

青藏高原天山报春高寒湿地种群的花期资源分配*

何亚平^{1, 2} 段元文^{1, 3**} 费世民² 刘建全¹ 杨慧玲¹

⁽¹⁾中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室 西宁 810001)

⁽²⁾四川省林业科学研究院 成都 610081)

⁽³⁾中国科学院青藏高原研究所昆明分部 昆明 650204)

摘要 研究了青藏高原东部海北高寒湿地植物天山报春的花期资源分配。有性繁殖的天山报春根系投资较低(22.6%),地上投资大约是地下投资的4倍,花期繁殖投资占20.8%,具有相对较大的地上投资。天山报春对繁殖、茎叶和根系的绝对投资和相对投资均具有极为明显的个体效应,绝对投资和茎叶的相对投资均随着个体大小线性增加,而繁殖和根系的相对投资线性降低。天山报春各器官间资源的绝对投资均表现为相关生长,相对资源分配均为负相关,在繁殖和营养、繁殖和根系以及繁殖和茎叶器官间都表现为权衡关系,但在茎叶和根系间不为权衡关系。和资源分配一致,天山报春的繁殖适合度存在明显的个体大小依赖性。结合影响植物资源分配的各因素,探讨了个体效应在解释资源分配中的重要意义。图2表3参42

关键词 青藏高原;高寒湿地;天山报春;资源分配;繁殖投资;权衡;大小依赖

CLC Q949.773.205(244)

Resource Allocation of *Primula nutans* Population in the Alpine Wetland of the East Qinghai-Tibetan Plateau, China*

HE Yaping^{1, 2}, DUAN Yuanwen^{1, 3**}, FEI Shimin², LU Jianquan¹ & YANG Huiling¹

⁽¹⁾Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology,

Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

⁽²⁾Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China)

⁽³⁾Institute of Tibetan Plateau Research at Kunming, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract The resource allocation of sexual plants at anthesis stage was first studied in a *Primula nutans* population in the alpine wetland of the east Qinghai-Tibetan Plateau. Using this plant species growing in the alpine wetland, some important questions were synthesized involved in the resource allocation and the significance of size-dependent effects was emphasized to explain the patterns of resource allocation. *P. nutans* of sexual reproduction allocated relatively few resources to underground (22.6%) and to reproductive organs (20.8%), and the aboveground allocation was about four times more than the underground allocation, which indicated that wetland plants of sexual reproduction had relative higher underground allocation of resources. The absolute and relative resources allocated to reproduction, stem and underground part of *P. nutans* were obviously size-dependent, and the absolute allocation to all organs and relative allocation to stems increased, but the relative allocation to reproduction and underground decreased with the increasing of individual size. The absolute resource allocation among reproduction, stem organs and underground part exhibited correlation-growth regularity. There were trade-off relations between reproduction and vegetation, reproduction and underground, and reproduction and stem in the resource allocation of *P. nutans*, but not between underground and stem. As organ resource allocation, the reproduction fitness of *P. nutans* also was size-dependent, implying that the bigger individual had more flowers to produce more seeds. Combined with the factors influencing the resource allocation, the size-dependent effects at the individual level provided a good explanation for the resource allocation of plant. Fig 2, Tab 3, Ref 42

Keywords Qinghai-Tibetan Plateau; alpine wetland; *Primula nutans*; resource allocation; reproductive allocation; trade-off; size-dependent

CLC Q949.773.205(244)

收稿日期: 2007-03-19 接受日期: 2007-05-10

*中国科学院研究生创新项目、国家自然科学基金“重大研究计划”项目(Na 90211006)、国家自然科学基金(Na 30572329)和国家林业局生态环境与资源实验室资助。Supported by the Innovated Project for Post-graduates of Chinese Academy of Sciences, the Key Project of the National Natural Science Foundation of China (Na 90211006), the National Natural Science Foundation of China (Na 30572329) and the Laboratory of Ecoenvironment and Resources of the National Forestry Bureau of China

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

资源分配是指个体把资源进行分割,在根、茎、叶、花各器官间进行分配,去满足生长、维持和繁殖的需要^[1]。对于高等植物而言,个体是独立的生命活动单位,生存仅依赖外界环境,自身独立完成生长发育过程。达尔文学说认为,种群是进化的单位,但自然选择作用于个体水平,其结果导致个体结构优化,这主要体现在个体各器官的资源分配方面。有关资源分配的很多研究在考虑繁殖与生长功能之间关系以及不同功能间关系时都将植株个体大小看作是影响资源分配的重要因子。繁殖的绝对投资

和相对投资受个体大小影响,多项研究表明,植株大小和多组繁殖测量值呈现正相关^[2-5]。在考虑资源分配的环境影响时,也将植株大小列为资源分配研究的切入点^[4]。个体大小依赖性也成为解释个体和种群(不同层次)植物资源分配对策的一个基本特性。植物生活史进化理论中权衡思想认为:光合产物和养分向某一功能分配的增加必然以减少对其它功能的分配为代价。植物根系是获取养分和水分的器官,和茎叶部分类似,也是光合产物、养分和水分的消耗器官,根系分配的增加也会影响到繁殖分配的减少。因此,植物器官之间资源分配可能存在权衡关系^[6],但多年生植物的这种权衡关系并未得到有力的证明^[7],尤其是功能器官间的权衡关系。

