

# 胡卢巴属 4 种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策

姚 红 谭敦炎\*

(新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052)

摘 要 对准噶尔荒漠中胡卢巴属 (*Trigonella*) 4 种短命植物网脉胡卢巴 (*T. cancellata*)、单花胡卢巴 (*T. monantha*)、直果胡卢巴 (*T. orthoceras*) 和弯果胡卢巴 (*T. arcuata*) 的物候特征及生物量分配进行了比较研究, 结果表明: 1) 这 4 种植物的萌发对策多样, 具有春、夏、秋萌现象, 但以春、秋季萌发为主。其萌发时间在种间差异不明显, 而与温度、降水等环境因子密切相关; 2) 生长发育快, 生活周期短, 一次结实, 在干热夏季来临前完成生活周期, 因此属于典型的避旱型植物; 3) 秋、春萌株在早春返青或种子萌发后, 经过短暂的营养生长后很快进入生殖生长, 通过物候期 (尤其是营养生长与生殖生长阶段) 的迅速转换来获得高的繁殖力, 最后达到较高的繁殖产量; 4) 繁殖分配比率均较高, 分别达 62.3%、51.9%、54.3% 和 58.3%, 且其繁殖输出与植株大小呈正相关; 5) 萌发时间不同的植株 (春、秋萌株) 在大小及繁殖输出上差异显著, 但繁殖分配比率差异不显著, 说明由萌发时间差异引起的繁殖输出差异归根结底是由植株大小差异引起的。最后探讨了胡卢巴属这 4 种短命植物的生活史对策以及因萌发时间不同产生的植株在个体大小、生存力和繁殖输出等方面的差异对准噶尔荒漠干旱环境的适应意义。

关键词 准噶尔荒漠 短命植物 胡卢巴属 生物量分配 大小依赖性 生活史对策

## SIZE-DEPENDENT REPRODUCTIVE OUTPUT AND LIFE-HISTORY STRATEGIES IN FOUR EPHEMERAL SPECIES OF *TRIGONELLA*

YAO Hong and TAN Dun-Yan\*

(College of Forestry Sciences, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China)

**Abstract** Phenological characteristics and patterns of biomass allocation were studied in four ephemeral species of *Trigonella* (*T. cancellata*, *T. arcuata*, *T. monantha* and *T. orthoceras*) from the Zhungaer desert. The results showed that germination strategies were diverse among species. Seed germination occurred in the spring, summer and autumn in all four species, but was most prevalent in the spring and autumn. The germination time of seeds was very closely related to environmental factors, such as temperature and precipitation. There were no obvious interspecific differences in germination time. Plant growth was quick and the life cycle short in all four species. The fruits matured before the arrival of the arid summer season. All four species are monocarpic, and their life-history strategy can be described as that of escaping aridity. The reproductive yield of plants germinated in the spring and autumn was maximized by an instantaneous switch from vegetative growth to reproductive growth after a short period of vegetative growth. The four species allocate a high proportion of carbon to reproductive output and was 62.3%, 51.9%, 54.3% and 58.3% for the four species, and the absolute measures of reproductive output were size-dependent. The reproductive output increased with plant size, with the  $r$ -value 0.989, 0.935, 0.720 and 0.924 in all the four species ( $p < 0.001$ ). There were significant differences in the size ( $p < 0.01$ ) and the reproductive output ( $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$ ) among plants that germinated in different seasons. The plants that germinated in the spring were smaller and their reproductive output lower than those that germinated in the autumn, but the difference in the proportion of reproductive allocation was not significant ( $p > 0.05$ ). These results indicate that differences in reproductive output can be explained by size differences in plants from different germination times. Finally, we discussed the life-history strategies of the four ephemeral species and analyzed their differences based on individual size, survival ability and reproductive output of plants germinated during different season, and their adaptation strategies to the arid environment of the Zhungaer desert.

收稿日期: 2005-01-20 接受日期: 2005-04-15

基金项目: 国家 863 计划项目(2004AA227110-2)、国家自然科学基金重大研究计划(90302004)及新疆维吾尔自治区教育厅高校研究计划重点项目(XJEDU2004123)

