁殖投入与植株大小呈正相关($P=0.000$)(图 6)。

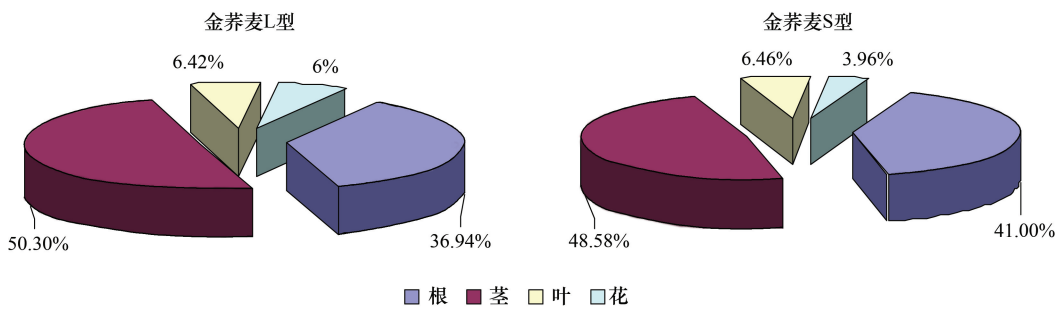


图 5 金荞麦植株各构件生物量分配

Fig.5 Biomass allocation ratio of the two morphs of *Fagopyrum dibotrys*

2.8 雌雄蕊长短与花部生物量分配间的相关性

通过对金荞麦雌雄蕊长度与花部生物量分配的相关性分析表明:从金荞麦植株来分析,花部雌蕊长与雄蕊生物量($r=-0.374$)呈显著负相关,与雌蕊生物量分配($r=0.344$)呈显著正相关;雄蕊长与雄蕊生物量($r=0.388$)呈显著正相关,总生物量($r=0.439$)

呈极显著正相关;雌雄间距与雄蕊生物量($r=0.409$)、总生物量($r=0.445$)呈极显著正相关;雌雄蕊长度比与雌蕊生物量分配($r=0.324$)呈显著正相关,与雄蕊生物量($r=-0.382$)、总生物量($r=-0.360$)呈显著负相关(表 7)。

表 7 金荞麦雌雄蕊长度与花部生物量分配相关性							
Table 7 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> ' flower							
观测项 Items	雌蕊生物量 The biomass of pistil	雄蕊生物量 The biomass of stamen	花其余部位 生物量 The biomass of the rest of flowers	总生物量 The total biomass	雌蕊 生物量分配 The ratio of pistil	雄蕊 生物量分配 The ratio of stamen	雌雄蕊总 生物量分配 The proportion of total biomass
雌蕊长度 Pistil length	0.098	-0.374 *	-0.232	-0.281	0.344 *	-0.247	-0.117
雄蕊长度 Stamen length	0.063	0.388 *	0.407 **	0.439 **	-0.282	0.114	0.008
雌雄间距 Spacing of pistil and stamen	0.100	0.409 **	0.400 *	0.445 **	-0.248	0.140	0.046
雌雄蕊长度比 Total length of pistil and stamen	0.026	-0.382 *	-0.320 *	-0.360 *	0.324 *	-0.181	-0.059