高寒湿地生态系统明显具有不同于其它湿地生态系统的特点,水分充足而温度较低。若尔盖高寒湿地植物优势种的一般是苔草属、嵩草属等禾本科植物^[8],具有克隆繁殖习性。有性繁殖和克隆繁殖的适应性在不同生境中存在差异,在高寒湿地温度限制、水分充足的环境中,克隆植物的适合度较高,适应性强。如高寒湿地植物克隆繁殖发达,多年生植物多^[9];三江沼泽湿地植物群落的生物量分配主要集中在地下0~30 cm,占95.98%,而分布在0~10 cm的根状茎占生物量组成的70%^[10]。因此,湿地植物群落地下生物量主要由那些具有克隆习性的优势种构成,有性繁殖植物的贡献相对较小。关于湿地植物资源分配对策的研究很少,仅仅涉及到湖滨湿地慈姑属植物水位对生物量配置的影响^[11]和松嫩平原寸苔草植物繁殖分配的季节动态^[12],这些都是以无性繁殖为主的植物类群。关于湿地分布的有性繁殖植物的资源分配研究还未涉及。

天山报春(*Primula nutans*)在世界上分布较广,在北欧至西伯利亚至北美一线,呈环北半球分布的格局,在我国主要分布于内蒙古、甘肃、新疆、青海和四川北部,海拔590~3800 m,分布生境为灌丛、草甸和湿地^[13]。在青藏高原东部海北高寒草甸生态系统中,天山报春分布在藏嵩草沼泽地,5~6月开花,7~8月结实,多年生,无克隆繁殖习性,是专性有性繁殖的植物类群。报春属植物因具有独特的长柱头(针式)和短柱头(鼓式)个体而被认为是异花授粉的典型,花粉在长短柱头间传递^[14]。本文研究了有性繁殖的湿地植物天山报春的花期资源分配,结合植物资源分配研究所探讨的主要问题,讨论以下问题:(1)湿地植物天山报春花资源分配状况;(2)天山报春各器官绝对和相对资源分配的个体大小依赖性;(3)各器官绝对资源和相对资源分配间的关系;(4)天山报春繁殖适合度的个体大小效应。在此基础上,综合分析植物个体大小在影响植物资源分配模式中的重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究地点

本研究的野外工作在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站进行,时间为2006年7月。该站地处青藏高原东隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河河谷(37°37'N, 101°19'E, alt 3200 m)。区域年平均气温很低,多年平均为-1.7℃;最暖月7月平均气温为9.8℃,最冷月1月平均气温-14.8℃。年降水量较高,约为580 mm,但降水的年际变率较大,最高年是最低年的2倍,降水主要分布在暖季的5~9月,占年降水量的80%。

年内无绝对无霜期,相对无霜期仅20 d左右,最热月仍可出现霜冻、结冰、降雪等天气现象。但其总的特征是冬季漫长、寒冷而干燥,夏季短暂、凉爽而湿润。该地区分布有高寒灌丛和高寒草甸等植被类型。植物群落结构简单,种类组成较少,植株生长低矮、密集,植被盖度大,生物生产力低,但营养物质丰富。土壤主要以坡积残遗物、洪积冲击物及古冰沉积物所形成的高寒灌丛土、亚高山草甸土以及钙积土为主,部分地区还分布有沼泽土。土壤发育年轻,薄层性和粗骨性强,有机物质含量高,潜在肥力高^[15, 16]。

海北高寒草甸生态系统定位研究站有4种典型的植被类型:矮蒿草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛和藏嵩草草甸,天山报春分布在藏嵩草沼泽地。天山报春为多年生草本,根状茎短小,具多数须根,伞形花序,花梗长0.5~2.2 cm,花萼狭钟状,长5~8 mm,花冠淡红色,冠筒口周围黄色,喉部具环状附属物。由于个体发育时间较早,开花较早,头年植株已在冻结前萌发新个体(芽苞),藏在土壤中过冬,来年解冻后直接长出地面,发育为成体,开花结实。藏嵩草湿地分布在河流两侧,山丘向河床延伸的平滩处,地势低平,植物群落组成中藏嵩草占绝对优势,还分布有报春花属、马先蒿属和凤毛菊属植物,在和灌丛交界处还分布有祁连獐牙菜等龙胆科植物。

1.2 研究方法

为了便于探讨繁殖分配和营养器官资源分配的关系,选择花期的天山报春进行资源分配研究。2006年7月12日,在海北站周围4个地点(桥边,37°36'79.9"N, 101°18'68.9"E;河边1,37°36'47.0"N, 101°18'79.4"E;围栏外,37°36'24.6"N, 101°18'55.2"E;河边2,101°18'97.0"E, 37°37'13.8"N)随机挖取天山报春个体300个,清洗,用米尺测定个体高度,用游标卡尺测定地径,统计花数目。最后按根、茎叶和花分装,70℃烘24 h后用天平称取重量。

