

一年生黑麦草的亲缘选择作用*

李洁^{1,2,3} 孙庚^{1**} 吴宁¹ 王静⁴ 胡霞⁵

¹中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

²陆地表层格局与模拟重点实验室, 中国科学院地理科学与资源研究所 北京 100101

³中国科学院大学 北京 100049

⁴国家林业局西北林业调查规划设计院 西安 710048

⁵乐山师范学院 乐山 614000

摘要 Hamilton的亲缘选择理论认为亲缘个体之间相互合作来提高其适合度. 为了验证一年生黑麦草 (*Lolium multiflorum* L.) 是否具有亲缘选择及其性状的响应方式, 选取来自8个不同母株的该植物子代个体作为研究对象, 采用两两配对的竞争设计方式, 在植物个体和群组两个水平上分别测度植物表型特征 (如株高、叶面积、种子数目等) 和生物量特征 (如根系生物量和地上各构件生物量) 在亲缘处理组和非亲缘处理组的差异. 结果显示, 在群组水平上, 一年生黑麦草植物亲缘组根系生物量显著小于非亲缘组 ($P = 0.007$), 说明其能够识别亲缘邻居身份, 并通过减少根系分配量来减少与亲缘邻居之间的地下竞争. 然而植物的地上各构件生物量对亲缘邻居的响应与非亲缘邻居并没有显著差异; 在个体水平上, 亲缘处理组和非亲缘处理组在株高、叶面积、种子数量等特征和各构件生物量特征方面都没有显著区别. 因此, 本研究说明一年生黑麦草植物通过降低根系的竞争性分配而提高群组适合度, 根系是植物响应亲缘选择的一个重要方式. (图4 表2 参37)

关键词 亲缘选择; 表型特征; 生物量; 根系分配; 黑麦草

CLC Q346

Kin selection in *Lolium multiflorum* L.*

LI Jie^{1,2,3}, SUN Geng^{1**}, WU Ning¹, WANG Jing⁴ & HU Xia⁵

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource, Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

²Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Sciences and Nature Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

⁴Northwest Institute of Forest Inventory, Planning and Design, State Forestry Administration, Xi'an 710048, China

⁵Leshan Normal University, Leshan 614000, China

Abstract Related organisms living together could cooperate with each other according to kin selection theory of Hamilton, even at a cost of individual fitness, which is contrary to the niche partition theory. Previous studies proved the kin selection responses in some plant species. For example, plants show reduction of root distribution and other phenotypic changes to kin neighbors than strangers, in order to deduce competition among kin neighbors. However, since only a few species have been tested, kin responses of many other species remain unknown. In this research, we designed a pair-wise interaction model of each two individuals from 8 families to test whether and how species of *Lolium multiflorum* L. responded to kin selection. After the plants lifecycle, we measured for individual analysis the trait indexes of each plant including plant height, seed number, length and number of clusters, number and area of leaf, branching number, leaf, stem and reproduction biomass. On the group level we measured group leaf, stem, reproduction and root biomass. Our study showed less roots distribution in kin groups than stranger groups ($P = 0.007$), but no significant difference in leaf, stem and reproduction biomass on the group level. However, on individual level no significant difference was found between kin and stranger groups in either the measured traits (plant height, seed number, length and number of clusters, leaf number, leaf area, branching number) or biomass (leaf, stem and reproduction biomass). The results indicated that *L. multiflorum* L. responded positively to kin selection by reducing root competition in kin conditions to increase group fitness, and that root response could be a useful and available indicator to kin selection.

Keywords kin selection; phenotypic characteristics; biomass; root distribution; *Lolium multiflorum* L.

收稿日期 Received: 2015-12-22 接受日期 Accepted: 2016-02-25

*国家科技部重点研发项目 (SQ2016YFSF030224-03), 国家自然科学基金项目 (31500346, 31350110328), 中国科学院STS项目 (KFJ-SW-STS-177)、西部之光项目, 四川省科技厅项目 (2014HH0017, 2015HH0025, 2015JY0231, 2016HH0082) 和中国科学院成都生物研究所青年研究员项目资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (SQ2016YFSF030224-03), the National Natural Science Foundation of China (31500346, 31350110328), the Science and Technology Service Network Initiative (KFJ-SW-STS-177) and Western Light Program of Chinese Academy of Sciences, the Project of Sichuan Science & Technology Bureau (2014HH0017, 2015HH0025, 2015JY0231, 2016HH0082), and the Youth Professor Project of Chengdu Institute of Biology

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: sungeng@cib.ac.cn)