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

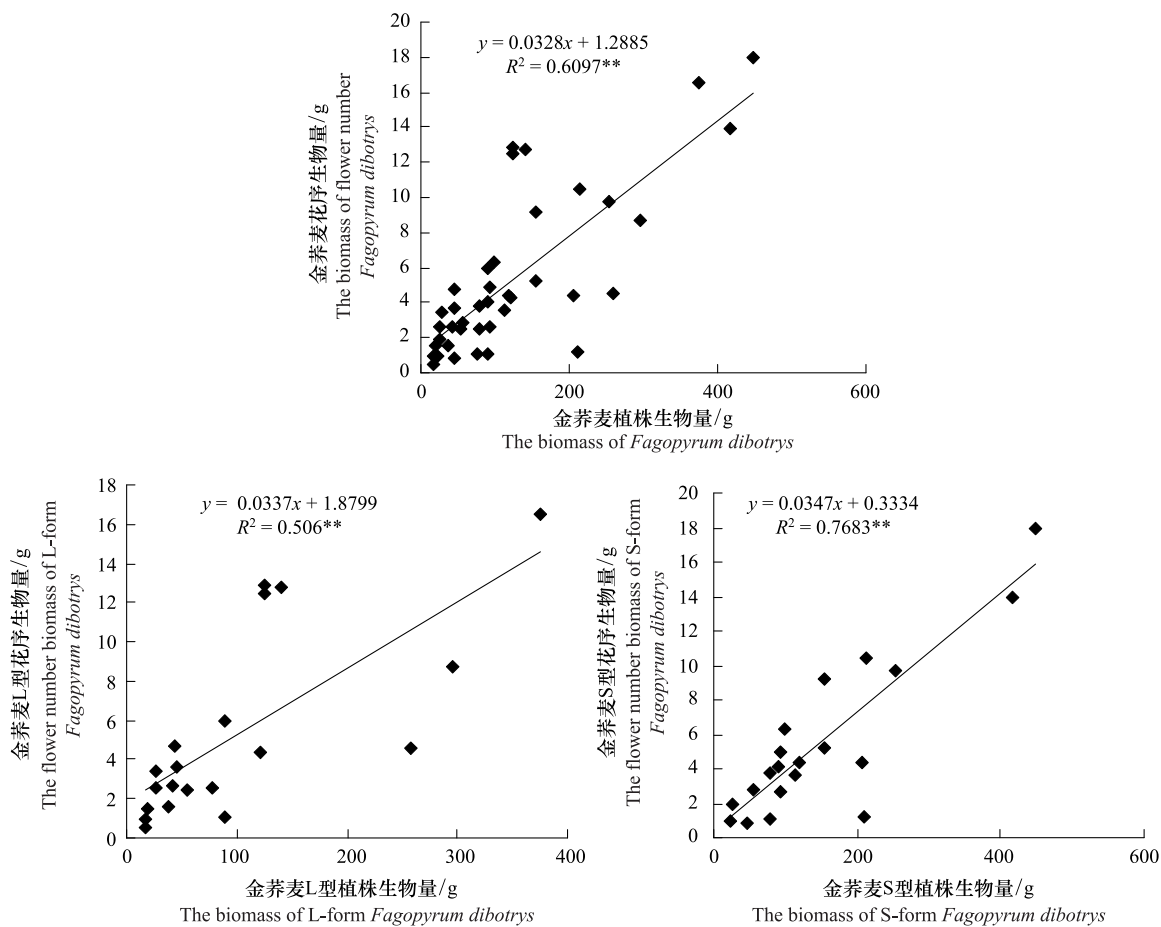


图 6 二型花柱金荞麦植株的花生物量与植株生物量的关系

Fig.6 The relationship between total flower biomass and plant biomass in the two morphs of *Fagopyrum dibotrys*

* * $P<0.01$

表 8 金荞麦雌雄蕊长度与花部生物量分配相关性(L 型)

Table 8 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> ' flower (L type)							
观测项	雌蕊 生物量	雄蕊 生物量	花其余部位 生物量	总生物量	雌蕊 生物量分配	雄蕊 生物量分配	雌雄蕊 总生物量分配
雌蕊长度	0.375	0.126	0.465 *	0.457 *	0.143	-0.248	-0.181
雄蕊长度	0.090	-0.177	0.348	0.241	-0.115	-0.429	-0.436
雌雄间距	0.554 *	0.277	0.466 *	0.524 *	0.373	-0.117	0.017
雌雄蕊长度比	0.282	0.263	0.141	0.223	0.242	0.120	0.192

* 相关性显著 ($P<0.05$) ; * * 相关性极显著 ($P<0.01$)

表 9 金荞麦雌雄蕊长度与花部生物量分配相关性(S 型)

Table 9 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> ' flower (S type)							
观测项	雌蕊 生物量	雄蕊 生物量	花其余部位 生物量	总生物量	雌蕊 生物量分配	雄蕊 生物量分配	雌雄蕊 总生物量分配
雌蕊长度	0.497 *	-0.012	0.204	0.214	0.475 *	-0.208	-0.031
雄蕊长度	0.133	0.071	0.274	0.252	-0.059	-0.136	-0.162
雌雄间距	-0.172	0.056	0.062	0.045	-0.326	0.019	-0.106
雌雄蕊长度比	0.440	-0.089	-0.019	0.009	0.596 **	-0.122	0.104