1.3 数据分析

用Microsoft Excel进行回归分析。

2 结果

天山报春的个体特征和资源分配如表1所示。海北站天山报春的平均高度为15 cm(4.3~28.1 cm)左右,平均地径为0.917 mm(0.3~2 mm),个体平均花数目为3.04(1~7朵)。天山报春的总生物量为0.073 g,地下根系生物量明显较低(0.012 g),仅占总生物量的比例为22.6%;花生物量为0.018 g,仅占总生物量的20.8%;茎叶生物量较高(0.043 g),占到总生物量的56.6%。天山报春地上部分生物量较高(0.061 g),占到总生物量的77.4%,地上生物量是地下生物量的4倍。

天山报春个体大小参数(高度、地径和总生物量)与各器官生物量和投资比例的相关关系如表2所示。不论是高度、地径,还是总生物量作为个体大小的标准,繁殖生物量、茎叶生物量和根系生物量,以及繁殖投资、茎叶投资和根系投资均与其存在显著相关关系(表2)。从表2的各器官生物量和资源分配比例回归关系可知,茎叶生物量、花生物量和根系生物量随着个体大小的增大而增大;资源相对投资比例中,繁殖投资和根系投资随着个体大小的增大而降低,茎叶投资随着个体大小的

表 1 天山报春的个体特征和资源分配 (N = 300)

Table 1 Individual feature and resource allocation of

<i>P. nutans</i> (N = 300)		
名称 Name	数值 Value	$\bar{x} \pm s$
高度 Height (h/cm)	15.161	± 3.90
茎粗 Base diameter (d/mm)	0.917	± 0.250
花数目 Number of flowers	3.043	± 1.230
地下生物量 UB (m/g)	0.012	± 0.007
花生物量 FB (m/g)	0.018	± 0.009
茎叶生物量 SB (m/g)	0.043	± 0.026
地上生物量 AB (m/g)	0.061	± 0.035
地上生物量/地下生物量 AB/UB	4.031	± 2.985
总生物量 Total biomass (m/g)	0.073	± 0.039
根系投资 UA (P/%)	0.226	± 0.068
茎叶投资 SA (P/%)	0.566	± 0.078
繁殖投资 RA (P/%)	0.208	± 0.066

地下生物量 (Underground biomass, abbreviated as UB); 花生物量 (Flower biomass, FB); 茎叶生物量 (Stem biomass, SB); 根系投资 (Underground allocation, UA); 茎叶投资 (Stem allocation, SA); 繁殖投资 (Reproductive allocation, RA). 下同 (The same below)

表 2 天山报春不同个体大小依赖的生物量和资源分配的回归关系

Table 2 Regression analysis of size-dependent biomass and resource allocations of *P. nutans*

个体大小 Individual size	类型和器官 Type and organ	关系式 Equation	相关性 Relationship
地径 Base diameter (d/mm)	生物量 Biomass	FB $y = 0.0254x - 0.0053$	$R = 0.689^{***}$
	生物量 Biomass	SB $y = 0.0804x - 0.0308$	$R = 0.770^{***}$
	生物量 Biomass	UB $y = 0.016x - 0.0026$	$R = 0.575^{***}$
	分配比例 Allocation	RA $y = -0.038x + 0.2902$	$R = -0.146^*$
	分配比例 Allocation	SA $y = 0.096x + 0.4835$	$R = 0.311^{***}$
高度 Plant height (h/cm)	生物量 Biomass	UA $y = -0.0577x + 0.226$	$R = -0.216^{***}$
	生物量 Biomass	FB $y = 0.0016x - 0.0056$	$R = 0.649^{***}$
	生物量 Biomass	SB $y = 0.0049x - 0.032$	$R = 0.727^{***}$
	生物量 Biomass	UB $y = 0.0006x + 0.0027$	$R = 0.338^{***}$
	分配比例 Allocation	RA $y = -0.0025x + 0.2939$	$R = -0.150^{**}$
生物量 Biomass (m/mg)	分配比例 Allocation	SA $y = 0.0097x + 0.424$	$R = 0.484^{***}$
	分配比例 Allocation	UA $y = -0.0072x + 0.2818$	$R = -0.412^{***}$
	生物量 Biomass	FB $y = 0.209x + 0.0028$	$R = 0.980^{***}$
	生物量 Biomass	SB $y = 0.6594x - 0.0052$	$R = 0.880^{***}$
	生物量 Biomass	UB $y = 0.1316x + 0.0024$	$R = 0.736^{***}$
生物量 Biomass (m/mg)	分配比例 Allocation	RA $y = -0.388x + 0.2837$	$R = -0.232^{***}$
	分配比例 Allocation	SA $y = 0.802x + 0.513$	$R = 0.403^{***}$
生物量 Biomass (m/mg)	分配比例 Allocation	UA $y = -0.412x + 0.2032$	$R = -0.239^{***}$

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

增大而增大. 植物个体越大, 各器官绝对投资越大, 而对根系和繁殖的相对投入越少, 对茎叶的相对投资越多; 个体越小, 则各器官绝对投入越少, 而相对投入越大, 茎叶的相对投资较少. 这表明天山报春各器官的绝对投入和相对投入均具有个体依赖性, 资源分配和个体大小密切相关.