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: tandunyan@163.com

**Key words** Zhungaer desert, Ephemeral plant, *Trigonella*, Biomass allocation, Size-dependence, Life-history strategy

繁殖输出是基因适合度的一个方面,其最优化并不是在植株生殖成熟的早期阶段使其达到最大,而是通过在不同的生殖与非生殖行为之间资源的最优分配来实现的(Abrahamson & Gadgil, 1973)。植物可利用资源在其生殖结构、行为与营养生长结构、行为间的分配或在生殖与其它功能行为间的分配是存在权衡(Trade-off)关系的(Bazzaz *et al.*, 1987)。许多有关植物生物量分配及生殖力(Reproductive effort)的实验和理论研究都是围绕这种权衡关系展开的(Tuomi, 1983; van Noordwijk & de Jong, 1986; Avila-Sakar *et al.*, 2001)。一些研究还对影响繁殖分配的环境因子进行了探讨(Abrahamson & Gadgil, 1973; Abrahamson, 1977, 1979; Bazzaz *et al.*, 1987; Shem-Tov & Gutterman, 2003; Fabbro & Körner, 2004)。这些研究都认为植物的可利用资源是有限的,给任何一个行为或功能分配资源都是以其它行为和功能为代价的。

有关资源分配的很多研究在考虑生殖与生长功能间的关系以及不同生殖功能间的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(Samson & Werk, 1986; Thompson *et al.*, 1991; Mendez & Obeso, 1993; Worley & Harder, 1996; Reekie, 1998; Welham & Setter, 1998; Susko & Lovett-Doust, 2000; 赵志刚等, 2004)。繁殖输出常受植株个体大小的影响。较大植株可产生更多的花、成熟较高比率的果实,每花产生较多的胚珠并成熟较高比率的种子,且/或产生较重的种子(Susko & Lovett-Doust, 2000)。一些研究还证明植株大小与繁殖测量值多呈正相关,包括每株繁殖生物量、花生物量、胚珠数、种子数量、每花种子数(Samson & Werk, 1986; Thompson *et al.*, 1991; Mendez & Obeso, 1993; Welham & Setter, 1998; Susko & Lovett-Doust, 2000; Fabbro & Körner, 2004)。虽然一种植物在种群内或种群间有性生殖力存在差异显著(Pitelka, 1977; Ashmum *et al.*, 1985; Vignolio *et al.*, 2002),但许多植物有性生殖力的差异仍可由依赖植株大小的繁殖分配解释,而不是受其它因素影响(Samson & Werk, 1986)。在考虑环境因子影响时,植株大小成为研究不同环境因子影响资源分配的入手点(Abrahamson & Gadgil, 1973; Fabbro & Körner, 2004)。

短命植物(Ephemeral plant 或 Short-lived plant)是

指发育周期非常短,在春季或夏初的短时间里迅速完成生活周期的一类特殊生态类型的草本植物,是生活于温带干旱区的一大植物类群(张立运, 1985; 黄培, 2002)。在我国,短命植物主要分布于新疆北部(尤其是准噶尔盆地)的荒漠及毗邻的草原地带,是准噶尔荒漠中主要的草本植物层片。该类植物中不少类群的种子萌发具有独特的时空格局,并且萌发时间不同的植株在个体大小、生存力、繁殖输出等方面存在明显差异,是研究植株大小依赖与繁殖输出及生活史对策的理想材料。本文所研究的胡卢巴属(*Trigonella*) 4 种短命植物(网脉胡卢巴(*T. cancellata*)、单花胡卢巴(*T. monantha*)、直果胡卢巴(*T. orthoceras*)和弯果胡卢巴(*T. arcuata*))便是其中的一类。这 4 种植物不仅是准噶尔荒漠植物群落的重要组成部分,而且在荒漠植被的演替、防风固沙及改良土壤等方面具有重要的生态作用。

有关胡卢巴属的生殖生态学研究,仅见 Mayer 和 Poljakoff-Mayber (1982)与 Gutterman (1993)对 *T. arabica* 的种子行为多样性进行过报道。本文将重点对上述 4 种胡卢巴秋、春萌植株的物候特征及生物量分配进行比较分析,以期探讨以下问题:1)繁殖输出是否随植株大小增加而增加;2)不同时间萌发的植株在大小及生殖力上差异是否显著;3)这 4 种植物的生活史对策以及因萌发时间不同所产生的植株生存力、个体大小、繁殖输出等方面的差异对荒漠环境的适应意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料及观测地点

网脉胡卢巴、单花胡卢巴、直果胡卢巴和弯果胡卢巴为豆科胡卢巴属一年生草本植物,在我国仅分布于新疆北部的干旱荒漠地区,是典型的短命植物。其生长期多在 3 月中旬~5 月底或 6 月初,借助早春融雪及降水萌发并完成其生命周期。但在降水量相对较多的夏季(7 月下旬)及秋季(9 月下旬至 10 月上旬),部分当年扩散的种子也可以萌发生长,形成夏萌和秋萌现象。夏季萌发的植株在冬季来临时(11 月)多不能成熟且结实量少;秋季萌发的植株以幼苗的形式越冬,第二年春季融雪后,继续完成其生活周期。因此,本文重点对其秋萌和春萌现象进行了研究。