* 相关性显著 ($P<0.05$) ; * * 相关性极显著 ($P<0.01$)

从金荞麦 L 型植株来分析,花部雌蕊长与总生物量($r=0.457$)呈显著正相关;雌雄间距与雌蕊生物量($r=0.554$)、总生物量($r=0.524$)呈极显著正相关(表 8)。

从金荞麦 S 型植株来分析,花部雌蕊长与雌蕊生物量($r=0.497$)、雌蕊生物量分配($r=0.475$)呈显著正相关;雌雄蕊长度比与雌蕊生物量分配($r=0.596$)呈显著正相关(表 9)。

2.9 雌雄蕊长度与植株生物量分配间的相关性

通过对金荞麦雌雄蕊长度与植株生物量分配间的相关性分析表明:从金荞麦植株来分析,花部雌蕊长与植株花生物量分配($r=0.459$)呈极显著正相关;雌雄间距与植株根生物量($r=0.316$)、叶生物量($r=0.321$)呈显著正相关;雌雄蕊长度比与花生物量分配($r=0.434$)呈显著正相关(表 10)。

表 10 金荞麦雌雄蕊长度与植株生物量分配相关性

Table 10 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> plant									
观测项	根生物量 Root biomass	茎生物量 Stem biomass	叶生物量 Leaf biomass	花生物量 Flower biomass	总生物量 Total biomass	根生物 量分配	茎生物 量分配	叶生物 量分配	花生物 量分配
雌蕊长度	-0.221	-0.172	-0.109	-0.004	-0.194	-0.100	0.007	0.085	0.459 **
雄蕊长度	0.302	0.169	0.210	0.021	0.211	0.206	-0.171	0.039	-0.379 *
雌雄间距	0.316 *	0.271	0.321 *	0.138	0.311	-0.004	0.018	0.131	-0.227
雌雄蕊长度比	-0.239	-0.154	-0.137	0.000	-0.183	-0.157	0.088	0.035	0.434 **

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

表 11 金荞麦雌雄蕊长度与植株生物量分配相关性(L 型)

Table 11 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> ' plant (L type)									
观测项	根生物量	茎生物量	叶生物量	花生物量	总生物量	根生物 量分配	茎生物 量分配	叶生物 量分配	花生物 量分配
雌蕊长度	-0.046	0.094	0.310	0.074	0.064	-0.265	0.149	0.477 *	0.357
雄蕊长度	-0.244	-0.299	-0.170	-0.130	-0.303	0.201	-0.299	0.154	0.133
雌雄间距	0.054	0.335	0.423	0.320	0.273	-0.461 *	0.391	0.407	0.387
雌雄蕊长度比	0.185	0.378	0.488 *	0.193	0.352	-0.424	0.395	0.335	0.218

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

表 12 金荞麦雌雄蕊长度与植株生物量分配相关性(S 型)

Table 12 Correlation between the length of pistil and stamen and the biomass allocation of <i>Fagopyrum dibotrys</i> ' plant (S type)									
观测项	根生物量	茎生物量	叶生物量	花生物 量量	总生物量	根生物 量分配	茎生物 量分配	叶生物 量分配	花生物 量分配
雌蕊长度	0.330	-0.179	0.267	0.019	0.033	0.603 **	-0.653 **	0.115	-0.052
雄蕊长度	0.326	-0.011	0.165	0.064	0.132	0.400	-0.438	0.094	-0.032
雌雄间距	0.274	0.158	0.174	0.142	0.220	0.098	-0.136	0.102	0.057
雌雄蕊长度比	0.066	-0.222	0.129	-0.058	-0.107	0.343	-0.375	0.071	-0.011

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

从金荞麦 L 型植株来分析,花部雌蕊长与植株叶生物量配置($r=0.477$)呈显著正相关;雌雄间距与雌蕊生物量根生物量分配($r=-0.461$)呈显著正相关;雌雄蕊长度比与叶生物量($r=0.488$)呈显著正相关(表 11)。