天山报春各器官生物量之间, 以及各器官资源投资之间的回归关系如表 3 所示. 各器官生物量和资源投资之间均存在极显著的线性关系, 这种关系在器官生物量绝对投资之间为正相关, 而在各器官资源相对投资之间就为负相关. 这表明天山报春各器官之间资源的绝对投资存在相关性, 一部分生长与另一部分生长相一致. 同时, 各器官相对投资总是以一种器官投资的增多而另一种器官投资的减少为资源分配的基本关系. 这种关系是否为权衡关系还需要考虑生物学意义, 根系和茎叶间相关关系显著, 而从生物学意义上讲并不存在权衡关系.

天山报春的繁殖生长和营养生长的关系如图 1 所示, 繁殖生物量随着营养生物量的增加而增加, 但繁殖投资随着营养投资的增加而迅速下降, 二者呈极显著的直线关系. 这也表明, 营

养和繁殖的绝对投资间不存在权衡关系, 而相对繁殖和营养投资之间存在权衡关系. 天山报春的花数目和个体大小的关系如图 2 所示. 天山报春的花数目也随植株高度、地径和生物量的增大而增多, 二者均为极显著的直线关系 (图 2). 这表明, 以花数目为代表的繁殖适合度也是个体依赖的, 繁殖成功也和个体大小密切相关.

表 3 天山报春根系、花、茎叶生物量和资源分配之间的回归关系

Table 3 Regression analysis of biomass and resource allocation among underground, flower and stem of *P. nutans*

项目 Item	关系式 Equation	相关性 Relationship
器官生物量 Organ biomass	UB & FB $y = 0.7155x + 0.0095$	$R = 0.539^{***}$
器官生物量 Organ biomass (m/g)	UB & SB $y = 2.4015x + 0.0141$	$R = 0.638^{***}$
	FB & SB $y = 2.2976x + 0.0015$	$R = 0.811^{***}$
各器官资源投资 Resource allocation of organs (P/%)	SA & UA $y = -0.4723x + 0.442$	$R = -0.58^{***}$
各器官资源投资 Resource allocation of organs (P/%)	SA & RA $y = -0.4795x + 0.5293$	$R = -0.569^{***}$
	UA & RA $y = -0.2555x + 0.2991$	$R = -0.245^{***}$

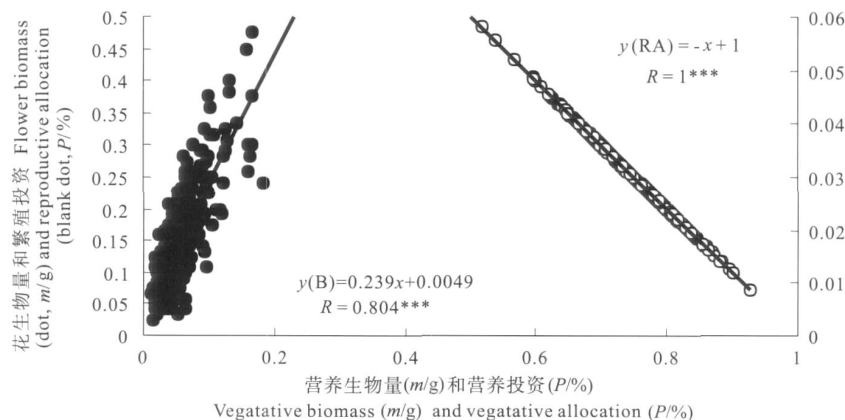


图 1 天山报春营养投资和繁殖投资的回归关系
Fig 1 Regression relationship between vegetation and reproduction allocations of *P. nutans*

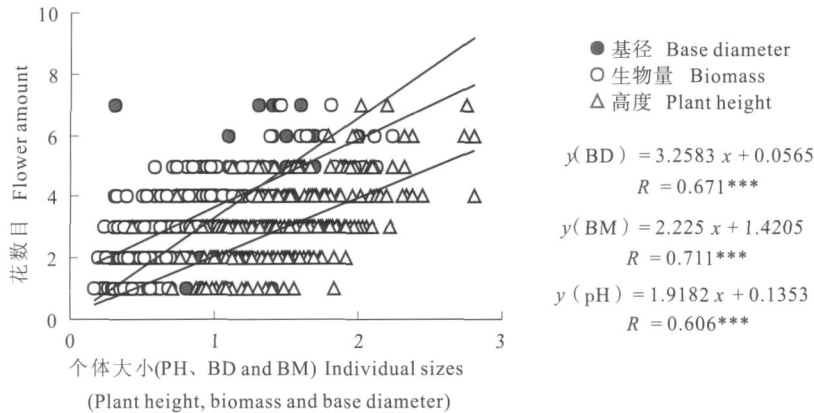


图 2 天山报春个体大小依赖的花数量回归关系

Fig 2 Regression relationship of size-dependent flower number of *P. nutans*

3 讨论

在植物个体发育过程中,由于各器官功能的不同,植物需要把资源进行分割,在根、茎、叶、花各器官间进行分配,去维持各器官在个体生长、发育和繁殖过程中的生理机能,致使植物个体不同物候期具有不同的资源分配对策,器官资源投资模式不同。由于资源在植物体各器官间进行生理整合,各器官生长间存在相关生长关系,资源分配存在个体大小依赖性。湿地克隆植物具有极高的地下部分投资,依靠发达的根系来维持在该环境中的繁殖,表现出和有性繁殖植物不同的资源分配对策。在青藏高原的高寒湿地环境中,研究有性繁殖的天山报春资源分配具有重要意义,有利于科学认识极端环境中性繁殖植物的资源分配特点和规律。