本实验的观测点设在新疆农业大学实验农场,该地位于乌鲁木齐市郊天山前山带冲击平原,土壤为细砾质灰棕荒漠土。实验地环境开阔,属典型的荒漠气候。据乌鲁木齐市气象局提供的资料,观测点附近 2003~2004 年的温度及降水情况如图 1。自 3 月下旬起,气温与地温开始大于 0℃,高温期集中在 6~7 月(地温接近 30℃),降水量相对较多(20~30 mm)的旬为 5 月上旬、6 月下旬、8 月上旬、9 月上旬和 9 月下旬,7 月中旬平均降水量为 56.5 mm,达到最高值。高温、降水量少的天气主要出现在 6 月上旬、6 月中旬和 7 月上旬。

2003 年 5 月底至 6 月初从野外收集这 4 种植物的种子,并于 2003 年 8 月 4 日采用撒播的方式在实验地播种,播种密度为 300~400 粒·m<sup>-2</sup>。整个生长过程模拟自然条件,不浇水,施肥。

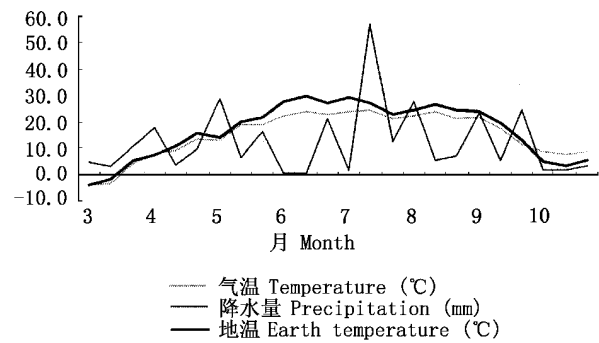


图 1 观测点主要气象因子变化图(2003~2004 年)  
Fig.1 Main meteorological factors in observation site (2003-2004)

### 1.2 种子萌发及物候学观察

播种后定期观察记录种子萌发的情况,并对秋季萌发的植株做标记。2004 年 3 月下旬,冰雪融化后,观察并记录秋季萌发幼苗的存活情况及春季萌发幼苗的出土时间。物候学观察参照宛敏渭和刘秀珍(1987)的方法进行。

### 1.3 生物量及繁殖分配的测定

果实成熟期每个种随机选取 20 个秋、春萌株。取样时,为了尽量保持根系的完整,根据其根系的生长范围挖一个 15 cm×15 cm、深 20 cm 的坑,将植株带土取出,随即放入封口塑料袋中。在实验室内将每个植株分割成根、茎、叶和果几部分,放入烘箱中,在 80℃下烘 72 h 并称干重。

繁殖分配计算公式:繁殖分配比率=繁殖器官生物量(干重)/植株总生物量(干重)×100%

### 1.4 数据分析

利用 SPSS11.5 统计分析软件对数据进行处理

分析。对植株大小与繁殖输出进行相关分析,萌发时间对生物量分配的影响选用 One-Way ANOVA 过程进行单变量方差分析。

## 2 结果分析

### 2.1 物候特征

2003~2004 年 4 种植物春、秋萌株的物候观察结果见表 1。

从表 1 的物候特征及图 1 的生态因子变化动态可以看出,这 4 种植物在物候与环境条件的适应上具如下特点:1)从萌发的时间格局看,均具有典型的春、秋萌现象,且在两种萌发对策中,种间在具体萌发时间上无明显差异。2003~2004 年,秋萌株于 9 月下旬至 10 月上旬萌发,此阶段温度在 10℃左右,降水量在 10 mm 左右;春萌株于 3 月下旬开始萌发,此阶段气温及地温均大于 0℃,降水量大于 10 mm,加上积雪融化,土壤湿度较大。但秋萌株的返青期稍早于春萌株的展叶期,第二年的生长期也略短于春萌株。2)从黄枯时间看,这 4 种植物一般于 5 月底进入果熟期,6 月初进入黄枯期,且秋萌株进入黄枯期的时间稍早。此阶段为一年中温度最高、降水量最少的阶段。3)从生活周期看,4 种植物的春萌株一般为 53~80 d,秋萌株为 231~242 d,但在越冬期(11 月~3 月下旬)内,秋萌株生长缓慢或停止生长,因此其正常生长期约在 3 个月左右。由上可见,这 4 种植物均为典型的短命植物,其短的生活周期是逃避高温、干旱生活环境的一种适应对策。

