

# 中国鹅掌楸天然群体与人工群体的生育力\*

方炎明 尤录祥 樊汝汶

(南京林业大学, 南京 210037)

**摘要** 中国鹅掌楸 (*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.) 5个地点的群体与个体的生育力3年(1991~1993)研究结果表明: 饱满翅果率为0.45~12.77%, 饱满种子率为0.45~14.76%。不同群体间生育率有显著差异, 同一群体不同年份间可塑性极大, 在一个群体中个体间、聚合果间以及聚合果内不同部位间饱满翅果数的方差份量分别是49.46%、32.96%和17.58%; 种子数的方差份量分别为44.52%、34.40%和21.08%。饱满翅果数与总翅果数之间不存在负相关, 说明生育力不受资源限制, 生育力低的原因可能是花粉限制, 通过交配系统的进化与选择以及环境压力而起作用, 结果限制了其生殖成功。

**关键词** 中国鹅掌楸; 生育力; 花粉限制

**Fecundity of natural and cultivated populations of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.** Fang Yan-Ming, You Lu-Xiang and Fan Ru-Wen (Nanjing Forestry University, Nanjing 210037), *J. Plant Resour. & Environ.* 1994, 3(3): 9~13

Fecundity of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. from 5 localities for 3 years observation (1991~1993) is addressed. Overall full samara rate ranges from 0.45% to 12.77% and from 0.45% to 14.76% for overall seed rate. Significant difference on fecundity indexes occurs among different populations, and great difference on fecundity indexes also exists in different years. Intra-population variance components of number of full samaras are analysed as follow: 49.46% for individuals, 32.96% for aggregate fruits, and 17.58% for different parts within a aggregate fruit. Similarly, intra-population variance components of number of seeds show a parallel pattern, e.g. 44.52%, 34.40%, and 21.08%. No negative correlation exists between number of full samaras and total number of samaras. It seems that the fecundity of this species is not resource-limited. Its low fecundity can be explained by pollen-limitation, which acts through evolution and selection of mating system, as well as environment stress. Thus, the reproductive success is subsequently restricted.

**Key words** *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.; fecundity; pollen-limitation

在两性花植物中, 开花而未果的现象相当普遍<sup>[4,6]</sup>, 这种过剩的或者未果的开花现象, 在不同树种之间可能有不同的表现程度, 其原因也可能是多样的, 对此现象的解释有花粉限制和资源限制两种机制<sup>[3,7,9]</sup>。当种子产量是资源限制时, 未果的花通过雌性或者雄性成分来提高生殖适合度; 当种子产量受花粉限制时, 未果的花是由于花粉不足或者花粉受体根本就未获得花粉<sup>[7]</sup>。在同一植物中的群体间, 或同一群体不同年份间, 限制机制可能不同<sup>[1,9]</sup>。换言之, 呈现花粉限制还是资源限制, 可能随一定的条件而改变。

收稿日期 1994-02-23

\* 国家自然科学基金资助项目

中国鹅掌楸(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.)主要分布在我国中亚热带地区,花在形态上很原始,离心皮雌蕊多数,雄蕊花丝极短,而花药长柱状;花被片3出数,共三轮,在传粉、授精后,雌蕊群发育成聚合果,聚合果的基本单位是不开裂的干质果实,习称坚果或翅果。

中国鹅掌楸的结实率很低<sup>[1]</sup>,但却缺乏详实的群体间及群体内变异数据,本文研究了中国鹅掌楸的几个天然与人工群体,分析了现实群体的结实率(广义地称为生育力),目的在于:1)摸索该树种群体间及群体内生育力的变异式样;2)探讨生育力受资源限制还是花粉限制;3)分析中国鹅掌楸生育力低的原因。

## 1. 材料与方 法

研究材料取自不同地点的天然与人工群体。这些群体分别是:

(1) Pn(natural population),浙江安吉龙王山自然保护区,海拔1010 m的天然群体。

(2) Pc1(cultivated population),浙江松阳林业科学研究所,人工群体,种源:浙江遂昌九龙山。

(3) Pc2,安徽沙河集林场,人工群体,种源:安徽黄山。

(4) Pc3,贵州松桃永红林场,人工群体,种源:当地北寨。

(5) Ps(street population),南京林业大学校园,行道树,种源:江西庐山。

自1991~1993年,先后3次到上述各点进行单株采样或混合采样,单株随机采样至少50个聚合果,混合采样是随机从一个群体中至少采2 kg聚合果。

生育力定义为:在一个体或一群体中,聚合果的数目占总开花数的比例。对中国鹅掌楸统计结籽率时必须考虑以下情况:第一,几乎所有的雌蕊群开花后都继续发育,单果及聚合果的形态建成无阻碍;第二,翅果仅仅是一个传播单位,而非繁殖单位,一个翅果中种子发育状态有3种可能:1)一粒饱满种子,2)两粒饱满种子,3)无种子,因此,在中国鹅掌楸中,具饱满种子的翅果(简称饱满翅果)数占总翅果数的比率(简称饱满翅果率),或者是饱满翅果包含的种子数占相应的翅果数的比率(简称饱满种子率)反映了生育力的高低,可作为生育力指标。

为了分析单个聚合果不同部位的变异,选择松桃群体的聚合果,分组统计,从聚合果的基部起算,自下而上每25个翅果为1组即1~25,26~50,51~75,76~100,101~125共5组,分别称为I、II、III、IV、V组翅果,第126个以上的翅果不作统计。共统计20个聚合果。

饱满种子的检查采用直接用刀片解剖,饱满种子的胚与胚乳充实,挤压后有油状物渗出,具饱满种子的翅果即为饱满翅果。用方差分析法<sup>[5]</sup>分析群体间、年份间的生育力变异,对贵州松桃的群体,还利用梯级方差分析法<sup>[2]</sup>分析个体间、个体内不同聚合果间以及聚合果内不同部位间的相对生育力变异的份量。

对种子产量作出资源限制假设,得出以下期望:当资源限制时,翅果发育越多,翅果间对资源的竞争越强烈,饱满的翅果就越少,因此,饱满翅果数与总翅果数应呈负相关,然后通过相关分析进行验证。若相关系数为正值或为负值但绝对值很小,则否定假设,结论是不存在资源限制;若相关系数为负值并且绝对值较大,则接受假设,结论是存在资源限制。

## 2. 结果与分析

中国鹅掌楸天然群体及人工群体生育力的观测与分析结果见表1~5。

表1 中国鹅掌楸5个群体3年(1991~1993)的生育力指标

Tab 1 Fecundity indexes of *L. chinense* in five populations within 3 years (1991~1993)

群体* Population	年份 Year	饱满翅果率 Full samara rate(%)	饱满种子率 Full seed rate (%)	观察果数 No. of examined fruit	生育力等级 Fecundity class
Pn	1991	9.19	10.10	53	2
	1992	6.06	6.22	57	
	1993	11.68	12.66	80	
Pc1	1993	4.06	4.38	10	3
Pc2	1992	3.28	3.37	105	4
	1993	3.67	3.82	20	
Pc3	1991	9.54	10.21	13	1
	1993	12.77	14.76	25	
Ps	1991	0.45	0.45	12	5
	1992	1.01	1.07	46	

\* Pn: 天然群体(浙江安吉) natural population (Anji, Zhejiang)  
 Pc1: 人工群体(浙江松阳) cultivated population (Songyan, Zhejiang)  
 Pc2: 人工群体(安徽沙河集) cultivated population (Shaheji, Anhui)  
 Pc3: 人工群体(贵州松桃) cultivated population (Songtao, Guizhou)  
 Ps: 行道树(南京) street population (Nanjing)

表1的结果说明以下几点: 1) 不同群体间生育力有差异。Pn 和 Pc3生育力高, Pc1和 Pc2生育力较低, Ps 最低。2) 同一群体不同年份间生育力有波动。如 Pn, 丰收年(1993年)与欠收年(1992年)相比, 饱满翅果率增加93%, 饱满种子率增加100%。3) 无论哪个群体, 生育力都偏低, 饱满翅果率的极小与极大值分别为0.45%和12.77%, 而饱满种子率的极小与极大值分别是0.45%和14.76%。这意味着有87.23%的翅果是无效翅果。

表2 中国鹅掌楸不同群体(Pn, Pc1, Pc2, Pc3; 1993)生育力指标方差分析\*

Tab 2 ANOVA of fecundity indexes of *L. chinense* from different populations (Pn, Pc1, Pc2, Pc3; 1993)