有关植物种内的相互作用形式,目前主要形成了以“生态位分化理论”为基础的“亲缘竞争”和以“亲缘选择”为基础的“亲缘合作”两种假说。“生态位分化假说”^[1]认为,亲缘种间由于相似的基因型和资源利用方式,导致其竞争更大。而Hamilton的“亲缘选择”理论则认为亲缘种之间是相互协作和相互帮助的,亲缘植物之间的竞争相对较小^[2]。虽然亲缘选择理论在动物界得到大量研究证实,而针对植物之间的亲缘作用研究中,大约四分之一支持亲缘选择,四分之一支持生态位分化^[3-6],其余一半显示群体间没有差别^[7-8]。因此,亲缘植物之间的相互作用仍然没有定论。

但是,某些植物在一定的环境下能够识别亲缘邻居得到研究者的普遍认可^[9]。目前,有关亲缘选择的研究主要关注邻居身份对目标植株适合度的影响^[8, 10-18]。研究发现,亲缘群组植物生长表现优于非亲缘群组是亲缘选择的结果^[19]。例如,植物的个体大小这一特性是群体选择的结果,但这种现象却只有在当相邻植物具有亲缘关系的时候才能观察到^[20],这与亲缘选择结果相一致;长叶车前草(*Plantago lanceolata*)在近亲缘个体形成较多花序与果实座^[21];以藜草(*Phalaris arundinacea*)为中心,建立六边形并在其各个顶点对目标植株分别包围以亲缘植株和非亲缘植物两种类型的邻居,形成六边形斑块,实验结果表明,相邻植物是亲缘的斑块具有更大的生物量生长、茎长和地上生物量^[22];Dudely研究组对一年生海马康草(*Cakile edentula* var. *lacustris*)的研究结果表明,亲缘组植物通过减少根系分配量来减少竞争,来响应亲缘选择^[23];北美凤仙花(*Impatiens cf. pallida*)的非亲缘组叶生物量大于亲缘组,而亲缘组茎伸长率和分枝量大于非亲缘组^[24]。

可以看出,目前专门针对植物亲缘选择的试验研究不多,多数研究仅以推断出相关结论而不是直接针对性的研究。前期的研究所涉及的物种十分有限,已经验证具亲缘的物种少,有关亲缘选择的实验中并未排除群体选择对实验结果的覆盖作用^[25],而且大多数实验对竞争强度产生的影响未加以说明和排除^[6]。同时,胁迫梯度假说预测,植物在严酷的竞争环境下更趋向于互助^[17, 26],所以植物个体间的竞争强度也影响亲缘选择的发生与否。因此,我们以青藏高原高寒草甸人工种植牧草一年生黑麦草为研究对象,因其种子传播距离较近,母株周围常围集大量种子、幼株,亲缘选择作用最有可能发生在这样的群落条件下;又考虑到不同的个体竞争强度下,亲缘选择结果尚存在分歧^[8, 14]。比如在高密度种植条件下,三叶草(*Trifolium repens*)才表现出亲缘识别,而在低密度竞争条件下并未产生响应^[14]。因此设置中等竞争程度条件下的亲缘选择实验,使得亲缘选择结果不受到竞争作用结果的过分掩盖和混淆,从而在竞争作用存在的基础上,观测植物对亲缘选择作用的响应结果;为排除由于不同家庭之间竞争力差异引起的覆盖作用,采用不同家庭的成对设计(具有不同潜在竞争力的家庭相互作用受试植株),得出同样的亲缘组高于非亲缘组的适合度结果时方应得出亲缘选择的结论;为了排除群体选择作用对实验结果的覆盖作用,同时结合Hamilton亲缘选择学说^[2],即个体适当改变自身适合度来增加群体适合度的理论,故在群体和个体两个水平上进行分析亲缘选择结果。在亲缘选择响应测度指标选择上,由于生

长相邻的植物在不同作用机理下,植株在生长特征和根系分配有差异,根、茎、叶生物量的变化、分枝数目、植物高度及茎长度等形态特征可响应邻居而表现出表型可塑性,从而影响邻株适合度,因此可作为识别亲缘的指示性状^[7, 24]。所以,本研究在群体水平上选用植株各分区生物量(群组根生物量、群组茎生物量、群组叶生物量和群组生殖生物量)指标,在个体水平上采用个体表型特征(株高、茎节伸长率、叶面积等)和单株地上各分区生物量(单株茎生物量、单株叶生物量和单株生殖生物量)指标,来观测和分析植物对亲缘选择的响应形式和响应结果。