### 2.2 生物量分配

#### 2.2.1 植株大小与繁殖输出的关系

这 4 种植物的繁殖输出与植株大小关系如图 2。

由图 2 可见,4 种植物的繁殖输出与植株大小关系密切。随着植株个体增大,繁殖输出也增大(4 个种  $r$  值分别为 0.989, 0.935, 0.720 和 0.924;  $p < 0.001$ )。

#### 2.2.2 萌发时间与植株大小及繁殖输出的关系

4 种植物不同萌发时间的植株,其大小与繁殖输出及繁殖分配的关系见表 2。

由表 2 可知,萌发时间不同的植株,其个体大小差异显著( $p < 0.01$ ),且繁殖输出差异也显著( $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$ ),但繁殖分配比率差异不显著( $p > 0.05$ )。

#### 2.2.3 繁殖分配比较

4 种植物果熟期根、茎、叶和果实(包括花器官)

表 1 春萌株与秋萌株的物候特点  
Table 1 Phenological characteristics of spring and autumn germinated plants in four *Trigonella* species

| 种名<br>Species             | 植株类型<br>Plant type | 萌动期<br>Germination<br>(日/月)<br>(Day/Month) | 展叶期/返<br>青期 Seedling<br>(日/月)<br>(Day/Month) | 开花期<br>Florescence<br>(日/月)<br>(Day/Month) | 果熟期<br>Maturation<br>(日/月)<br>(Day/Month) | 黄枯期<br>Withered<br>(日/月)<br>(Day/Month) | 生活周期<br>Living circle<br>(d) |
|---------------------------|--------------------|--|--|--|---|---|------------------------------|
| 弯果胡卢巴                     | 1                  | 22/3 ~ 30/3                                | 26/3 ~ 18/4                                  | 24/4 ~ 29/5                                | 14/5 ~ 14/6                               | 5/6 ~ 14/6                              | 53 ~ 76                      |
| <i>Trigonella arcuata</i> | 0                  | 18/9 ~ 11/10                               | 23/3 ~ 16/4                                  | 21/4 ~ 13/5                                | 7/5 ~ 3/6                                 | 28/5 ~ 5/6                              | 232 ~ 235                    |
| 网脉胡卢巴                     | 1                  | 22/3 ~ 28/3                                | 28/3 ~ 16/4                                  | 3/5 ~ 28/5                                 | 16/5 ~ 10/6                               | 1/6 ~ 10/6                              | 55 ~ 74                      |
| <i>T. cancellata</i>      | 0                  | 19/9 ~ 10/10                               | 25/3 ~ 18/4                                  | 20/4 ~ 12/5                                | 7/5 ~ 30/5                                | 28/5 ~ 3/6                              | 231 ~ 233                    |
| 直果胡卢巴                     | 1                  | 23/3 ~ 2/4                                 | 30/3 ~ 20/4                                  | 30/4 ~ 16/5                                | 25/5 ~ 17/6                               | 5/6 ~ 17/6                              | 63 ~ 72                      |
| <i>T. orthoceras</i>      | 0                  | 20/9 ~ 15/10                               | 25/3 ~ 16/4                                  | 23/4 ~ 16/5                                | 20/5 ~ 6/6                                | 29/ ~ 56/6                              | 233 ~ 242                    |
| 单花胡卢巴                     | 1                  | 24/3 ~ 28/3                                | 30/3 ~ 20/4                                  | 30/4 ~ 18/5                                | 23/5 ~ 16/6                               | 6/6 ~ 16/6                              | 60 ~ 80                      |
| <i>T. monantha</i>        | 0                  | 22/9 ~ 13/10                               | 26/3 ~ 16/4                                  | 22/4 ~ 15/5                                | 20/5 ~ 5/6                                | 1/6 ~ 7/6                               | 234 ~ 241                    |