3.1 天山报春的资源分配状况

海北站藏嵩草沼泽湿地天山报春种群的个体较小,高度在 4.3~28.1 cm 之间,地径变动在 0.3~2 mm 之间。由于个体较小,生物量较低,仅为 0.073 g 根系是获取土壤水分和养分的器官,也是群落各物种间地下竞争能力的体现。海北高寒草甸藏嵩草沼泽湿地温度较低,水分充沛,藏嵩草本身根系主要分布在 0~30 cm^[17],天山报春的根系分布在表层 5 cm 以内,较为充分地利用表层热量、水分和养分条件,与藏嵩草资源利用层次互补。湿地水分条件极好,对根系的生长有限制作用,这和干旱环境不同。但天山报春的地下生物量投资和一般的植物差异不大,表明其对湿地低温高湿环境有较好的适应性。天山报春个体花数目在 1~7 之间,花生物量占总生物量的 20.8%;茎叶生物量相对较高,占到总生物量的 56.6%。繁殖是植物特定时期的功能,繁殖投资存在明显的季节性。对于种群水平的繁殖投资来说,物候是影响繁殖投资的重要因素,而且这一因素的重要性远远超过了其它因素。在个体发育早期,植物资源主要分配到茎叶部分;到了繁殖期资源主要投资到花部;到了生殖晚期,传粉、受精结实后资源较多的投资到种子生产,繁殖投资的比例就会显著增加。天山报春地上部分生物量占总生物量的 77.4%,地上生物量是地下生物量的 4 倍。海北站藏嵩草草甸的地上生物量是地下生物量的 0.046 倍,该群落组成单一,结构简单^[17],藏嵩草生物量占绝对优势。从地上和地下部分资源分配比例可以看出,克隆繁殖的藏嵩草和有性繁殖的天山报春截然不同,天山报春具有

较低的地下投资,体现了二者对湿地环境不同的适应性。

3.2 天山报春资源分配的个体大小效应

在同一开花时期,随着个体大小,天山报春各器官生物量呈线性增加,这表明根系、茎叶和花的绝对投资是个体依赖的。草本植物的茎叶和根系是资源获取器官,共同代表着植物个体对资源的获取能力。根系获取土壤水分和养分,茎叶获取光合产物,二者交互运输,共同维持着个体的各项生理机能,保障植物体的生长、发育和繁殖功能。较大个体的竞争能力强,在群落中占据较大的生态位,其必然具有较强的光合能力、水分和养分获取能力。因此,大个体向根系和茎叶生物量的绝对投资较多,以维持其对光照、水分和养分较大的竞争优势。天山报春的繁殖器官花不能进行光合作用,其资源来自根系和茎叶部分,较大个体向繁殖部分的绝对投资也多。因此,较大个体具有较强的光合能力、较强的水分和养分获取能力,具有较强的繁殖能力,个体大小影响着天山报春对各器官的绝对投资。虽然大个体对各器官的绝对投资增加,但其对根系和繁殖部分的相对投资是降低的,而茎叶部分的相对投资随个体变大而增加。这一结果在高度、地径和总生物量作为个体大小参数时均是一致的。随着个体的增大,茎叶相对投资上升,表明在不存在水分和养分限制的情况下,大个体需要把更大的投资用于光合生产和繁殖支撑结构,增加个体高度,提高花对传粉昆虫的吸引力,利于天山报春的传粉结实。植物种群的更新离不开繁殖过程,随着个体的增大,天山报春对繁殖的相对投资比例减小。因此,许多研究结果都证明了植物对繁殖器官的相对投资随个体大小而降低,即繁殖投资具有个体大小依赖性^[2-5, 18-20]。通过对天山报春繁殖部分、茎叶部分和根系部分的绝对投资和相对投资进行个体大小依赖的分析,这三者均是个体大小依赖的。植物资源分配的个体依赖性资源分配的一个基本特征。在青藏高原高寒湿地环境中,植物把有限的资源通过自身的生理整合(Physiological integration),有规律的分配到繁殖、茎叶和根系中,去优化各器官的功能,实现自身适合度的最大化,在个体自身资源进行生理整合的过程中,个体大小起到了关键作用,这涉及到各器官大小、结构和功能间的相互依赖、相互协调的关系。