从金荞麦 S 型植株来分析,花部雌蕊长与根生物分配($r=0.603$)呈极显著正相关,与茎生物量分配($r=-0.653$)呈极显著负相关(表 12)。

2.10 结实特性

研究结果表明(表 13),金荞麦不同花柱类型之间的结实特性存在一定差异,L 型和 S 型种群的结实率分别为(9.22 ± 0.60)%和(9.77 ± 0.48)%,不存在显著差异($F=0.506$, $P=0.477$),L 型千粒重为(29.67 ± 0.27)g,S 型为(30.5 ± 0.2)g,差异显著($F=5.883$, $P=0.026$),其他观察项 S 型都比 L 型大,但不存在显著差异。金荞麦植株结实特性 S 型都要比 L 型大,这是否暗示金荞麦 S 型植株的有性繁殖能力

比 L 型的强,有待进一步论证。

表 13 金荞麦植株结实特性(平均值 Mean ± SE)

Table 13 Fruit setting characters of the two morphs of *Fagopyrum dibotrys*

观察项 Items	金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i>	
	L 型 L-form	S 型 S-form
果穗长 Items/mm	28.17±0.59	29.18±0.61
果柄长 Stalk lengt/mm	52.46±2.02	54.25±2.04
果序长 Infructescences length/mm	80.63±2.41	83.43±2.50
单花序花数 Number of single inflorescence/朵	79.60±2.07	84.42±2.01
结实率 Seed setting rate/%	9.22±0.60	9.77±0.48
千粒重 1000-grain weight /g	29.67±0.27	30.5±0.20
发芽率 Germination rate/%	43.33±6.53	48.83±7.29

分析金荞麦结实特征与果序特征的相关性表明,金荞麦花果穗长与果序柄长($r=0.624$)、果序长($r=0.762$)、单花序花数($r=0.662$)、单花序结果数($r=0.138$)呈极显著正相关,与结实率($r=-0.206$)呈极显著负相关;果序柄长与果序长($r=0.0982$)、单花序花数($r=0.543$)、单花序结果数($r=0.189$)呈极显著正相关;果序长与单花序花数($r=0.612$)、单花序结果数($r=0.190$)呈极显著正相关,与结实率($r=-0.132$)呈极显著负相关;单花序花数与单花序结果数($r=0.167$)呈极显著正相关,与结实率($r=-0.39$)呈极显著负相关;单花序结果数与结实率($r=0.719$)呈极显著正相关(表 14)。这说明金荞麦果穗长、果序柄长、果序长越长,其花数、结实数就越多,但是结实率却表现出显著下降的趋势,从权衡角度来看,金荞麦植株的花序数越多,其繁殖适应性就越强。

表 14 金荞麦结实与果序相关性

Table 14 Correlation among fruit setting and inflorescence of *Fagopyrum dibotrys*

分类群 Taxon	观测项 Items	果穗长 Ear length	果序柄长 Stalk lengt	果序长 Infructescences length	单花序花数 Number of single inflorescence	单花序结果数 Number of fruits single inflorescence	结实率 Seed setting rate
金荞麦	果穗长	1	0.624 **	0.762 **	0.662 **	0.138 **	-0.206 **
	果序柄长		1	0.982 **	0.543 **	0.189 **	-0.098
	果序长			1	0.612 **	0.190 **	-0.132 **
	单花序花数				1	0.167 **	-0.39 **
	单花序结果数					1	0.719 **
	结实率						1

* 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.01$)

3 讨论

3.1 开花物候特点及影响因素

开花物候是植物重要的生活史特征之一,也是一个重要的适合度因子^[17-19]。植物的开花物候对其生殖成功有重要影响。有研究表明,开花物候不仅与植物类群的系统及遗传特性有关^[20],还与环境条件(如纬度、海拔、光照、温度和湿度等)有密切的联系^[21-22]。植物的开花物候可表现在种群、个体、花序和单花水平上。一个种群的开花物候是其植物个体物候的总和,这些个体的开花物候又可以分解为多种变量,比如,始花期、开花高峰期和开花持续时间及开花数等^[23]。金荞麦具有花柱二型性的特征,野外调查发现这两类型植物互为伴生种,柱头高度和