1: 春萌株 Spring germinated plants 0: 秋萌株 Autumn germinated plants

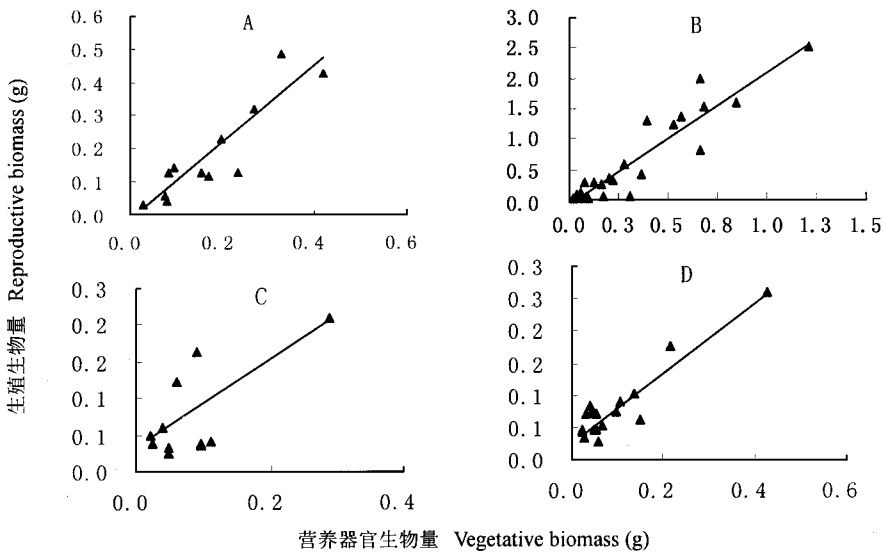


图 2 繁殖输出与植株大小的相关关系  
Fig.2 The relationship between reproductive output and vegetative biomass

A: 弯果胡卢巴 *Trigonella arcuata* ( $r = 0.989, p < 0.001$ ) B: 网脉胡卢巴 *T. cancellata* ( $r = 0.935, p < 0.001$ ) C: 单花胡卢巴 *T. monantha* ( $r = 0.720, p < 0.001$ ) D: 直果胡卢巴 *T. orthoceras* ( $r = 0.924, p < 0.001$ ) 在 0.01 水平相关性显著 Correlations are significant at the 0.01 level

各部分生物量在整个植株中所占的比例见图 3。

从图 3 看, 4 种植物秋萌株的繁殖分配均比其春萌株略大一些, 而在根、茎、叶部分分配的生物量在植株中所占的比例均较春萌株略小, 但差异不太明显。从整体看, 胡卢巴属这 4 种短命植物的繁殖分配比率均较高, 分别达到了 58.3%、62.3%、51.9% 和 54.3%。

2.3 生活史特点

从上述结果可以看出, 胡卢巴属这 4 种短命植物具有如下生活史特点: 1) 萌发时间多样, 具有春、夏、秋萌现象, 但以春、秋萌为主。其萌发时间与温度、降水等环境因子直接相关; 2) 生长发育快, 生活

周期短, 成熟早, 为典型的避旱型植物; 3) 一次结实, 繁殖分配较高, 繁殖力高。

3 讨 论

3.1 萌发对策及其适应意义

对于一个种群而言, 在给定条件下, 同胞种子群内种子萌发的时间是不同的。在形态上一致的同胞种子群内一些种子可立即萌发, 另一些却不能 (Harper, 1977), 因而在萌发对策上形成了特殊的时间格局。胡卢巴属植物便是如此, 如 Mayer 和 Poljakoff-Mayber (1982) 发现 *T. arabica* 的未开放荚果中包含有香豆素和酚类物质, 而这些物质作为萌发抑

表 2 4种植物秋、春萌株生物量分配的平均值  $\pm SE$  ( $n = 20$ )及 One-Way ANOVA 检验萌发时间对生物量分配的影响结果  
Table 2 Biomass allocation of spring and autumn germinated plants of four species Means  $\pm SE$  ( $n = 20$ ) and the influence of germinated time on biomass allocation test by One-Way ANOVA

