

黄花补血草个体差异对生殖分配的影响

李昌龙^{1,2,3}, 李得禄^{1,2,3}, 郭树江^{2,3}, 张芝萍^{1,3}, 王多泽^{2,3}

(1. 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治重点实验室, 甘肃 武威 733000; 2. 甘肃省民勤荒漠草场野外定位观测研究站, 甘肃 民勤 733300; 3. 甘肃省治沙研究所, 甘肃 兰州 730030)

摘要:以平沙地黄花补血草种群为研究对象,以生殖枝冠幅和高度为依据标定植株大小,研究了其个体生长差异对各生殖构件的生物量、生殖配置的影响以及其相关性。结果表明:各生殖构件生物量分别与生殖枝冠幅和高度之间存在显著或极显著的线性相关,其中生殖枝生物量增加最为显著,花生物量次之,二者占绝对优势,种子生物量增加较小,其增加比值约为 6.7:5.3:1。其各生殖构件的生殖分配与生殖枝冠幅和高度之间存在显著的对数相关,其中与生殖枝分配呈负的对数相关,而与花和种子分配呈正的对数相关,生殖枝与花和种子在生殖资源分配方面存在相互制约的关系。其生殖生长(冠幅、株高)、各生殖构件(生殖枝、花、种子)生物量以及其生殖分配各要素之间均呈显著或极显著相关(除生殖枝高与各生殖构件分配之间相关性不显著),其中生殖枝分配与其它各要素之间呈显著或极显著的负相关,说明生殖枝配置与其它各要素之间存在相互制约关系。

关键词:黄花补血草(*Limonium aureum*); 个体差异; 生殖分配

中图分类号:S 567.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)06-0139-05

植物的生长、繁殖和防御等各种功能对有限的资源始终存在着竞争问题,即有限资源如何分配的问题^[1-4],而植物必须权衡(Trade-offs)这些功能间的资源分配^[2,5-7]。资源分配的模式在很大程度上反映了植物生活史特征^[8],因此,繁殖分配即生物生活史中的繁殖对策早已引起生态学界的高度重视。在影响植物繁殖分配的诸多因子中,繁殖体大小与个体大小的关系被认为是生活史理论中最基本的研究内容,也是生态学家十分关注的问题^[9-10]。虽然有关繁殖分配与繁殖投资的大量研究已说明,植物繁殖格局不仅受到环境等因素的影响,而且在有性繁殖与未来生存、营养体生长等功能间存在着权衡,但多年生植物的这种权衡仍未被有力证明^[6]。

黄花补血草(*Limonium aureum* (L.) Hill.) 属蓝雪科补血草属多年生草本植物,是优良的野生地被植物资源和野生花卉资源,具有耐干旱、耐盐碱、耐土壤瘠薄的

优良特性,广泛分布于我国干旱荒漠区,常见于沙漠、戈壁、滩地、湖盆、盐化草甸、石质山坡等生境。黄花补血草在半固定沙区、固定沙丘和丘间低地大量发生,并形成了以其为主的景观植被,充分展示了其较高的生态价值和观赏价值。在自然条件下,黄花补血草早期进行基生叶片的营养生长,后期叶片枯死,进行生殖生长,其生殖枝兼营养生长和生殖生长。关于黄花补血草的生物学特征^[11]、生理生化特征^[12]、组织培养^[13]、化学成分^[14]、种子萌发机理^[15]、引种栽培^[16]等方面的研究已有大量报道,但对其生殖学特性方面的研究尚鲜见报道。因此研究其个体大小与生殖分配的关系,不仅有助于了解黄花补血草的生殖分配机理,而且可为干旱荒漠地区野生花卉黄花补血草人工栽培和示范提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究区位于巴旦吉林沙漠东南缘民勤沙生植物园内,地处东经 103°58', 北纬 38°34', 海拔 1 180~1 500 m, 年均温度 7.4℃, 气温变化剧烈, 最热 7 月, 平均气温 22.4℃, 最冷 1 月, 平均气温 -10.3℃, 平均年较差达 32.7℃, 极端气温年较差为 62.4℃, 极端最高气温为 38.1℃, 极端最低气温是 -28.8℃, 年平均日较差 15.9℃, 最剧烈可达 28.3℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温为 3 248.8℃。年均降水量 113 mm, 日降水量 ≥ 0.1 mm 的日数平均为

第一作者简介:李昌龙(1974-),男,甘肃永靖人,硕士,副研究员,现主要从事生物多样性与退化系统植被恢复等研究工作。E-mail: lichlong1998@163.com.