1 材料与方法

1.1 实验材料和地点

一年生黑麦草(*Lolium multiflorum* L.)为禾本科一年生草本植物,须根强大,株高80-120 cm,叶片长22-33 cm,宽0.7-1 cm,千粒重约2.0-2.2 g,在我国广泛栽培。本研究收集青藏高原一年生黑麦草种子作为实验材料,于中国科学院成都生物研究所内,通过温室控制条件下的盆栽实验实现,控制温度20℃左右,温室顶部透明接受光照,并给予白炽灯补光,保证14 h/24 h的光照周期,平均湿度为50%左右。

1.2 中等竞争距离测定

对一年生黑麦草种子设计6个种植密度梯度,即一个圆形花盆(规格为直径13.0 cm,高11.0 cm)里分别等距离种植1、2、4、6、12、16株植株,则植株间距离分别为13、6.5、4.6、3.25、2.52、1.39 cm,每个处理设置3个重复。于2012年4月初,在温室按照不同种植密度设计进行种植,定期浇水,除草,看护。于2012年8月底进行收获。分别测量不同种植距离下植株的单株生物量作为指标,绘制距离-生物量变化曲线(图1)。可以看出,在种植距离较大时,生物量变化不明显,说明竞争强度较小。而随着种植距离的减小,生物量变化明显。当种植距离很小的时候,竞争明显抑制了植物的生物量生产。所以,选取竞争-生物量曲线中斜率变化最大的种植距离点作为物种中等竞争下的种植距离^[6]。并结合实验前期种植过程中物种个体大小和根系分布,设定一年生黑麦草实验的中等竞争种植距离为4.6 cm。

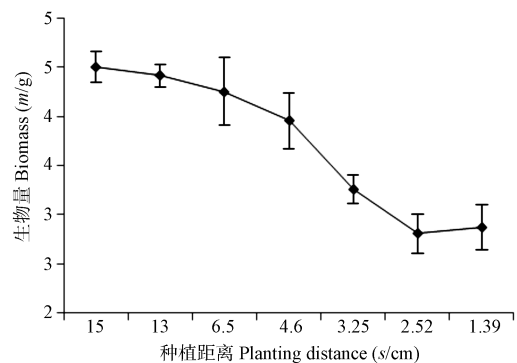


图1 一年生黑麦草不同种植距离下单株平均生物量变化(生物量的平均值±标准误差)。

Fig. 1 Changes of individual biomass (means ± SE) under different planting distances of *Lolium multiflorum* L.

1.3 亲缘选择实验

1.3.1 不同母株子代种子的收获 将收集到的青藏高原一年生黑麦草种子于2012年3月下旬开始播种, 观测生长状况, 定时浇水, 除草, 看护. 2012年7月上旬, 植株陆续开花, 此时选择生长良好的植株20株, 进行人工辅助自花授粉(防止不同个体间的杂交), 并为授粉后的植株进行套袋处理作为母株. 2012年8月中下旬, 分别收集各母株成熟的种子(F_1 代), 同一母株的子代种子作为一个家庭分装, 选取结籽量最大的8个母株的子代作为亲缘选择实验材料.

1.3.2 亲缘选择实验设计布施 **准备:** 采用相同的土壤来源、土壤特性以及土壤体积条件, 设置中等竞争水平下的个体间两两配对种植方案, 同时保证相同的生态环境因子(光照和水分, 营养物质)水平. 于2012年10月1日前, 对收集到的不同物种不同母株的子代种子进行整理, 确定单株平均结籽率. 之后对各母株的子代种子(F_1)在培养箱进行发芽培养, 同时测定发芽率. 在花卉市场选择直径9 cm、高8 cm的花盆和土壤.

土壤: 土壤配置质量比例为腐殖质土:九寨沟泥炭土:珍珠岩=2:3:1.

设计: 对8个母株子代(即8个家庭)设置3种植组合, 分别为亲缘个体组合、非亲缘个体组合和根系隔离组合(本文对亲缘邻居的定义为来自同一母株的子代, 非亲缘邻居为来自不同母株的子代). 如图2, 即每个设计包含8个亲缘重复组合、28个非亲缘组合及28个根系隔离组合, 共设置3个如图1所示的重复设计. 亲缘组合共24个, 非亲缘组合共84个, 隔离组合共计84个.

