

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.06.009

王怡, 黎云祥, 高辉, 等. 位置效应对巫山淫羊藿花蜜分泌和结实的影响[J]. 广西植物, 2013, 33(6): 769—773

Wang Y, Li YX, Gao H, et al. Effects of position on nectar secretion and fruit set of *Epimedium wushanense*[J]. Guihaia, 2013, 33(6): 769—773

位置效应对巫山淫羊藿花蜜分泌和结实的影响

王 怡¹, 黎云祥², 高 辉², 权秋梅^{2*}

(1. 四川水利职业技术学院资源环境工程系, 四川 都江堰, 611830; 2. 西华师范大学

西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川 南充 637000)

摘要: 位置效应在开花植物中广泛存在。以野生巫山淫羊藿种群为研究对象,运用单因素方差分析法,研究位置效应对结实性和花蜜分泌的影响。结果表明:三个巫山淫羊藿种群不同位置的结实率显著差异,其中基部的结实率明显大于中部和顶部;位置效应对果实重量及果实长、宽的影响均显著,表现出基部>中部>顶部的趋势;总状花序上不同开花位置对单个果实种子数的影响显著,且基部大于顶部。但位置效应对单个果实种子败育率的影响不显著,均值呈现顶部>中部>基部变化规律;巫山淫羊藿不同开花位置的花蜜常备量和含糖量的差异显著。三个种群基部的花蜜常备量较高,而花蜜含糖量在顶部较高。因此,对巫山淫羊藿野生种群进行研究与保护时应注意位置效应对生殖成功的影响,选择基部果实进行试验或育种,应维持种群多样性及稳定性。

关键词: 巫山淫羊藿; 位置效应; 结实; 花蜜分泌

中图分类号: Q944.57 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2013)06-0769-05

Effects of position on nectar secretion and fruit set of *Epimedium wushanense*

WANG Yi¹, LI Yun-Xiang², GAO Hui², QUAN Qiu-Mei^{2*}

(1. Sichuan Water Conservancy Vocational College, Dujiangyan 611830, China; 2. Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong 637000, China)

Abstract: Position effect is a common phenomenon in flowering plant. In this experiment, we studied the position effect within inflorescence in *Epimedium wushanense* and researched the effects of different positions on reproductive success as well as nectar secretion using One-way ANOVA. The results indicated that the fruit set of *E. wushanense* was influenced by the different positions significantly. Among the three different positions, the fruit set of base fruit was significantly higher than that of top and middle fruit. Among these three positions of inflorescence, differences in fruit weight, fruit length and breadth were all significant, and for all base>middle>top. The seed number per fruit was influenced significantly by different positions of raceme, and base fruit have more seeds than top fruit. While the differences of the rate of seed abortion per fruit in different positions were not significant, though mean value showed top>middle>base. Nectar standing crop and sugar content were influenced by position significantly. In these three populations, the nectar standing crop in base flowers was higher than that in other positions, but the sugar content of nectar was higher in top flowers. Therefore, in order to protect diversity and stability of *E. wushanense* populations, we should pay attention to influence on reproductive success caused by position effect, study and protect wild populations of *E. wushanense*. Meanwhile, we should choose base fruits for experiments and breeding.

收稿日期: 2013-02-12 修回日期: 2013-05-07

基金项目: 四川省科技厅应用基础研究项目(2008JY01580); 重点实验室开放基金(XNYB09-04)

作者简介: 王怡(1987-), 女, 四川乐山人, 硕士研究生, 主要从事生殖生态学研究, (E-mail)273631873@qq.com。

* 通讯作者

Key words: *Epimedium wushanense*; position effect; fruit set; nectar secretion

花序作为植物的有性繁殖器官,其花序内部的繁殖差异受到人们的广泛关注(Guitián *et al.*, 1996; Guitián *et al.*, 2004; Ishii *et al.*, 2002; Mazer *et al.*, 2001)。在多个花或者亚单位(如小穗)组成的花序中,不同花之间具有不同程度的资源分配和竞争问题,即一个花序内不同花的地位是不平等的,可能存在位置效应(刘左军等,2003)。这种位置效应对花序上不同位置的各种繁殖结构大小、数量等均产生不同程度的变化(Ashman *et al.*, 2000; Brunet, 1996; Diggle, 1995)。常见的变化模式是顶向开花的植物,花序从基部(早开花位置)到顶端(晚开花位置)生殖结构的大小和数量依次减少,或坐果率与种子比例也呈相似的减少模式;而基向开花的植物,一般呈相反的模式(基部到顶部递减)(Mazer *et al.*, 2001; Ashman *et al.*, 2000; Brunet, 1996; Medrano *et al.*, 2000; Warrington *et al.*, 1998; Lavee *et al.*, 1999)。