|   |            | 不同萌发时间的植株                       |                                 | <i>f</i>            | 显著性水平<br><i>p</i> -value |
|---|------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------|--------------------------|
|   |            | Germination time                |                                 |                     |                          |
|   |            | 秋萌株<br>Autumn germinated plants | 春萌株<br>Spring germinated plants |                     |                          |
| 弯果胡卢巴<br><i>Trigonella arcuata</i>  | 营养生长生物量 VB | 0.436 ± 0.115                   | 0.071 ± 0.005                   | 10.143**            | 0.003                    |
|   | 生殖生物量 RB   | 0.641 ± 0.222                   | 0.081 ± 0.010                   | 6.382*              | 0.016                    |
|   | 生殖分配比率 RA  | 0.745 ± 0.114                   | 0.511 ± 0.025                   | 4.042 <sup>ns</sup> | 0.052                    |
| 网脉胡卢巴<br><i>T. cancellata</i>   | 营养生长生物量 VB | 0.569 ± 0.066                   | 0.090 ± 0.015                   | 49.502**            | 0.000                    |
|   | 生殖生物量 RB   | 1.126 ± 0.164                   | 0.120 ± 0.022                   | 36.878**            | 0.000                    |
|   | 生殖分配比率 RA  | 0.615 ± 0.037                   | 0.566 ± 0.038                   | 0.848 <sup>ns</sup> | 0.363                    |
| 单花胡卢巴<br><i>T. monantha</i>   | 营养生长生物量 VB | 0.127 ± 0.019                   | 0.045 ± 0.006                   | 17.072**            | 0.000                    |
|   | 生殖生物量 RB   | 0.142 ± 0.011                   | 0.044 ± 0.003                   | 76.974**            | 0.000                    |
|   | 生殖分配比率 RA  | 0.548 ± 0.031                   | 0.522 ± 0.038                   | 0.277 <sup>ns</sup> | 0.602                    |
| 直果胡卢巴<br><i>T. orthoceras</i>   | 营养生长生物量 VB | 0.103 ± 0.014                   | 0.046 ± 0.003                   | 15.358**            | 0.000                    |
|   | 生殖生物量 RB   | 0.135 ± 0.025                   | 0.042 ± 0.003                   | 13.264**            | 0.001                    |
|   | 生殖分配比率 RA  | 0.536 ± 0.024                   | 0.475 ± 0.029                   | 2.594 <sup>ns</sup> | 0.116                    |
| VB: Vegetative biomass    RB: Reproductive biomass    RA: Reproductive allocation    *: <i>p</i> < 0.05    **: <i>p</i> < 0.01    ns: <i>p</i> > 0.05 |            |                                 |                                 |                     |                          |

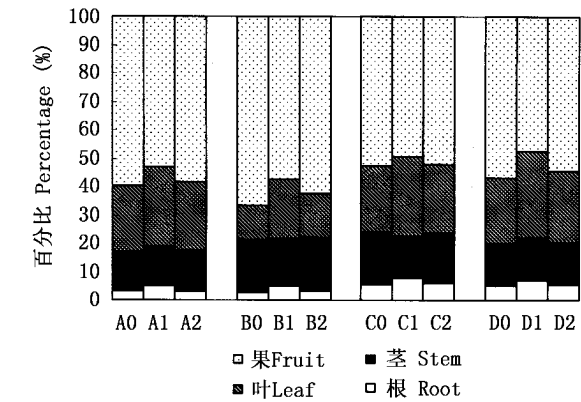


图 3 4种植物的繁殖分配  
Fig.3 Reproductive allocation of four species  
A、B、C、D: 同图 2 See Fig.2 0: 秋萌株 Autumn germinated plants  
1: 春萌株 Spring germinated plants 2: 平均值 Mean

制剂需一定量的雨水淋溶后才可使种子获得高萌发率。Gutteman(1993)在对 *T. arabica* 的研究中认为母株年龄影响种子萌发力,且种子成熟后期的长日(Long day)或短日(Short day)也影响到种皮对水的浸润能力。本文所研究的 4 种胡卢巴均生长在准噶尔盆地特殊的荒漠环境中,其种子在萌发时间上所表现出的春、夏、秋萌现象,不仅可在时间或空间异质的环境中增加子代的存活机会,减小环境的时空变化对植株生殖成功的影响,允许植物在高度不稳定的环境中成功定居,而且还可减少同胞种子间的竞争,使种群在荒漠干旱环境中,通过土壤种子库的动态变化来调节其大小和扩展速度,并在时间上有效利用环境资源,有利于种群的存留和扩大。因此上述萌发对策是该类植物对准噶尔荒漠特殊的温度、

降水等环境条件长期适应的结果。

### 3.2 秋、春萌株物候特征与繁殖产量、个体大小与生存力的关系

对一年生植物繁殖产量的研究,King 和 Roughgarden(1983)建立了一个分配模型,认为一年生植物通过营养生长与生殖生长的快速转化实现最大的繁殖产量。从表 1 和表 2 的分析可知,胡卢巴属这 4 种短命植物生长发育快,其生长可分为营养生长期、营养与生殖生长并存期及生殖生长期,秋、春萌株在早春返青或种子萌发后,经过短暂的营养生长后很快进入营养生长与生殖生长共存期及生殖生长期,最后达到较高的繁殖产量,繁殖分配达 50% 以上。由此可见,这 4 种植物在其生活史中,通过物候期(尤其是营养生长与生殖生长阶段)的迅速转换来获得高的繁殖力,从而验证了 King 和 Roughgarden (1983)的模型。