3.3 天山报春资源分配各器官间的关系

由于资源在植物体各器官间进行生理整合,各器官生长间存在相关生长关系,即个体大小、结构和功能间的定量关系。相

关生长被认为是生物学“自疏定律”又一个定量的、能用简单数学关系表达的“定律”。天山报春各器官之间存在线性相关关系,一部分的绝对生物量总是随着另一部分的增加而直线增加。天山报春不但在各器官间表现出相关生长,还在繁殖生长和营养生长间呈现出相关生长。从图 1 可以看出,天山报春繁殖生物量和营养生物量之间呈现直线相关关系。Niklas and Enquist 认为,资源或者生物量在植物各器官之间分配存在相关关系,这些关系和群落组成或群落环境关系不大^[21]。这表明,在植物进化中尽管出现了物种种类、生活型和个体大小等方面的多样化分化,但植物个体均遵循相似的最优设计原则,资源获取部分(根系和叶)和机械支撑部分(枝和茎)间资源分配的基本模式没有发生根本变化^[21, 22]。在草本植物中,可能还存在功能上的泛化,如天山报春,绿色的茎(甚至是花梗)既是支撑结构也是物质生产的结构。因此,天山报春各器官资源的绝对分配存在器官间相关生长,体现了各器官功能间的相关性。

天山报春各器官资源相对投资在茎叶-根系、茎叶-繁殖与根系-繁殖三组关系中均存在负相关关系。因此,天山报春资源分配在茎叶、繁殖和根系两两之间可能存在“权衡”关系。一般认为,繁殖投资和营养投资之间存在权衡关系^[6, 7, 23],这是植物进化生活史理论的基本内容。大多数植物的花无法进行物质生产,没有资源获取能力,只能消耗营养生长部分获取的物质和能量。植物繁殖需要耗用一定的资源,就会降低生长方面的投资,因此,植物繁殖需要付出代价。植物获得后代需要母体在生长方面进行折损,为后代生产做现实投资。其实,权衡关系的本质就是资源总量一定或者有限,用于一种功能或过程就不能用于另外一功能或过程。茎叶、繁殖和根系两两之间的权衡关系也不例外。根系是专门获取水分和养分资源的器官,其获取的水和养分用于繁殖的部分就不能用于茎叶部分(繁殖和茎叶权衡);茎叶是专门进行光合生产的器官,其制造的有机物质用于根系的部分就不能用于繁殖部分(根系和繁殖权衡)。茎叶和根系相对投资间的负相关从表面上看为负相关关系,但缺乏生物学意义。显著性的回归关系是否具有生物学意义对于科学分析数值间关系具有很重要的意义^[24]。茎叶和根系在各自对资源进行获取时存在功能上分工,为互补关系,这种关系不是权衡关系。因此,天山报春的资源分配除了在繁殖投资和营养投资间存在权衡外,还在繁殖和茎叶投资,根系和繁殖投资间存在权衡关系。

3.4 天山报春繁殖适合度的个体大小效应

天山报春资源进行器官间优化配置,这种配置不但存在个体效应,还在器官间存在相关关系和权衡关系。但天山报春也需要进行个体再生,进行种群扩散,需要产生后代——种子。在花期,花数目基本上可以代表繁殖适合度,每一朵花在未进行传粉结实前都代表产生后代的可能,花数目越多产生后代的可能性越大,繁殖适合度就越高。从图 2 可以看出,天山报春的花数目随着个体大小的增加而增多,个体越大,繁殖适合度越大,这表明繁殖适合度也是个体依赖的。许多研究都证明了这一结果,大个体产生的花数目多、果实成熟比例高、每花产生的胚珠多、产生的种子重量大^[2~5]。对于多年生植物来说,幼苗生长一定时间后就会行使繁殖功能,进入开花结实阶段。由于个体自身寿命有限,一定时期的繁殖在种群延续中作用可能更为重要,或者说植物年复一年的生存就是为了繁殖。繁殖适合度是繁殖投资的具

体体现,繁殖适合度体现在花到种子生产的各个阶段。由于天山报春的种子较小,难以计算和测量,仅用花数目代表繁殖适合度。较大的植物个体最终获得的繁殖适合度也较高,产生较多数量和较高质量的种子,这些种子在未来环境中也会获得更高的萌发和幼苗建成机会,实现更大的种群延续和扩散。

繁殖分配在物种间和物种内均存在较大的差异^[25],解释的假说也很多,如利用资源假说、生境稳定性假说和生活史理论假说^[19, 26]。利用资源假说考虑了影响植物生长发育的无机环境资源,环境资源充足与否决定了资源分配的高低;生境稳定性假说主要考虑了影响植物生长发育的生物学因素,主要考虑邻体效应。这两个假说都从植物群体环境的角度考虑影响植物资源分配的生态学机制。近期的研究几乎都无一例外地证明了繁殖分配的个体效应,繁殖分配是个体大小依赖的^[2~5, 18~20, 27]。许多研究也证明了繁殖分配存在邻体效应,同种或异种个体的密度会影响甚至改变繁殖分配的个体效应^[18, 28],这种结果支持繁殖分配的生境稳定性假说。此外,环境恶劣性程度也会使得植物繁殖分配存在差异,海拔增加了露蕊乌头的繁殖投资^[28]。许多高山植物繁殖分配的海拔差异也证明了这一点^[4],这些结果支持了利用资源假说。在滇萼连蕊茶繁殖分配研究中,利用资源假说和生境稳定性假说都没能得到验证,而个体大小却很好地解释了该种的繁殖分配^[19]。其实,环境资源对植物体生长发育的影响都可以表现到个体水平,环境资源水平高,个体生长良好,个体较大;群落中邻体干扰较低时,个体生长良好,个体较大。因此,在个体水平上,个体大小依赖可能是繁殖乃至资源分配一个可靠的效应,是植物资源分配的一个基本特征。此外,植物的资源分配和繁育系统类型有关,自交物种的繁殖投资较低,异交物种繁殖投资较高^[1, 30, 31]。在个体下水平,花序结构位置对单花的资源配置也存在明显作用^[18]。