淫羊藿为小檗科淫羊藿属(*Epimedium*)多年生宿根性草本药用植物,多生长于崖下渗水区、林下沟壑边,乔木层茂密的地方,主要以营养繁殖为主,兼具有性繁殖过程(杨子松等,2009)。营养繁殖产生的最大特点是其后代遗传组成总是与母体植株相同,遗传可变性很小,种群的遗传多样性也因此受到影响(夏立群等,2002)。这种遗传同一性使得克隆个体容易受到疾病攻击(Burdon *et al.*, 1980),加之人类不合理的采集利用及过度放牧致使淫羊藿野生资源日益枯竭(王辉等,2010)。本试验以巫山淫羊藿为材料,探索有性繁殖过程中位置效应对花蜜分泌和结实性的影响,以期为维持其遗传多样性,加强种群稳定性提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究地点位于四川盆地中部南充市与广安市交界地金城山($106^{\circ}28' E$, $30^{\circ}45' N$),地处北亚热带,属亚热带暖气候区,季风气候明显,四季分明,热量丰富,年均温度 $17.5^{\circ}C$,年均降水量在 1100 mm 左右。金城山为次生性针阔叶混交林,属亚热带常绿阔叶林演替系列(胥晓等,1999)。

1.2 研究材料

巫山淫羊藿生长于海拔 $300\sim1700\text{ m}$ 的山坡

林下、灌草丛及岩石缝,花期4~5月,果期5~8月。在四川北部的巴中、万源、达县、苍溪等地均有分布(汤利等,2009)。供试材料来自金城山国家森林公园内3个不同生境的巫山淫羊藿种群。种群1为水池边($106^{\circ}28' E$, $30^{\circ}46' N$),种群2为松林下向阳坡地($106^{\circ}28' E$, $30^{\circ}44' N$),种群3为林窗($106^{\circ}27' E$, $30^{\circ}45' N$)。

1.3 研究方法

1.3.1 果实标记及采收 按比例从上到下将巫山淫羊藿的总状花序等分为三个部分:顶部(从分支只有一个花蕾开始)、中部(即花序中间位置的上下花序分枝)和基部(花序的最底部)(杨子松等,2009)。开花时期在每个种群中随机选取顶部、中部、基部完全开放的花朵各150朵,分别用红色、蓝色和黑色棉线标记。果期统计三个部位所标记花的结实率,并收集果实带回实验室进行形态测量及数目统计。材料经烘箱 $60\sim70^{\circ}C$ 烘干至恒重后用电子天平称重(万分之一克)。

1.3.2 花蜜常备量和含糖量的测定 巫山淫羊藿花蜜储存花矩内,开花期在每个种群中随机选取顶部、中部和基部花药开裂的花各60朵(未经标记的花朵),分别进行花蜜常备量和含糖量测量。为避免雨水对花蜜的影响,采集工作均在连续晴好天气进行。参照滤纸条法(李左栋等,2006)进行花蜜常备量的测定,并用手持折光仪测定花蜜含糖量。

1.4 数据分析

在SPSS13.0统计分析软件中运用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行相关数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 位置效应对生殖成功的影响

2.1.1 位置效应对结实率的影响 One-way分析表明,位置效应对种群2和种群3的结实率具有显著影响($P<0.05$),这种影响在种群1中极其显著($P<0.01$)。由图1可知,三个种群基部的结实率明显高于中部和顶部。从均值来看,位置效应对结实率的影响均表现为基部>中部>顶部。