AA	AB	AC	AD	AE	AF	AG	AH
A/B	BB	BC	BD	BE	BF	BG	BH
A/C	B/C	CC	CD	CE	CF	CG	CH
A/D	B/D	C/D	DD	DE	DF	DG	DH
A/E	B/E	C/E	D/E	EE	EF	EG	EH
A/F	B/F	C/F	D/F	E/F	FF	FG	FH
A/G	B/G	C/G	D/G	E/G	F/G	GG	GH
A/H	B/H	C/H	D/H	E/H	F/H	G/H	HH

图2 8个亲本的亲缘选择设计. 方框代表的花盆直径相等, 为9 cm, 高8 cm. 其中, A-H字母代表来源于不同母株的子代(F_1). 相同的字母组合(如AA)代表亲缘植株个体间互为邻居, 不同的字母组合(如AB)代表非亲缘植株个体互为邻居, 用斜线隔开的组合(如A/A)代表根系隔离的个体.

Fig. 2 Kin selection experiment design for eight families. Rectangles represent flowerpots with same size (diameter of 9 cm, height of 8 cm). A, B, C, D represent the offspring individuals (F_1) of different mother plants. Combination of same letters (eg. AA) means kin neighbors growing together; combination of different letters (eg. AB) means stranger neighbor living together; individuals partitioned by bar (eg. A/A) means plants living solitarily.

种植管理: 于2012年10月1日, 将种子在培养箱进行发芽, 培养箱温度控制24 °C, 光照周期为16 h/24 h, 4 d后挑选长势相似的幼苗(相似的植株大小, 避免个体大小对实验结果的影响)按实验设计移植到花盆, 种植距离为4.6 cm. 接受自然光照, 隔两天浇水, 除草. 由于气候变冷, 于2012年12月末将所有实验植物移入温室, 控制温度在20 °C左右, 同时用白炽灯给予所需光照, 光周期为14 h/24 h. 定时浇水, 除草. 于2013年2月中旬测量植株叶片数目、叶长和叶宽等形态指标.

于2013年3月初收获所有植株, 收获时, 用水洗去根上的土壤, 尽最大可能保持地上和地下部分完整, 从茎基部剪断并进行地上地下特征测量工作.

1.3.3 实验指标测定 植物收获前, 在个体水平上, 分别测度每株植株表型特征. 之后, 收获植物, 将每株植物分为地上和地下两部分, 地上部分再分为叶子、茎干、小穗, 65 °C下48 h烘干, 称量; 在群组水平上, 由于本实验设计为两株植物的两两配对, 群组地上各部分生物量为两株个体对应生物量之和. 而且, 亲缘组合和非亲缘组合因为相互作用的两株个体根系相互交缠难以分离, 所以测定群组根生物量时候, 两株个体一起进行根系漂洗, 洗去土壤后装袋, 和地上部分一起在65 °C下48 h烘干, 称量. 具体测度指标为:

群组水平上: 记录群组根生物量、茎生物量、叶生物量和生殖生物量.

个体水平上: 记录单株茎生物量、叶生物量、生殖生物量和根生物量数据, 并测度单株株高、叶面积、叶子数、种子数和第一节间长.

2 数据处理和统计分析

采用Microsoft Office Excel 2003完成数据的记录、整理和基础图表制作, 用分析软件SPSS16.0完成数据分析. 亲缘选择和竞争引起的表型和生物量的差异分析采用单因素方差分析法, 同时, 为了避免不同母株个体之间的遗传竞争差异对实验的影响, 在表型和生物量的差异分析中将不同子代来源个体对应特征和生物量作为协变量进行协方差分析^[6].

3 实验结果

3.1 群组地下和地上生物量对亲缘选择的响应

在群组水平上, 一年生黑麦草地下部分表现出对亲缘选择的响应. 从图3和表1可以看出, 一年生黑麦草地下生物量指标上表现出亲缘组<非亲缘组($P=0.007$), 说明与非亲缘邻居相比, 当亲缘邻居出现的时候, 植物之间减少了总根系分配量. 而植物的群组地上茎生物量、叶生物量、生殖构件生物量以及地上总生物量在3个群组中均没有显著性差异($P>0.05$), 即植物的地上构件对邻居身份没有明显响应.

表1 不同处理下的植物群组各生物量的协方差分析(不同子代来源为协变量)

Table 1 Difference of group plants biomass allocation under different treatments (using different families as stock resources)

指标 Item	亲缘/非亲缘/隔离处理 Kin/stranger/solitary treatment	
D_f	2	
F/P-value	F	P
叶生物量 Leaf biomass	0.451	0.639
茎生物量 Stem biomass	1.366	0.260
生殖生物量 Reproduction biomass	0.661	0.519
根生物量 Root biomass	3.823	0.025