项目 Item	变异来源 Variance source	自由度 d. f.	方差 S. S.	均方 M. S.	F	P
饱满翅果率 Full samara rate	群体间 inter-population	3	0.1796	0.0599	6.05*	0.001
	误差 residual	131	1.2959	0.0099		
	总变异 total variance	134	1.4755			
饱满种子率 Full seed rate	群体间 inter-population	3	0.2400	0.0800	5.59*	0.001
	误差 residual	131	1.8748	0.0143		
	总变异 total variance	134	2.1148			

\* Pn, natural population (Anji, Zhejiang); Pc1, Pc2 and Pc3; cultivated populations (Songyan, Zhejiang, Shaheji, Anhui and Songtao, Guizhou respectively)

群体间生育力的方差分析(表2)表明: 饱满翅果率与饱满种子率的差异均达到  $P=0.001$  的水平, 因而认为群体间生育力差异极显著。

同一群体年份间的方差分析(表3)显示: 饱满翅果率与饱满种子率均达到  $P=0.001$  水平上的差异。因而认为同一群体年份间生育力差异极显著。

表3 中国鹅掌楸不同年份(1991~1993; Pn)生育力方差分析\*

Tab 3 ANOVA of fecundity indexes of *L. chinense* in different years (1991~1993; Pn)

项目 Item	变异来源 Variance source	自由度 d. f.	方差 S. S.	均方 M. S.	F	P
饱满翅果率 Full samara rate	年份间 inter-year	2	0.1022	0.0511	8.2*	0.001
	误差 residual	187	1.1685	0.0062		
	总变异 total variance	189	1.2707			
饱满种子率 Full seed rate	年份间 inter-year	2	0.4138	0.2069	30.9*	0.001
	误差 residual	187	1.2592	0.0067		
	总变异 total variance	189	1.6730			

\* Pn; natural population (Anji, Zhejiang)

表4 中国鹅掌楸不同个体间、聚合果间及聚合果不同部位间生育力指标的梯级方差分析(Pc3)\*

Tab 4 Nested ANOVA of fecundity indexes of *L. chinense* (Pc3) from different inter-individuals, inter-aggregate fruits and inter-different parts of fruit

项目 Item	变异来源 Variance sources		自由度 d. f.	方差 S. S.	均方 M. S.	期望均方 E. M. S.	比率(%) Percentage
饱满翅果数 Full samara no.	个体间	inter-individuals	1	870.25	870.25	16.21	49.46
	聚合果间	inter-aggregate fruits	18	1075.86	59.77	10.80	32.96
	部位间	inter-different parts of fruit	80	460.40	5.76	5.76	17.58
	总变异	total variance	99	2406.51		32.77	100
种子数 Seed no.	个体间	inter-individuals	1	1274.49	1274.49	23.46	44.52
	聚合果间	inter-aggregate fruits	18	1831.30	101.74	18.13	34.40
	部位间	inter-different parts of fruit	80	888.00	11.11	11.11	21.08
	总变异	total variance	99	3993.79		52.70	100

\* Pc3; Cultivated population (Songtao, Guizhou)

表5 中国鹅掌楸饱满翅果数与总翅果数间的相关系数

Tab 5 Correlation coefficient between full samara number and total samara number of *L. chinense*

群体* Population	年份 Year	相关系数 r	聚合果数 No. of aggregate fruits
Pn	1991	0.4641	53
	1992	0.0203	57
	1993	0.0178	80
Pc1	1993	0.0879	10
Pc2	1993	0.7012	20
Pc3	1993	-0.3709	25

\* Pn; natural population (Anji, Zhejiang); Pc1, Pc2 and Pc3; cultivated populations (Songyan, Zhejiang; Shaheji, Anhui and Songtao, Guizhou respectively)

为了说明在一个群体中,不同个体、个体内不同聚合果及聚合果中不同部位间生育力的变异及变异大小,采用梯级方差分析法将个体间、聚合果间,聚合果中部位间的方差进行分解,由于每部位的翅果数都为25,可直接用饱满翅果数和种子数进行统计。统计结果(表4)表明:个体间差异最大,聚合果间次之,部位间最小。