2.1.2 位置效应对果实重量及形态的影响 方差分析表明,三个种群的果实重量明显受到位置效应的影响。果实重量从下到上逐渐下降,这种下降趋势

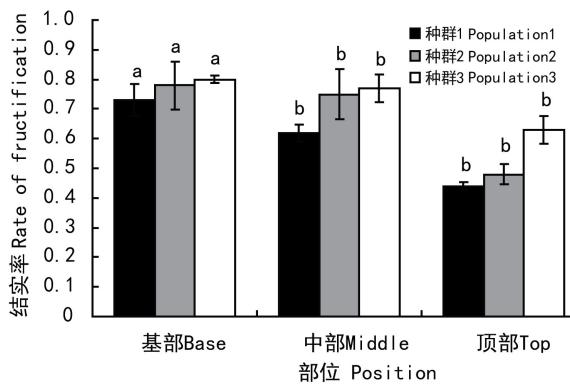


图1 位置效应对巫山淫羊藿结实率的影响

Fig. 1 Position effect on rate of fructification in *E. wushanense*

在种群3中表现极其显著($P<0.01$),在种群1和种群2中表现显著($P<0.05$)。由图2可知,三个种群基部果实重量显著高于顶部果实。从表1可以看出,三个种群果实长、宽受花序位置影响明显。不同开花部位对种群1和种群2中果实长及种群2中果实宽的影响极其显著($P<0.01$),对种群3中果实长及种群1和种群3中果实宽的影响显著($P<0.05$)。从均值来看,基部的果实长、宽明显大于顶部,呈现基部>中部>顶部的规律。

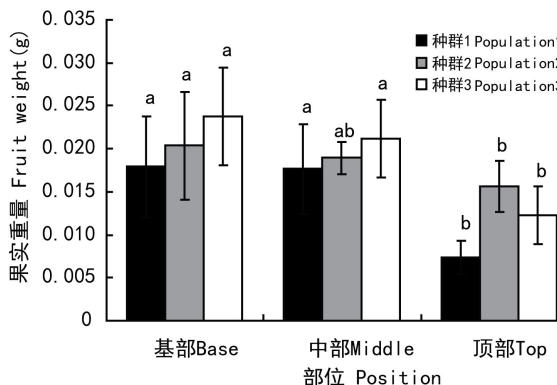


图2 位置效应对巫山淫羊藿果实重量的影响

Fig. 2 Position effect on fruit weight in *E. wushanense*

2.1.3 位置效应对每个果实的种子数与败育率的影响

由表2可知,位置效应对三个种群中每个果实的种子总数具有显著影响($P<0.05$),且基部明显大于顶部。位置效应对每个果实的种子败育率无显著影响,从均值来看,三个种群的种子败育率均为顶部>中部>基部。

2.2 位置效应对花蜜的影响

方差分析表明,在开花的不同部位,三个种群的

花蜜常备量差异均显著,种群1和种群2的花蜜含糖量差异显著($P<0.05$)。总体来看,花蜜常备量从下至上逐渐降低,而种群1和种群2的花蜜含糖量逐渐增加。由表3可知,三个种群基部的花蜜常备量明显高于顶部,而花蜜含糖量在顶部较高。

表1 位置效应对巫山淫羊藿果实大小影响

Table 1 Position effect on size of fruit in *E. wushanense*

种群 Population	果实大小 Size of fruit (mm)	部位 Position	平均值 (mean±SE)	F	Sig.
种群1 Population 1	长	基部	13.99±0.49 a		
	中部	13.87±0.51 a	6.103	0.006	
	顶部	11.95±0.38 b			
	宽	基部	2.62±0.13 a		
	中部	2.28±0.12 b	4.415	0.020	
	顶部	2.18±0.08 b			
种群2 Population 2	长	基部	14.97±0.29 a		
	中部	13.61±0.35 b	9.819	0.000	
	顶部	13.04±0.30 b			
	宽	基部	2.79±0.08 a		
	中部	2.50±0.05 b	5.945	0.006	
	顶部	2.49±0.08 b			
种群3 Population 3	长	基部	15.72±0.51 a		
	中部	14.62±0.27 ab	3.567	0.040	
	顶部	14.31±0.37 b			
	宽	基部	3.73±0.12 a		
	中部	2.73±0.12 a	4.931	0.013	
	顶部	2.31±0.10 b			