3.2 个体水平上地上指标对亲缘选择的响应

一年生黑麦草在个体水平上地上和地下部分的亲缘选择不显著. 从图4和表2可以看出, 本研究中单株植物构件指标如种子数目、分穗数、叶子数目、分枝数、植株高度、穗长

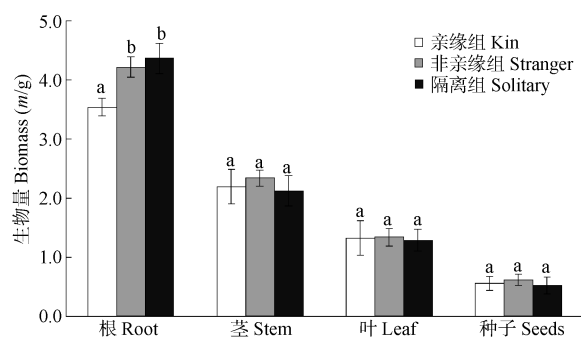


图3 3种处理下植物群地上和地下各构件生物量差异。柱状图为各生物量平均值±标准误，通过以不同亲本子代单独种植对应构件生物量为协变量的模型预测得到，来消除不同子代来源在竞争力差异的影响。柱上不同字母表示3种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$, LSD)。

Fig. 3 Plant group shoot biomass and root biomass under three treatments. The tissue biomass means $\pm$ SE were predicted from the models with single plant corresponding tissue biomass as a covariate, so that the effects of the inherent competition differences between several F1 seeds were eliminated. Different letters upon columns indicate significant differences among the three treatments ($P < 0.05$, LSD).

和叶面积在3个处理组中(亲缘组、非亲缘组和隔离组)中没有显著差异 ($P > 0.05$)；3个处理组单株地上生物量、单株茎生物量、单株叶生物量和单株生殖生物量的测度结果也没有显著差异 ($P > 0.05$)。以上结果表明植物个体层面各指标对

表2 不同处理下单株植物各构件特征量和生物量的协方差分析(不同子代来源为协变量)

Table 2 Individual plant tissues and biomass allocation under different treatments (using different families as stock resources)

指标 Item	亲缘/非亲缘/隔离处理 Kin / stranger / solitary treatment	
	D_f	2
F/P -value	F	P
种子数目 Seed number	0.033	0.968
叶子数 Leaf number	2.055	0.131
植株高度 Plant height	3.414	0.073
节间长 Internode length	0.496	0.787
叶面积 Leaf area	0.785	0.458
地上生物量 Shoot biomass	2.229	0.111
叶生物量 Leaf biomass	1.916	0.150
茎生物量 Stem biomass	2.287	0.105
生殖生物量 Reproduction biomass	1.041	0.355

亲缘选择没有明显响应。

4 讨论

植物的根、茎、叶生物量的变化、叶面积、植物高度及节间长度等具可塑性的特征，是植物与周围环境和相邻植株之间相互作用的主要反应形式^[7, 24]，依据不同处理下(亲缘/非亲缘)植物的表现可以反证亲缘选择^[7]。本研究结果显示，在