花药高度二型性是十分明显的,观察者仅凭肉眼就可以准确判断金荞麦所属的花型,这为野外从种群、个体、花序和单花水平上调查开花物候在不同花柱类型间存在的差异提供条件。

金荞麦的单花寿命不是很稳定,均约为 10—14d,这可能与开花期间环境条件的影响有关,也可能与开花的时期有关,单花开花持续时间一般为 1d,低温阴天时,会出现两天的花开持续时间,但是此类花在花开的第 2 天持续时间通常只有半天时间。金荞麦单花花期在 L 型和 S 型间不存在差异,但在花展示方面存在一定差异,同一天内,L 型花的开放时间通常要比 S 型慢几分钟,因为 S 型花在开放前,由于花内的雄蕊向外扩张而产生了张力,迫使花被片张开,这种现象在观察中变现的很明显,尤其阴雨

天。由此可见,温度和遗传因子是影响金荞麦花开放动态的主要因子。

金荞麦花序属于伞状花序,由 2—5 个小花穗组成,花开放顺序从花序基部开始。研究结果表明,金荞麦 S 型花序开花天数为 (21.42 ± 0.53) d,比 L 型花序开花天数 (20.36 ± 0.53) d 长 ($F = 1.974, P = 0.164$);金荞麦 S 型单花序开花数 (83.33 ± 4.16) 朵比 L 型 (76.53 ± 4.00) 朵多 ($F = 1.388, P = 0.243$)。这说明金荞麦 S 型植株要比 L 型植株投入到繁殖器官的资源多,这可能促成金荞麦 S 型有性繁殖能力比 L 型强,从而提高它们对环境的适应性。从金荞麦花序开花动态曲线图可知,它们的花序开花动态 L 型和 S 型间开花同步性高,金荞麦 L 型和 S 型花序在开花第 11 天达到高峰,L 型和 S 型花序当天开花量分别占总开花量的 7.30% 和 7.20%,前期开花迅速,后期缓慢下降,这可能与花序个体开花时间长短有关。

金荞麦单株始花日期变异较大,受其自身遗传及其环境因素的影响,也与其自身生长有关,通常情况表现为个体营养生长旺盛,则其开花时间相应提早,且花期较长,相反则其开花时间推迟,花期较短。金荞麦个体始花日期为 8 月 6 日,在花柱类型方面没有表现出差异,开花高峰期 L 型为 9 月 20 日,S 型为 9 月 23 日,两种花柱类型的种群持续开花时间都为 85 天。金荞麦开花物候曲线显示,开花前期一段时间内,金荞麦的开花比例低,在临近开花高峰期期间,开花比例呈爆发式增长,而且只具有一个高峰期,开花高峰期过后呈现出缓慢下降,在 L 型和 S 型间未表现出差异,但从金荞麦开花进程来看,S 型与 L 型相比有所推后,这与 S 型的高峰日比 L 型更后相一致。在金荞麦野外调查发现,开花时间低海拔地区(井冈山黄坳)与高海拔地区(井冈山大井)相比,存在明显推后现象,这说明金荞麦开花物候与温度有密切关系。由此可见,环境因子和遗传因子影响金荞麦开花物候的主要因子。

3.2 开花物候与二型花柱及繁殖成功的关系

开花物候对植物的生殖成功有着显著的影响^[24],主要表现在开花时间、开花数量、花期持续时间及开花位置等方面,分析它们与结果数和结实率之间的关系,以及这些关系中的时空变异水平可以揭示影响植物开花演化的选择压力。Augspurger^[25]

认为植物的开花数是决定其结实率的重要因子,在他研究的 6 种热带灌木的开花物候中,其中 5 种植物个体的开花数与结实率呈正相关;在长柄双花木的研究中,始花时间与开花数及结实率均呈显著负相关,始花早的比始花迟的结实率高,而开花数和花期持续时间与结实率均表现出正相关^[26]。通过野外调查发现,金荞麦表现出开花时间与结实率呈负相关关系,即开花时间越早,结实率就越高,这与濒危植物长柄双花木^[16]、蒙古沙冬青^[22]和金花茶^[27]的研究结果相似。通过分析这两种植物开花数与结果数和结实率的相关性表面,金荞麦开花数与结实率呈显著正相关,而与结实率呈显著负相关,其原因还有待进一步研究。关于金荞麦 L 型和 S 型在这方面影响暂时还不清楚,有待进一步研究。