从生存力看,4 种植物的秋萌株由于萌发早,待第二年春季积雪融化、天气回暖时,秋萌株的个体不仅较春萌株大,而且各物候期均有所提前,实现了优化分配有限的时间和资源。秋萌株在春萌株种子萌发时,根系已生长到土壤较深的地方,而此时春萌株的根系仅分布于湿润的土壤表层,有的根系甚至被地表径流冲刷暴露在外。当准噶尔荒漠常见的早春(4 月初)干热风到来时,春萌株可能因为个体相对较小而同时面临生存与生殖两方面的风险,在降水及温度等环境条件适宜时,植株均能达到生殖成功,且繁殖输出较大,而条件严酷时,部分植株可能因干旱而死亡,其它植株虽能达到生殖成功,但结实量很小;秋萌株由于个体较大,表现出较强的抗旱能力和

生存力,再加上其果熟期较早,能顺利地准噶尔荒漠干旱季节到来前达到生殖成功。因此,这 4 种植物的秋、春萌株在大小与生存力方面的差异,对于保证这些物种在准噶尔荒漠严酷生态环境中的生存和扩大具有重要意义。

### 3.3 植株大小与生物量分配的关系

繁殖分配是一种选择适应。在自然界中,一次结实草本植物的生殖部分一般占其总净同化能量的 20%~40%,多次结实植物则占每年总净同化能量的 20% 以下(祖元刚等,1999)。植物积累资源并把资源分配给生存、生长、生殖、防御(Bazzaz *et al.*, 1987; Rameau & Gouyon, 1991)。在整个生长季内,环境中植物可利用资源是变化的,植物通过调节生长与生殖间的资源分配比率来提高适合度以适应这种变化(Abrahamson, 1977, 1979; Bazzaz *et al.*, 1987; Shem-Tov & Gutterman, 2003; Fabbro & Körner, 2004)。水分、矿质营养、光合产物等物质可转化为适合度,在给定环境中,资源分配的进化格局是使适合度最大化(Brock, 1983; Avila-Sakar *et al.*, 2001)。

对植株大小与生物量分配的研究, Klinkhamer 等(1997)认为一些一次结实植株的种子产量与植株大小成比率。Susko 和 Lovett-Doust(2000)发现在 *Al-liaria petiolata* 的生殖季节内,与大植株相比,当可利用资源减少时,小植株的果实与种子的发育可能受资源减少的影响更严重。较大的植株比较小的植株可能获得更多的亲本资源,产生更多的花序、花和果实。同时大植株的果实及种子更易于成熟。因此大植株比小植株适合度大归因于它们对基因库的贡献大。

本文所研究的 4 种胡卢巴属短命植物的繁殖分配比率均达 50% 以上(图 3),明显高于其它已报道的一次结实的草本植物。这 4 种植物不仅在植株大小与繁殖输出的关系上呈正相关(图 2),而且其秋、春萌株的植株个体大小与繁殖输出差异均显著(表 2),这意味着因萌发时间引起的繁殖输出差异可由植株个体的大小差异来解释;并且与春萌株相比,秋萌株对基因库的贡献大。虽然秋、春萌株的个体大小和繁殖输出差异均显著,但繁殖分配比率并不因植株个体大小而变化( $p > 0.05$ )(表 2,图 3),秋萌株的繁殖分配比率略大于春萌株,但差异不显著。这说明每单位营养生长生物量产生的生殖生物量是不具大小依赖性的,营养生长与生殖生长的增加是成比率的。相似的繁殖分配比率使个体小的春萌株在保证生存的同时达到最大的繁殖输出。

### 3.4 植株大小与生活史对策的关系

MacArthur 和 Wilson(1967)提出了生物生活史的 r 对策和 K 对策划分体系。其中 r 对策的生物适应于经常受到扰动的生境,自然选择的作用应使其种群内禀增长率达最大,所以 r 对策者的生活史一般表现为成熟早、繁殖力高、寿命短。荒漠短命植物即其典型的代表(张大勇,2004)。本文所研究的胡卢巴属 4 种短命植物不仅具有成熟早、生殖力高、寿命短的特征,而且其种子萌发对策多样,不同萌发时间产生的植株在个体大小、生存力、繁殖输出等方面存在差异。秋萌株植株个体较春萌株大,生存力较强,对变化环境的适应性较强,可顺利渡过早春的干热风天气,繁殖输出高;春萌株植株个体小,对早春多变的环境条件抵抗力弱,繁殖输出低,但繁殖分配没有大小依赖性。这些对策对该类植物适应准噶尔荒漠多变的环境条件、保存并扩大种群具有重要的生态意义。