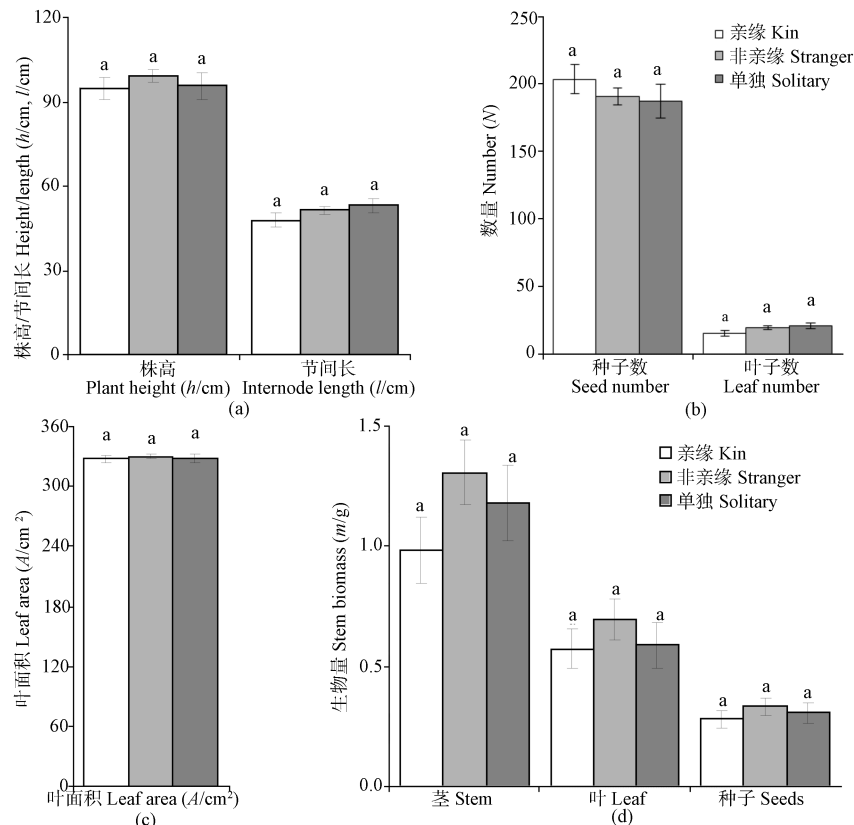


图4 3种处理下单株植物地上和地下各构件特征(a、b和c)和生物量差异(d)。柱状图为各生物量平均值±标准误，通过以不同亲本子代单独种植对应构件生物量为协变量的模型预测得到，来消除不同子代来源在竞争力差异的影响。柱上不同字母表示3种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$, LSD)。

Fig. 4 Plant individual tissue component characteristic (a, b, c) and biomass (d) under three treatments. The tissue biomass means $\pm$ SE were predicted from the models with single plant corresponding tissue biomass as a covariate, so that the effects of the inherent competition differences between several F1 seeds were eliminated. Different letters upon columns indicate significant differences among the three treatments ($P < 0.05$, LSD).

群组水平上, 受试植物的根系生物量分配量在亲缘群组显著小于非亲缘组, 而地上形态特征和各构件生物量在亲缘组合非亲缘组未有显著差异. 说明一年生黑麦草在群组水平上通过减少根系竞争来响应亲缘选择; 在个体水平上, 亲缘组和非亲缘组植株各构件特征和生物量都未显示出显著差异, 说明一年生黑麦草在个体水平上未产生明显的亲缘选择响应.

本研究中, 一年生黑麦草植物地上各构件未对亲缘选择产生响应(群组和个体水平上), 这与前期的有些研究结果不相一致. 比如, 之前有研究表明, 相邻植物是亲缘的斑块具有更高的初级生产量、更长的茎长和更多的地上生物量^[22], 植物在发芽量和平均开花受精小穗量方面, 亲缘群组优于非亲缘群组^[21]. 究其原因, 可能有以下几个方面: 第一, 不同物种对亲缘选择的响应形式不同. 植物对邻居的作用方式, 也不固定在某一个生长指标上^[27], 那些对竞争比较敏感的构件反应更灵敏^[11-12]. 本实验过程中, 由于给予了受试植物相对充足的光照条件, 使得植物地上部分对光照的竞争相对不敏感, 所以地上性状未作出响应^[28]. 第二, 植物有可能会根据环境条件对自身各形态构件之间的生长和分配产生权衡^[29-30]. 如果植物某一局部竞争胁迫明显(比如根部)的时候, 植物可通过生长权衡来调整各构件生物量的分配. 北美凤仙花在与非亲缘者作用的时候调整其地上和地下生长比例, 并在与亲缘邻居生长的时候其茎叶得到增长. 这种构件之间的权衡分配, 也可能影响植物亲缘识别的表达^[24]. 本实验中, 植物有可能调整其响应方式使得其主要集中在根系对土壤养分和空间的竞争上, 所以未在地上部分表现出响应. 第三, 植物对亲缘选择的响应并不一定表现在以适合度为指标的各性状特征上. 比如Crepny和Casal对拟南芥的研究发现, 其与相同基因型的植株为邻的时候, 目标植株通过旋转叶子生长方向来减少叶片覆盖度, 从而产生亲缘互助, 但并没有在适合度指标上(如各构件生物量)产生亲缘选择响应^[31]. 本实验亲缘组和非亲缘组间地上各构件生物量分配也无差异. 因此, 由于适合度的指标受到亲缘选择、竞争、生态位分化、频率依赖性选择等多个过程的影响, 这些过程可能使得在竞争性状上表现出的亲缘识别现象在适合度水平上无法表现, 因此也在一定程度上佐证了适合度指标可能存在局限性的说法^[7, 15].