在天山报春资源分配中,根系和茎叶投资也存在和繁殖投资类似的规律。总体上说,植物个体和器官资源普遍存在绝对投资的相关生长,绝对和相对资源分配的个体大小依赖性,繁殖器官和营养器官、根系和繁殖器官,以及繁殖和光合器官间均存在权衡关系。茎叶和根系是资源获取器官,受环境资源的可塑性较强,在环境资源限制时存在明显的功能强化现象,即增加该器官的绝对和相对投资。这些环境异质质对资源分配对策的研究利于讨论资源分配对环境资源异质性的适应性及环境对资源分配的可塑性。和其它研究一致,资源分配的研究也遵循这样的思路:把人工控制实验研究和自然现象研究结合起来,在自然种群中找出特征差异,做初步的假设;通过人工控制的单因子实验证明假设^[32]。关于各器官资源分配的人工控制试验很多,都很好地反映了资源获取器官对资源异质环境的适应性和可塑性^[33~42]。

References

- Shama N, Koul AK, Kaul V. Pattern of resource allocation of Six *Plantago* species with different breeding systems. *J Plant Res*, 1999, **112**: 1~5
- Mendez M, Obeso JR. Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Anem. italicum* (Asteraceae). *Can J Bot*, 1993, **71**: 309~314
- Yao H (姚红), Tan DY (谭敦炎). Size-dependent reproduction output and life-history strategies in four ephemeral species of *Trigonelia*. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), 2005, **29** (6): 954~960