### 参 考 文 献

- Abrahamson WG, Gadgil M (1973). Growth form and reproductive effort in goldenrods (Solidago: Compositae). *The American Naturalist*, 107, 651–661.
- Abrahamson WG (1977). Resource allocation and growth in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 104, 160–164.
- Abrahamson WG (1979). Pattern of resource allocation in wild flower population of fields and wood. *American Journal of Botany*, 66, 71–79.
- Ashmun JW, Brown RL, Pitelka LF (1985). Biomass allocation in *Aster acuminatus* variation within and among population over 5 years. *Canadian Journal of Botany*, 63, 2035–2043.
- Avila-Sakar G, Krupnick GA, Stephenson AG (2001). Growth and resource allocation in *Cucurbita pepo* ssp. Texana: effects of fruit removal. *Journal of Plant Science*, 162, 1089–1095.
- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, Pitelka LF (1987). Allocation resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37, 58–67.
- Brock MA (1983). Reproductive allocation in annual and perennial species of the submerged aquatic halophyte *Ruppia*. *Journal of Ecology*, 71, 811–818.
- Fabbro T, Körner C (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 199, 70–81.
- Gutterman Y (1993). *Seed Germination in Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Harper JL (1977). *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Huang PY (黄培) (2002). *Excused Irrigation Vegetation and its Restoration in Desert* (干旱区免灌植被及其恢复). Science

- Press, Beijing. (in Chinese)
- King D, Roughgarden J (1983). Energy allocation patterns of the California grassland annuals *Plantago erecta* and *Clarkia rubicunda*. *Ecology*, 64, 16 – 24.
- Klinkhamer PGL, de Jong TJ, Metz H (1997). Sex and size in co-sexual plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 260 – 265.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mayer AM, Poljakoff-Mayber A (1982). *The Germination of Seed* 3rd edn. Pergamon, Oxford.
- Mendez M, Obeso JR (1993). Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany*, 71, 309 – 314.
- Pitelka LF (1977). Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology*, 58, 1055 – 1065.
- Rameau C, Gouyon PH (1991). Resource allocation to growth, reproduction and survival in *Gladiolus*: the cost of male function. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 291 – 307.
- Reekie EG (1998). An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany*, 76, 43 – 50.
- Samson DA, Werk KS (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *The American Naturalist*, 127, 667 – 680.
- Shem-Tov S, Gutterman D (2003). Influence of regime and photoperiod treatments on resource allocation and reproductive successes of two annuals occurring in the Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments*, 55, 123 – 142.
- Susko DJ, Lovett-Doust L (2000). Plant-size and fruit-position effects on reproductive allocation in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Canadian Journal of Botany*, 78, 1398 – 1407.
- Thompson BK, Weiner J, Warwick SI (1991). Size-dependent reproductive output in agricultural weeds. *Canadian Journal of Botany*, 69, 442 – 446.
- Tuomi J (1983). Alternative concepts of reproductive effort, cost of reproduction and selection in life-history evolution. *American Zoology*, 23, 25 – 34.
- van Noordwijk AJ, de Jong G (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128, 137 – 142.
- Vignolio OR, Fernandez ON, Maceira NO (2002). Biomass allocation to vegetative and reproductive organs in *Lotus glaber* and *L. corniculatus* (Fabaceae). *Australian Journal of Botany*, 50, 75 – 82.
- Zhang DY (张大勇) (2004). *The Evolution of Life-History and Reproductive Ecology of Plant* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang LY (张立运) (1985). A preliminary study on the short-lived plant of Mosowan district of Xinjiang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), 9, 213 – 221. (in Chinese with English abstract)
- Zhao ZG (赵志刚), Du GZ (杜国桢), Ren QJ (任青吉) (2004). Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 9 – 16. (in Chinese with English abstract)
- Zu YG (祖元刚), Zhang WH (张文辉), Yan XF (阎秀峰), Ge S (葛颂) (1999). *Conservation Biology of Endangered adenophora* (濒危植物裂叶沙参保护生物学研究). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wan MW (宛敏渭), Liu XZ (刘秀珍) (1987). *The Observation Methods of Phenology in China* (中国物候观测方法). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Welham CVJ, Setter RA (1998). Comparison of size-dependent reproductive effort in two dandelion (*Taraxacum officinale*) populations. *Canadian Journal of Botany*, 76, 166 – 173.
- Worley AC, Harder LD (1996). Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris*. *Journal of Ecology*, 84, 195 – 206.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 刘丽娟