表2 位置效应对巫山淫羊藿单个果实种子数与种子败育率的影响

Table 2 Position effect on seed number and percentage of seed abortion per fruit in *E. wushanense*

种群 Population	项目 Item	部位 Position	平均值 (mean±SD)	F	Sig.
种群1 Population 1	种子数	基部	11.00±1.35 a		
	中部	10.08±1.38 ab	3.657	0.037	
	顶部	9.50±1.38 b			
	种子败育率 (%)	基部	6.86±7.82 a		
	中部	10.57±11.93 a	1.069	0.355	
	顶部	13.87±14.52 a			
种群2 Population 2	种子数	基部	11.50±1.00 a		
	中部	10.00±1.95 ab	3.315	0.049	
	顶部	9.83±2.08 b			
	种子败育率 (%)	基部	7.42±5.24 a		
	中部	8.16±6.60 a	2.144	0.133	
	顶部	13.82±11.61 a			
种群3 Population 3	种子数	基部	11.67±1.23 a		
	中部	10.92±1.56 ab	4.456	0.019	
	顶部	9.92±1.51 b			
	种子败育率 (%)	基部	9.60±10.88 a		
	中部	10.47±7.50 a	0.782	0.466	
	顶部	14.62±12.52 a			

表3 位置效应对巫山淫羊藿花蜜常备量与含糖量的影响

Table 3 Position effect on nectar standing crop and sugar content of nectar in *E. wushanense*

种群 Population	项目 Item	部位 Position	平均值 (mean±SE)	F	Sig.
种群1 Population 1	花蜜常备 量(μL)	基部	1.33±0.12 a	3.353	0.040
		中部	1.04±0.10 ab		
		顶部	0.95±0.10 b		
	含糖量(%) 量(μL)	基部	35.35±0.72 b	3.562	0.033
		中部	37.33±0.62 ab		
		顶部	37.96±0.81 a		
种群2 Population 2	花蜜常备 量(μL)	基部	1.42±0.13 a	3.400	0.038
		中部	1.23±0.13 ab		
		顶部	0.95±0.12 b		
	含糖量(%)	基部	32.33±0.58 b	3.26	0.043
		中部	33.02±0.44 ab		
		顶部	34.44±0.72 a		
种群3 Population 3	花蜜常备 量(μL)	基部	2.30±0.24 a	4.839	0.010
		中部	1.68±0.12 b		
		顶部	1.67±0.10 b		
	含糖量(%)	基部	31.60±0.74 b	2.975	0.056
		中部	31.60±0.83 ab		
		顶部	32.96±0.80 a		

3 结论与讨论

资源配置在花序不同部位的差异显著,这种差异在不同的物种之间可能存在变化(刘左军等,2003)。一般情况下紧挨资源供应源或早期开放的花朵种子产量较大(Guitián et al.,2004;王晓娟等,2010;Zimmerman et al.,1989;Alan et al.,2007)。

在巫山淫羊藿中也具有上述规律:巫山淫羊藿总状花序上不同部位的结实率、果实及种子生产都表现出部位依赖性。本研究结果表明,三个巫山淫羊藿种群中总状花序各部位的结实率、果实重量、果实长宽以及每个果实内种子总数都表现出基部(早期花)>顶部(晚期花)的趋势。这种变化趋势与Hirage & Sakai(2007),樊宝丽等(2008)及Guitián et al.(2001)的研究结果一致。目前解释这种花序内位置依赖的原因是多方面的,主要包括“资源竞争假说”,“结构影响假说”和“非均匀传粉假说”(Brunet,1996;Diggle,1995;Medrano et al.,2000)。(1)资源竞争假说认为,先开花或者距离营养源较近的花在资源竞争中具有优势(Obeso,1993;Winn,1991;Guitián et al.,2001)。但这种优势亦受到植物总体的资源状况和早开花位置对资源的吸收能力影响,当资源充足或初始吸收较少时,后续位置的限制作用可能会消失(Brookes et al.,2010)。(2)结构