- 4 Fabbro T, Komer C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 2004, **199**: 70 ~ 81
- 5 Susko DJ, Lovett - Doust L. Plant size and fruit position effects on reproductive allocation in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Can J Bot*, 2000, **78**: 1398 ~ 1407
- 6 Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, Pitelka LF. Allocation resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 1987, **37**: 58 ~ 67
- 7 Cheplick GP. Life history trade-off in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): Allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction. *Am J Bot*, 1995, **82**: 621 ~ 629
- 8 Fei SM (费世民), Cui LJ (崔丽娟), He YP (何亚平), Chen XM (陈秀明), Jiang JM (蒋俊明). A background study of the wetland ecosystem research station in the Ruergai Plateau. *J Sichuan For Sci & Technol* (四川林业科技), 2006, **27** (2): 21 ~ 29
- 9 He CQ (何池全), Zhao KY (赵魁义), Yu GY (余国营). Advance in the ecological adaptability of the clonal plant in wetland. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 1999, **18** (6): 38 ~ 46
- 10 He CQ (何池全). Dynamics of litter and under ground biomass in *Carex lasiocarpa* wetland on Sanjiang Plain. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, **14** (3): 363 ~ 366
- 11 Wang HY (王海洋), Chen JK (陈家宽), Zhou J (周进). Influence of water level gradient plant growth, reproduction and biomass allocation of wetland plant species. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 1999, **23** (3): 269 ~ 274
- 12 Guo LH (郭力华), Yang YF (杨允菲), Lang HQ (李建东). Quantitative characters and reproductive allocation dynamics on reproductive ramets of *Carex duriuscula* populations in different habitats in the Songnen Plains of China. *Acta Pratacult Sin* (草业学报), 2005, **14** (2): 64 ~ 68
- 13 Liu SW (刘尚武). Flora Qinghaiica Volume . Xining, China (西宁): Qinghai People's Publishing House (青海人民出版社), 1996
- 14 Darwin C. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London: Murray, 1877
- 15 Zhao XQ, Zhou XM. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Research Station. *Ambio*, 1999, **28**: 642 ~ 647
- 16 Li YN (李英年), Bao XK (鲍新奎), Cao GM (曹广民). Comparison of the earth temperature between fiborthic histosols and matricyric cambisols in Tibet Plateau. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 2001, **38** (2): 145 ~ 152
- 17 Wang QJ (王启基), Wang WY (王文颖), Deng ZF (邓自发). The dynamics of biomass and the allocation of energy in alpine *Kobresia* meadow communities, Haibei region of Qinghai Province. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 1998, **22** (3): 222 ~ 230
- 18 Liu ZJ (刘左军), Du GJ (杜国桢), Chen JK (陈加宽). Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2002, **26** (1): 44 ~ 50
- 19 Cao GX (操国兴), Zhang ZC (钟章成), Xie DT (谢德体), Liu Y (刘芸). The relationship between reproductive allocation, fruit set and individual size of *Canellia rosthomiana* in different communities. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, **29** (3): 361 ~ 366
- 20 Xu Q (徐庆), Liu SR (刘世荣), Zang RG (藏润国), Guo QS (郭泉水), Hao YG (郝玉光). The characteristics of reproductive ecology of endemic species *Tetraena mongolica* population in China—Reproductive value and reproductive allocation. *Sci Silv Sin* (林业科学), 2001, **37** (2): 36 ~ 41
- 21 Niklas KJ, Enquist BJ. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2001, **98**: 2928
- 22 Han WX (韩文轩), Fang JY (方精云). Allometry and its application in ecological scaling. *Acta Sci Nat Pekinensium Univ* (北京大学学报自然科学版), 2001, **39** (4): 583 ~ 593
- 23 Zhang DY (张大勇). Plant Reproductive Ecology and Life History Evolution. Beijing (北京): Science Press (科学出版社), 2004
- 24 He YP (何亚平), Fei SM (费世民), Jiang JM (蒋俊明), Chen XM (陈秀明), Yu Y (余英), Tang SQ (唐森强). Hydrological effects of litter in the bamboo forests of Changning County, Sichuan Province. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), 2006, **28** (5): 35 ~ 41
- 25 Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG. Reproductive allocation in plants. In: Fenner M ed. Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities 2nd ed. CAB International Publishing, Wallingford, 2000. 1 ~ 29
- 26 Willson MF. Plant Reproductive Ecology. John Wiley and Sons, New York, 1983. 1 ~ 44
- 27 Zhang DY, Jiang XH. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants. *J Evol Biol*, 2002, **15**: 74 ~ 83
- 28 Zhou ZY (周志宇), Li FR (李锋瑞), Chen YM (陈亚明), Wu CX (吴彩霞), Fu H (傅华), Li XR (李雪瑞). Growth and reproduction and their relationships with soil moisture in artificially established *Artemisia sphaerocephala* populations of different densities in the *Alxa* Desert. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2004, **24** (5): 895 ~ 899
- 29 Zhang TF (张挺峰). The pollination ecology of *Aconitum gymnanthum* of alpine plant in the Tibetan Plateau: [Master Thesis]. Beijing (北京): Graduate School of Chinese Academy of Science, 2006
- 30 Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华). Mating system evolution, resource allocation and genetic diversity in plants. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2001, **25** (1): 130 ~ 143
- 31 Zhao ZG (赵志刚), Du GZ (杜国桢), Ren QJ (任青吉). Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2004, **28** (1): 9 ~ 16
- 32 He YP (何亚平), Liu JQ (刘健全). A review on recent advances in the studies of plant breeding system. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2003, **27** (2): 151 ~ 163
- 33 Li L (李利), Zhang XM (张希明). Effects of illumination on the growth and the biomass allocation of *Populus euphratica* in the early seedling stage. *Arid Zone Res* (干旱区研究), 2002, **19** (2): 31 ~ 34
- 34 Wu C (吴楚), Fan ZQ (范志强), Wang ZQ (王政权). Effects of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedlings. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2004, **15** (6): 935 ~ 940
- 35 Wang ZQ (王政权), Wang JB (王军邦), Sun ZH (孙志虎), Fan ZQ (范志强), Han YZ (韩有志). Quantitative study of below- and above-ground competitions in mandchurican ash seedlings. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2003, **23** (8): 1512 ~ 1518
- 36 Wang JB (王军邦), Wang ZQ (王政权), Hu BM (胡秉民), Niu Z (牛铮), Wang CY (王长耀). Biomass allocation and resource use of *Tilia amurensis* juvenile under different planting treatments. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2002, **26** (6): 677 ~ 683
- 37 Li LF (李林峰). Effect of different soil moisture on growth and biomass allocation of *Eucalyptus* cutting. *J Zhanjiang Ocean Univ* (湛江海洋大

- 学学报), 2004, **24** (1): 68~76
- 38 Wei HY, Wang Y, Wang ZY, Yan XF. Effect of planting density on plant growth and camptothecin content of *Camptotheca acuminata* seedlings *J For Res*, 2005, **16** (2): 137~139
- 39 Xu ZZ (许振柱), Zhou GS (周广胜), Xiao CW (肖春旺), Wang YH (王玉辉). Interactive effects doubled atmospheric CO₂ concentrations and soil drought on whole plant carbon allocation in two dominant desert shrubs *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, **29** (2): 281~288
- 40 Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙). The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2004, **28** (6): 781~786
- 41 Wang YL (王云龙), Xu ZZ (许振柱), Zhou GS (周广胜). Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of *Leymus chinensis* in response to soil water stress *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2004, **28** (6): 803~809
- 42 Niu KC (牛克昌), Zhao ZG (赵志刚), Luo YJ (罗燕江), Du GZ (杜国祯). Fertilization effects on species reproductive allocation in an alpine meadow plant community. *J Plant Ecol* (植物生态学报), 2006, **30** (5): 817~826

www.cnki.net