单个聚合果的饱满翅果数与总翅果数之间的相关分析(表5)表明:龙王山天然群体(Pn),3年的相关系数极小;松阳人工群体(Pc1)的相

关系数也很小;沙河人工群体(Pc2)饱满翅果数与总翅果数之间呈现一定程度的正相关,相关系数为0.7012,而松桃人工群体(Pc3)则呈现很小程度负相关,相关系数为-0.3709。

### 3 讨 论

(1) 中国鹅掌楸群体间生育力的显著差异意味着生育力的变异有遗传原因。群体内不同年份间的显著差异可理解为环境造成的表型可塑性,而不能解释为基因型造成的。对于一个

群体,在较短的几年时间内,花粉库的遗传组成不会有大的变化。在一个群体内,个体间的生育力差异大于聚合果间的差异,而后者又大于聚合果内不同部位间的生育力差异。因而,群体中特定的个体对于群体的生育力有重要意义,也提供了人工选择的良好机会。

(2) 中国鹅掌楸的生育力低于一般木本植物,有87.23%的无效翅果,与北美鹅掌楸的生育力(饱满翅果率13.8%)相当<sup>[6]</sup>。中国鹅掌楸这样低的生殖效果,很难说其生殖是成功的。关于生育力低的现象目前多半用花粉限制或资源限制来解释。尤其以花粉限制的报道更多<sup>[3,7]</sup>。本研究的结果表明:中国鹅掌楸各群体不存在资源限制。生育力低的原因很可能是花粉限制。

如果一种植物受花粉限制,那么提高群体的花粉密度或改善花粉供体将会提高其生育力。作者对中国鹅掌楸群体间人工授粉试验,生育力可提高到40~50%,几乎是双亲天然授粉状态下生育力的10~12倍。因此中国鹅掌楸可能存在花粉限制生育力机制。这可以从交配系统和传粉系统等方面去解释。本文以为该树种在交配系统的进化过程中选择了杂交,或者说它偏重杂交,理由是:1)一朵花中雌雄蕊异熟,一个群体内花期有显著的时空变异<sup>[1]</sup>;2)从胚胎发育观察<sup>[1]</sup>来看,可能存在自交不亲和和机制。因此,中国鹅掌楸的交配系统倾向于个体基础上的杂交。

(3) 由于自交不亲和机制作用以及交配系统的选择压力,群体中个体的空间分布与传粉者两个环境因子在花粉限制中起重要作用。一个雌蕊群能否获得足够的异株花粉供体?这与个体的空间距离或群体密度有关,也与传粉者的类型、密度、飞行距离与频度以及访问花的时间等行为有关。中国鹅掌楸群体,在上述两类环境条件方面是难以满足雌性必要的杂交花粉的。单行栽植的行道树(Ps)的生育力明显低于团块状群体(如Pn, Pc3等)的生育力,可能的原因就在于前者的空间格局不利于花粉的传播。

综合上述,对中国鹅掌楸低的生育力可用花粉限制作出解释,空间不重叠的群体间生育力差别有两方面原因:群体间花粉库与胚囊库的遗传组成不同,以及群体间个体密度、空间格局和传粉者的不同,作者认为:中国鹅掌楸由于交配系统的进化与选择以及环境压力的原因,限制了其生殖成功,这是该树种趋向濒危的原因之一。

#### 参 考 文 献

- 1 樊汝汶,叶建国,高捍东等. 1992; 植物学报 34(6): 437~442.
- 2 Mather W B 著. 梁中宇译. 1978; 数量遗传学原理,人民教育出版社,北京. 29~35.
- 3 Armstrong J E, A K Irvine. 1989; *Amer. J. Bot.* 76(1): 74~85.
- 4 Bawa K S, C J Webb. 1984; *Amer. J. Bot.* 71: 736~751.
- 5 Bishop O N. 1980; *Statistics for Biology*. Longman Group Limited.
- 6 Fenster C B. 1991; *Amer. J. Bot.* 78(1): 13~23.
- 7 Johnston M O. 1991; *Ecology* 72(4): 1500~1503.
- 8 Taft K A Jr. 1966; Cross and self-incompability and natural selfing in Yellow-Poplar (*Liriodendron tulipifera*). Proceedings of the 6th World Forestry Congress, Madrid, Spain. 1425~1428. (Abstract)
- 9 Zimmerman J K, T M Aide. 1989; *Amer. J. Bot.* 76(1): 67~73.

(责任编辑:盛国英)