金荞麦的花小,白色,其两种花柱类型均具有“大量、集中开花模式”,开花数量大的特征,这将有利于吸引更多的传粉者,获得更多的传粉机会,从而达到繁殖成功。同步性指数反映了植物个体间花期重叠程度的大小。金荞麦 L 型和 S 型都具有较高的开花同步性指数,因此增加了传粉者的访花频率、更高的花粉贡献-沉积速率、更多的配偶选择、更高的异交潜力和更多的种子躲避捕食等方面,要比开花同步性低的植物具有相对更高的适合度^[28]。金荞麦的繁殖特点为自交可育性低,所以 L 型和 S 型具有较高的开花同步性,这是二型花柱植物为保障繁殖成功的另一机制。金荞麦 L 型和 S 型的结实率大约为 9%,造成结实率低的原因有待深入研究探讨。

高等植物固着生长的特性使它们不能主动的去寻找配偶,为了在不同的环境下实现雌雄配子的最大繁殖适合度,植物在长期演化过程中进化了多种多样的繁殖系统和繁殖策略^[15]。繁殖策略是指植物在其生活史过程中,通过资源最佳分配格局并以特有的繁殖属性去适应环境,提高物种适合度的过程^[29-30]。繁殖分配是指植物在生长发育过程中,同化产物向其生殖器官分配的比例,即分配到生殖器官中的有机物数量^[31]。植物的繁殖分配是植物生活史中重要的特征,是植物繁殖对策的主要成分,它已经受到生态学家的广泛关注。对于它的研究国外已有近 30 年的历史,而我国在该领域的研究起步较晚,赵玉红等^[32]和苏智先等^[33]首次对四川大头茶种群的生殖分配进行了较系统的研究,填补了亚热带

乔木种群繁殖分配研究的空白,由此推动了我国植物繁殖分配研究的开展^[32],随后又有不少的研究人员在这方面展开了大量的工作^[34-36]。

繁殖分配控制着植物繁殖与生存的平衡^[37],是植物生活史理论研究的核心之一。一般认为遗传差异、环境资源的有效性、个体间竞争对植物繁殖分配具有主效应^[38]。资源利用假说认为,植物可以通过控制分配给营养构件和繁殖构件的相对资源比例来保证繁殖成功^[39-40]。植株可供分配的资源是有限的,当繁殖所需资源增加时,分配给存活和生长的会减少,进而影响其存活与生长能力。而当分配给营养构件的资源增加时,必然会导致分配给繁殖构件的资源减少^[1],即植物分配给营养构件和繁殖构件的资源间存在着“此消彼长”的权衡关系。本研究通过阐述二型花柱植物金荞麦生物量分配及花柱长短与生物量分配的相关性为揭示二型花柱的进化机制和方向提供有力证据。金荞麦雌蕊长和雄蕊长在一个花型中差异显著,相关性分析显示雌蕊长和雄蕊长为极显著负相关($P < 0.01$),而雌雄总长不存在显著差异,表明雌雄蕊长存在权衡关系。金荞麦 S 型和 L 型花部构件在生物量分配上存在显著差异, S 型花总生物量显著大于 L 型,这与 S 型花直径显著大于 L 型呈正相关, S 型花的雄蕊生物量和花其余部分生物量显著大于 L 型,而雌蕊生物量在 S 型花和 L 型花间表现为差异不显著,这与二型花柱花结构特征相符。分析金荞麦雌雄蕊长度与花部生物量分配相关性表明,雌蕊长与雄蕊生物量为显著负相关($P < 0.05$),存在权衡关系,但在雄蕊长与花部构件生物量分配中没有找到这种权衡。金荞麦植株构件生物量分配结果表明,金荞麦 S 型植株构件生物量总体要比 L 型大,除花生物量分配和繁殖/营养此外,其它生长特征参数和植株构件生物分配在两种花型间没有达到显著差异,金荞麦 L 型花生物量分配显著大于 S 型($F = 7.781, P = 0.008$),即金荞麦 L 型植株营养器官生物量所占比例比 S 型明显下降,而繁殖器官所占的比例比 S 型显著增加,说明金荞麦植株的营养生长于有性繁殖间存在权衡关系, L 型可能通过减少营养器官资源的比例,将一部分资源转移给了繁殖器官以保障其有性繁殖成。通过金荞麦雌雄蕊长度与植株生物量分配相关性分析,得出雌蕊长与花生物量分配呈显著负相关也进一步验