影响假说认为,这种部位依赖是植物花序轴固有的性质,不受总体资源状况和初始利用力度的变化而变化(Buide,2008;Brookes et al.,2010)。造成这种结构影响的原因可能是沿花序轴维管束的递减和果实发育支持结构的减少(Buide,2008;Wolfe et al.,2001)。(3)非均匀传粉假说,即开花时间的不同造成花粉数量和花粉质量的差异,从而造成部位差异(樊宝丽等,2008;Berry et al.,1991;Brunet et al.,1995)。巫山淫羊藿为顶向开花植物,基部位置距离营养源较近,且先于顶部位置开花,在资源竞争上占有优势地位。花序轴直径和果实大小存在强烈的线性关系(Wolfe et al.,2001)。巫山淫羊藿的花序为总状花序,顶部较小的花序轴直径限制营养物质的运输,从而影响顶部位置的生殖成功。在对巫山淫羊藿种群有效传粉者的研究中发现,开花晚期(顶部)的有效传粉频率明显高于早期(基部),所以晚期(顶部)生殖成功受到传粉限制的可能性较小。因此,我们认为花序内这种位置差异受传粉限制的可能性较小,最可能源于资源竞争假说和结构影响假说。在对传粉者的研究中我们发现,顶部花具有更高的访花频率,但其单个果实的种子败育率反而更低。这种矛盾可能与巫山淫羊藿的开花及繁殖特性有关。巫山淫羊藿为顶向开花的总状花序,而这种花序的访花者的觅食方式也是由基部往顶部(张大勇,2004)。这种自下而上的觅食方式容易使基部的花粉被带到顶部,造成顶部花自交败育,进而增加顶部单个果实的种子败育率。

花蜜作为花部特征中最为普遍的诱物,也存在部位差异(Simpson et al.,1983;Devlin et al.,1987;Stpiczyńska,2003)。在对巫山淫羊藿种群的研究中我们发现,花蜜常备量和花蜜含糖量均存在部位差异。花序内从下到上的花蜜常备量逐渐下降,而花蜜含糖量逐渐升高。顶部(晚期)花蜜含糖量较高而常备量较低的结果可能是资源配置与其他因素共同作用的结果。花蜜产生受到很多因素的影响(Shuel,1952),其中温度和蜂类活动对花蜜的影响明显(Castellanos et al.,2002;Canto et al.,2008)。在一定范围内升高温度能加快花蜜分泌,提高花蜜含糖量(Petanidou et al.,1996)。当开花晚期的温度影响大于资源竞争及结构影响时,可能使顶部花朵具有更高的花蜜常备量和含糖量。与此同时,当开花晚期(顶部)植物本身再吸收和昆虫取食量大于花蜜分泌量时则可能导致晚期花蜜常备量降低。所

以花蜜的位置差异可能是资源配置与温度、传粉者活动等因素共同作用的结果。

实验中我们不仅证明了野生巫山淫羊藿花蜜分泌和结实情况存在位置差异,也发现三个野生种群之间也具有微弱的不同。从花蜜常备量、结实情况及果实种子质量的各项生理指标来看,种群3的数值更高,品质更良好。种群间这种微弱的差异可能和环境因素有关。实验中我们发现,三个野生巫山淫羊藿种群同属于金城山森林公园,种群3分布在林窗下,与空旷水池边的种群1和向阳坡的种群2相比,湿度较高,光照明显较弱;且种群3的植株个体更多,单个植株的体量较大,花序数较多。王辉等(2009)关于遮阴影响巫山淫羊藿生长的研究中得出,适宜的遮荫有利于巫山淫羊藿的生长。结合采样过程中的观察发现和实验数据,种群3中适当的遮阴环境可能更有利巫山淫羊藿的生长繁殖。

我们对巫山淫羊藿野生种群进行研究与保护时应注意位置效应对生殖成功的影响,人工培育时应注意创造适宜的栽培环境,并选择基部果实进行试验或育种,应维持种群多样性及稳定性。

参考文献:

- 张大勇. 2004. 植物生活史进化与繁殖生态[M]. 北京:科学出版社:100—113
- Alan O, Eser B. 2007. Pepper seed yield and quality in relation to fruit position of mother plant[J]. *Pakistan J Biol Sci*, **10**(23): 4 251—4 255
- Ashman TL, Hitchens MS. 2000. Dissecting the causes of variation in intra-inflorescence allocation in a sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae)[J]. *Am J Bot*, **87**(2): 197—204
- Berry PE, Calvo RN. 1991. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean Orchid *Myrosmodes cochleare* (Orchidaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **174**(1-2): 93—101
- Brookes RH, Jesson LK, Burd M. 2010. Reproductive investment within inflorescences of *Stylium armeria* varies with the strength of early resource commitment[J]. *An Bot*, **105**(5): 679—705
- Brunet J, Charlesworth D. 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants[J]. *Evolution*, **49**(1): 70—79
- Brunet J. 1996. Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae)[J]. *Ecology*, **77**(8): 2 458—2 471
- Buide ML. 2008. Disentangling the causes of intrainflorescence variation in floral traits and fecundity in the hermaphrodite *Silene acutifolia*[J]. *Am J Bot*, **95**(4): 490—497
- Burdon JJ, Shttock RC. 1980. Disease in plant communities[J]. *Appliea Biol*, **5**: 120—145
- Canto A, Herrera CM, Medrano M, et al. 2008. Pollinator foraging modifies nectar sugar composition in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae): an experimental test[J]. *Am J Bot*, **95**(3): 315—320
- Castellanos MC, Wilson P, Thoson JD. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae)[J]. *Am J Bot*, **89**(1): 111—118
- Devlin B, Horton JB, Stephenson AG. 1987. Patterns of nectar production of *Lobelia cardinalis*[J]. *Am Mid Nat*, **117**(2): 289—295
- Diggle PK. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, **26**: 531—552
- Fan BL(樊宝丽), Zhao ZG(赵志刚), Meng JL(孟金柳), et al. 2008. Position-dependent sex allocation within inflorescence of *Aconitum gymnanthrum* Maxim(露蕊乌头花序内位置依赖的性分配)[J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, **8**(6): 2 909—2 915
- Guitián J, Guitián P, Medranol M. 2001. Causes of fruit set variation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae)[J]. *Plant Biol*, **3**(6): 637—641
- Guitián J, Medrano M, Oti J. 2004. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae)[J]. *Ann Bot*, **94**(3): 433—440
- Guitián J, Navarro L. 1996. Allocation of reproductive resources within the inflorescences of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae)[J]. *Can J Bot*, **74**(9): 1 482—1 486
- Hiraga T, Sakai S. 2007. The effects of inflorescence size and flower position on biomass and temporal sex allocation in *Lobelia sessiliflora*[J]. *Plant Ecol*, **188**: 205—214
- Ishii HS, Sakai S. 2002. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae)[J]. *Am J Bot*, **89**(3): 441—446
- Lavee S, Rallo L, Rapoport HF, et al. 1999. The floral biology of the olive II: the effect of inflorescence load and distribution per shoot on fruit set and load[J]. *Sci Hortic*, **82**: 181—192
- Li ZD(李左栋), Liu JX(刘静萱), Huang SQ(黄双全). 2006. A comparison of several methods used in the field for nectar collection and concentration analysis(传粉生物学中几种花蜜采集和糖浓度测定方法的比较)[J]. *Acta Phytotax Sin(植物分类学报)*, **44**(3): 320—326
- Liu ZJ(刘左军), Du GZ(杜国祯), Chen JK(陈家宽). 2003. Relationship between habitats and resource allocation of inflorescence structure in *Ligularia virgaurea*(黄帚橐吾花序结构的资源配置与环境的关系)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **27**(3): 344—351
- Mazer SJ, Dawson KA. 2001. Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation[J]. *Am J Bot*, **88**(5): 819—831
- Medrano M, Guitián P, Guitián J. 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? [J]. *Am J Bot*, **87**(4): 493—501
- Obeso JR. 1993. Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect[J]. *Oecologia*, **93**(4): 571—575
- Petanidou T, Smets E. 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? [J]. *J Home*, **133**(3): 513—518

(下转第 768 页 Continue on page 768)