一年生黑麦草在群组根系分配上响应了亲缘选择, 这与前期大多数研究结果相一致. 亲缘植物通过减少根系分配量, 从而减少根系对地下部分空间和水分, 营养物质的竞争^[11, 23]. 这种根系反应的结果是减少了植物用于竞争方面的投资, 从而增加了其广义适合度. 所以, 根系是亲缘选择的响应途径之一. 群组根系的响应结果也说明, 一年生黑麦草在在群组水平对亲缘选择产生响应, 而在个体水平未产生响应. 这一结果表现在Hamilton亲缘选择理论中, 即为提高了其广义适合度. 究其原因, 与该试验材料的生态学特征(主要表现在种子传播方式上)有重要关系. 一年生黑麦草由于种子传播的限制, 子代分布在母株周围生长, 形成密集、遗传单一的“粘性种群”. 这种种子传播方式能够促进亲缘合作进化的产生. 而且粘性种群的个体都具有亲缘关系, 亲缘个体之间的利他行为就不需要进行亲缘识别, 所以亲缘选择的结果就不明显表现在个体层面上的性状差异, 而是在群体层面

上表现为合作进化^[2, 32].

前期研究中, 有研究者认为亲缘组植株高生产力和适合度可能来源于竞争能力而非亲缘选择作用^[6], 即当具有低竞争力亲本的植株与高竞争力亲本的植株种在一起时, 非亲属组受试植株的适合度将由于竞争力低而低于亲属组中的受试植株^[33-34]. 竞争效应对亲缘选择结果的混淆作用, 主要是由于前期植物亲缘选择研究的试验设计大多都是选择目标植株, 周围包围以多个亲缘邻居个体或者非亲缘个体. 比如Dudely等的四边形设计和Collins等的六边形包围设计^[22], 这些试验设计中目标植物都有多个邻居, 而且邻居各自来源于不同的亲本, 基因型之间存在不确定的差异, 所以对目标植株的影响具有复杂性, 而且这样的试验设计使得亲缘选择和群体选择作用相重叠和混淆, 从而影响亲缘选择结果的判断^[33, 35]. 为此, 本试验在试验设计的时候采用不同亲本子代个体的成对设计(不同竞争力的亲本相互作用受试植株), 这样两个植株可以相互作为目标个体; 并且在个体分析的时候, 将来自不同亲本的单株对应竞争力指标作为协变量, 来分析群体水平和个体水平上特征和生物量的变化, 来消除子代来源种子自身竞争力对实验结果的影响^[36], 得出的结果也更为可靠. 值得一提的是, 虽然个体竞争是一个复杂的过程, 不能简单地被设定, 但本试验在植物种植之前, 先在培养皿中培养幼苗个体, 选择个体大小相似、生长健康状况相似的幼苗, 再移植到竞争实验中, 来避免由于个体大小引起的竞争力差异对实验结果的影响^[11, 37]. 所以, 在本实验过程中, 个体潜在竞争力差异对亲缘选择的结果的混淆作用, 得到了适当的控制.

5 结论

本文主要探讨了一年生黑麦草在中等竞争程度下的亲缘选择. 研究结果表明, 一年生黑麦草在群组水平上根系分配对亲缘做出明显响应, 而地上部分对亲缘选择的响应不显著; 而其在个体水平上地上特征和生物量分配均未做出明显响应, 究其原因可能是因为地上部分在本实验竞争强度下对亲缘选择作用不敏感. 本文研究再次肯定了根系是植物亲缘选择响应的主要方式, 根系分配特征可作为亲缘选择检验的重要指标.

参考文献 [References]

- 1 Young JPW. Sib competition can favour sex in two ways [J]. *Theor Biol*, 1981, **88**: 755-756
- 2 Hamilton WD. The genetical evolution of social behavior, I & II [J]. *Theor Biol*, 1964, **7**: 1-52
- 3 Ellstrand NC, Antonovics J. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. II. A test of the density-dependent selection hypothesis [J]. *Evolution*, 1985, **39**: 657-666
- 4 Schmitt J, Antonovics J. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. IV. Effect of neighbor relatedness and aphid infestation on seedling performance [J]. *Evolution*, 1986, **40**: 830-836