证这一结果。

References:

- [1] Zhang D Y. Life History Evolution of Plant and Ecology of Breeding. Beijing: Science Press, 2004: 1-80.
- [2] Darwin C R. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London: Murray, 1877: 1-352.
- [3] Barrett S C H, Richards J H. Heterostyly in tropical plants. Memoirs of the New York Botanical Garden, 1990, 55: 35-61.
- [4] Ganders E. The biology of heterostyly. New Zealand Journal of Botany, 1979, 17(4): 607-635.
- [5] Labonne J D J, Shore J S. Positional cloning of the s haplotype determining the floral and incompatibility phenotype of the long-styled morph of distylous *Turnera subulata*. Molecular Genetics and Genomics, 2011, 285(2): 101-111.
- [6] Barrett S C H. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1539): 351-368.
- [7] Lloyd D G, Webb C J. The selection of heterostyly // Barret S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 179-207.
- [8] Lloyd D C, Webb C J. The selection of heterostyly // Barret S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 197-207. (本条文献与第 7 条重复,请查实)
- [9] Ganders F R. Dissasortive pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra*. Canadian Journal of Botany, 1974, 52: 2041-2406.
- [10] Faivre A E, McDade L A. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly. American Journal of Botany, 2001, 88(5): 841-853.
- [11] Dulberger R. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome // Barrett S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, 1992: 41-84.
- [12] Chen M L, You Y L, Zhang X P. Advances in the research of heterostyly. Acta Prataculturae Sinica, 2010, 19(1): 226-239.
- [13] Zhou W, Wang H. Heterostyly in angiosperms and its evolutionary significance. Chinese Bulletin of Botany, 2009, 44(6): 742-751.
- [14] Bjorkman T. The effectiveness of heterostyly in preventing illegitimate pollination in dish-shaped flowers. Sexual Plant Reproduction, 1995, 8(3): 143-146.
- [15] Barrett S C H. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. Annals of Botany, 2000, 85(1): 253-265.
- [16] Xiao Y A, He P, Li X H. The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae). Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(1): 14-21.
- [17] Bosch J, Retana J, Cerdá X. Flowering pgenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. Oecologia, 1997, 109(4): 583-591.
- [18] Rathcke B, Lacey E P. Phenological pat terns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 1985, 16:

- 179-214.
- [19] Ollerton J, Lack A. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 1998, 139(1): 35-47.
- [20] Ollerton J, Diaz A. Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): The influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia*, 1999, 119(3): 340-348.
- [21] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 179-214.
- [22] Li X R, Tan D Y, Guo J. Comparison of flowering phenology of two species of *Ammopiptanthus* (Fabaceae) under *ex situ* conservation in the turpan eremophytes botanical garden, Xinjiang. *Biodiversity Science*, 2006, 14(3): 241-249.
- [23] Gilber R. Cooperate evolution of plant and animal. 1975.
- [24] Primack R B. Longevity of individual flowers. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, 1985, 16: 15-37.
- [25] Augsprger C K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 1983, 15(4): 257-267.
- [26] Xiao Y A. Studies on Reproductive Ecology and Photosynthetic Adaptability of the Endangered Plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. Var. *longipes* H. T. Chang [D]. Chongqing: Southwest China Normal University, 2005.
- [27] Chai S F, Wei X, Jiang Y S, Wei J Q, Jiang S Y, Wang M L. The flowering phenology and characteristics of reproductive modules of endangered plant *Camellia nitidissima*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2009, 17(1): 5-11.
- [28] Domfnguez C A, Dirzo R. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, 1995, 9(2): 204-216.
- [29] Eckert C G, Barrett S C H. Tristyly, self-compatibility and floral variation in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1994, 53(1): 1-30.
- [30] Fu L G. Higher Plants of China. Qingdao: Qingdao Publishing House, 2000: 511-513.
- [31] Bai Z Z, Zhang X H, Xuan L J, Mo F K. A phenolic glycoside from *Fagopyrum dibotrys* (D. Don) Hara. *Chinese Chemical Letters*, 2007, 18(9): 1087-1088.
- [32] Zhao Y H, Liu J X, Wen J. An review: plant reproductive ecology. *Grassland and Turf*, 2007, (3): 83-86.
- [33] Su Z X, Zhang S L, Zhong Z C. Advances in plant reproductive ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 1998, 17(1): 39-46.
- [34] Bao G Z, Kang C L, Li X L. Effects of stocking intensity on grass reproductive allocation and grain weight on the artificial grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(8): 1362-1366.
- [35] Cao G X, Zhong Z C, Xie D T, Liu Y. The relationship between reproductive allocation, fruit set and individual size of *Camellia Rosthorniana* in different communities. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2005, 29(3): 361-366.
- [36] Xiao Y A, Li X H, Hu W H, Wu Y, Long W W, He P. Study of the reproductive allocation on the biomass of *Goodyera schlechtendaliana* in the natural populations. *Guihaia*, 2006, 26(1): 28-31.
- [37] Li J H, Li Z Q, Liu Z G. Growth and resource allocation pattern of *Artemisia frigida* under different grazing and clipping intensities. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 408-412.
- [38] Zhang D Y, Jiang X H. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(2): 130-143.
- [39] Charlesworth D, Charlesworth B. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution*, 1987, 41(5): 948-968.
- [40] Zhang D Y, Jiang X H. Costly solicitation, timing of offspring conflict, and resource allocation in plants. *Annals of Botany*, 2000, 86(1): 123-131.

参考文献:

- [1] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004: 1-80.
- [12] 陈明林, 游亚丽, 张小平. 花柱异型研究成果进展. *草业学报*, 2010, 19(1): 226-239.
- [13] 周伟, 王红. 被子植物异型花柱及其进化意义. *植物学报*, 2009, 44(6): 742-751.
- [16] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性. *生态学报*, 2004, 24(1): 14-21.
- [22] 李新蓉, 谭敦炎, 郭江. 迁地保护条件下两种沙冬青的开花物候比较研究. *生物多样性*, 2006, 14(3): 241-249.
- [26] 肖宜安. 濒危植物长柄双花木 (*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*) 繁殖生态学与光合适应性研究 [D]. 重庆: 西南师范大学, 2005.
- [27] 柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 韦记青, 蒋水元, 王满莲. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征. *热带亚热带植物学报*, 2009, 17(1): 5-11.
- [30] 傅立国. 中国高等植物(第4卷). 青岛: 青岛出版社, 2000: 511-513.
- [32] 赵玉红, 刘金祥, 文军. 植物繁殖生态学研究进展. *草原与草坪*, 2007, (3): 83-86.
- [33] 苏智先, 张素兰, 钟章成. 植物生殖生态学研究进展. *生态学杂志*, 1998, 17(1): 39-46.
- [34] 包国章, 康春丽, 李向林. 不同放牧强度对人工草地牧草生殖分配及种子重量的影响. *生态学报*, 2002, 22(8): 1362-1366.
- [35] 操国兴, 钟章成, 谢德体, 刘芸. 不同群落中川鄂连蕊茶的生殖分配与个体大小之间关系的探讨. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 361-366.
- [36] 肖宜安, 李晓红, 胡文海, 吴杨, 龙婉婉, 何平. 斑叶兰自然种群生物量生殖分配研究. *广西植物*, 2006, 26(1): 28-31.
- [37] 李金花, 李镇清, 刘振国. 不同刈牧强度对冷蒿生长与资源分配的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 408-412.
- [38] 张大勇, 姜新华. 植物交配系统的进化、资源分配对策和遗传多样性. *植物生态学*, 2001, 25(2): 130-143.