- 5 Kelley SE. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. V. A field-test of the sib competition lottery hypothesis [J]. *Evolution*, 1989, **43**: 1054-1065
- 6 Masclaux F, Hammond RL, Meunier J, Gouhier-Darimont C, Keller L, Reymond P. Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions [J]. *New Phytol*, 2010, **185**: 322-331
- 7 File AL, Murphy GP, Dudley SA. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability [J]. *Proc R Soc Biol Sci*, 2012, **279**: 209-218
- 8 Milla R, Forero DM, Escudero A, Iriondo JM. Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? [J]. *Proc R Soc*, 2009, **B276**: 2531-2540
- 9 Hess L, De Kroon H. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination [J]. *J Ecol*, 2007, **95**: 241-251
- 10 Mohana GS, Shaanker RU, Ganeshiah KN, Dayanandan S. Genetic relatedness among developing seeds and intra fruit seed abortion in *Dalbergia sissoo* (Fabaceae) [J]. *Am J Bot*, 2001, **88**: 1181-1188
- 11 Bhatt MV, Khandelwal A, Dudley SA. Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs [J]. *New Phytol*, 2010, **189**: 1135-1142
- 12 Biedrzycki ML, Bais HP. Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved [J]. *J Exp Bot*, 2010, **61**: 4123-4128
- 13 Milla R, Velez Del Burgo A, Escudero A, Iriondo JM. Kinship rivalry does not trigger specific allocation strategies in *Lupinus angustifolius* [J]. *Ann Bot*, 2012, **110**: 165-175
- 14 Lepik A, Abakumova M, Zobel K, Semchenko M. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants [J]. *Funct Ecol*, 2012, **26**: 1214-1220
- 15 Dudley SA, File A. Kin recognition and competition in plants [J]. *Funct Ecol*, 2009, **27**: 898-906
- 16 Fang S, Clark RT, Zheng Y, Iyer-Pascuzzi AS, Weitz JS, Kochian LV, Edelsbrunner H, Liao H, Benfey PN. Genotypic recognition and spatial responses by rice roots [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2013, **110**: 2670-2675
- 17 Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities [J]. *J Ecol*, 2009, **97**: 199-205
- 18 Semchenko M, Saar S, Lepik A. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes [J]. *New Phytol*, 2014, **204**: 631-637
- 19 Willson MF, Hoppes WG, Goldman DA, Thomas PA, Katusic-Malmberg PL, Bothwell JL. Sibling competition in plants: an experimental study [J]. *Am Nat*, 1987, **129**: 304-311
- 20 Escarre J, Houssard C, Thompson JD. An experimental study of the role of seedling density and neighbor relatedness in the persistence of *Rumex acetosella* in an old-field succession [J]. *Can J Bot*, 1994, **72**: 1273-1281
- 21 Tonsor SJ. Relatedness and intraspecific competition in *Plantago lanceolata* [J]. *Am Nat*, 1989, **134**: 897-906
- 22 Collins A, Hart EM, Molofsky J. Differential response to frequency-dependent interactions: an experimental test using genotypes of an invasive grass [J]. *Oecologia*, 2010, **164**: 959-969
- 23 Dudley SA, File AL. Kin recognition in an annual plant [J]. *Biol Lett*, 2007, **3**: 435-438
- 24 Murphy GP, Dudley SA. Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. *Am J Bot*, 2009, **96**: 1990-1996
- 25 File AL, Murphy GP, Dudley SA. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability [J]. *Proc R Soc B*, 2012, **279**: 209-218
- 26 Bertness MD, Callaway RM. Positive interactions in communities [J]. *Trends Ecol Evol*, 1994, **9**: 191-193
- 27 Schmitt J, Dudley SA, Pigliucci M. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants [J]. *Am Nat*, 1999, **154**: S43-S54
- 28 Klemens J. Kin recognition in plants [J]? *Biol Lett*, 2008, **4**: 67-68
- 29 Cipollini DF, Schultz JC. Exploring cost constraints on stem elongation using phenotypic manipulation [J]. *Am Nat*, 1999, **153**: 236-242
- 30 Maliakal SK, McDonnell K, Dudley SA, Schmitt J. Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens capensis* [J]. *Intern J Plant Sci*, 1999, **160**: 723-733
- 31 Crepy MA, Casal JJ. Photoreceptor mediated kin recognition in plants [J]. *New Phytol*, 2015, **205**: 329-338
- 32 Novoplansky A. Picking battles wisely: plant behavior under competition. *Plant Cell Environ*, 2009, **32** (6): 726-741
- 33 Andalo C, Goldringer I, Godelle B. Inter- and intragenotypic competition under elevated carbon dioxide in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Ecology*, 2001, **82**: 157-164
- 34 Cheplick GP, Kane KH. Genetic relatedness and competition in *Triplaris purpurea* (Poaceae): resource partitioning or kin selection [J]? *Intern J Plant Sci*, 2004, **165**: 623-630
- 35 Taylor PD. Inclusive fitness in a homogeneous environment [J]. *Proc R Soc London. Ser B Biol Sc*, 1992, **249** (1326): 299-302
- 36 Murphy GP, File AL, Dudley SA. Differentiating the effects of pot size and nutrient availability on plant biomass and allocation [J]. *Botany*, 2013, **91**: 799-803
- 37 Mercer CA, Eppley SM. Kin and sex recognition in a dioecious grass [J]. *Plant Ecol*, 2014, **215**: 845-852