基金项目:甘肃省技术与开发专项资助项目(1207TCYA048); 甘肃省创新群体资助项目(145RJIA335); 甘肃省创新团队资助项目(1207TTCA002); 甘肃省青年科技基金资助项目(1308RJYA081)。

收稿日期:2014-11-10

36 d,连续降水日数不超过 2 d,而且全年降水不均匀,变率大,多集中于在 7—9 月,平均降水量 92.8 mm,占年降水量的 73%。年蒸发量 2 644 mm,是降水量的 24 倍,5、6 月蒸发最剧烈,月平均可达 382.6 mm,占全年的 16%。

1.2 试验方法

有性繁殖是黄花补血草唯一的繁殖途径,因此在种子成熟后期,以平沙地黄花补血草种群为研究对象,分别以生殖枝冠幅和高度为依据标定其个体差异,研究黄花补血草的不同个体差异对其生殖配置特性的影响。

1.3 项目测定

在样地内随机选取不同大小的植株 50 株,分别测定植株的冠幅和高度,然后由地面剪取地上部分,分别编号装袋,带回实验室。在实验室内分别按生殖枝、花、种子构件进行分类,由于基生叶早期干枯并消失,所以测定时不存在营养构件叶。在称干重之前,先在 80℃ 恒温下烘 24 h,然后再用万分之一天平分别称重。测定标准:生殖枝冠幅以椭圆面积的计算公式 $C = 3.14XY/4$ 计算,其中 X 和 Y 分别为十字交叉法所测得的冠幅大小轴^[17];生物量以各生殖构件生物量干重为准;生殖分配以各生殖构件生物量与总生物量的比值计算。

1.4 数据分析

试验数据分析以线性回归进行处理。

2 结果与分析

2.1 植株个体差异对生殖生物量的影响

黄花补血草生殖枝冠幅与各生殖构件生物量之间存在极显著的线性相关(图 1)。随着冠幅的增长,其生殖枝、花序和种子的生物量逐渐增加,其中生殖枝生物量增加明显,花生物量次之,二者占绝对优势,种子生物量较小,其增加比值约为 6.7 : 5.3 : 1.0(线性斜率计算)。可见,以黄花补血草生殖枝冠幅作为标定其植株大小,可有效地反映植株各生殖构件生物量的变化规律。而以生殖枝高度为依据标定个体差异(图 2)的结果显示,生殖枝高与各生殖构件同样存在显著的线性相关,但相关性相对较差。而且在样地调查中发现,高度 ≤ 0.10 m 的植株分布很少,即存在其各生殖构件生物量非常低,说明较小植株主要进行基生叶的营养生长,生殖枝不发育或者发育不完善。由此可见,以高度为依据标定其成熟植株个体差异研究其生殖配置,存在较大的误差。

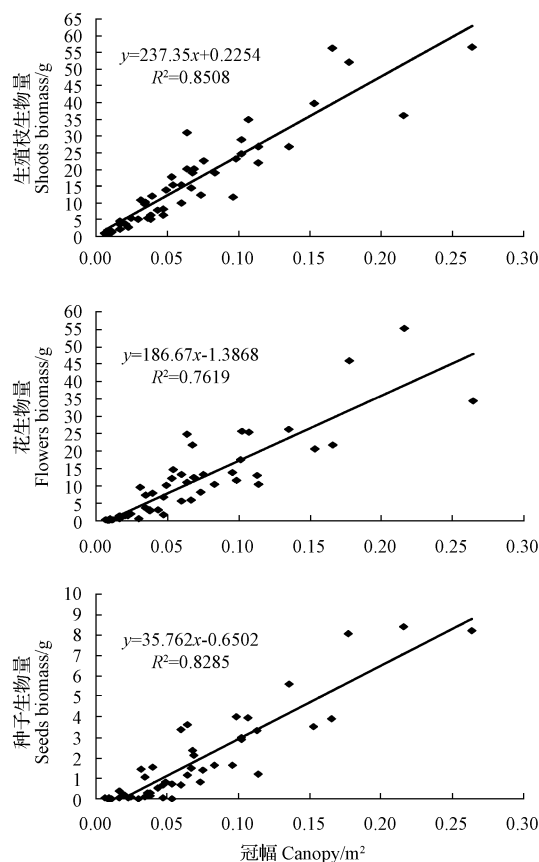


图 1 黄花补血草生殖枝冠幅与生殖生物量的关系

Fig. 1 The relationship of reproductive biomass and canopy of the species *Limonium aureum*

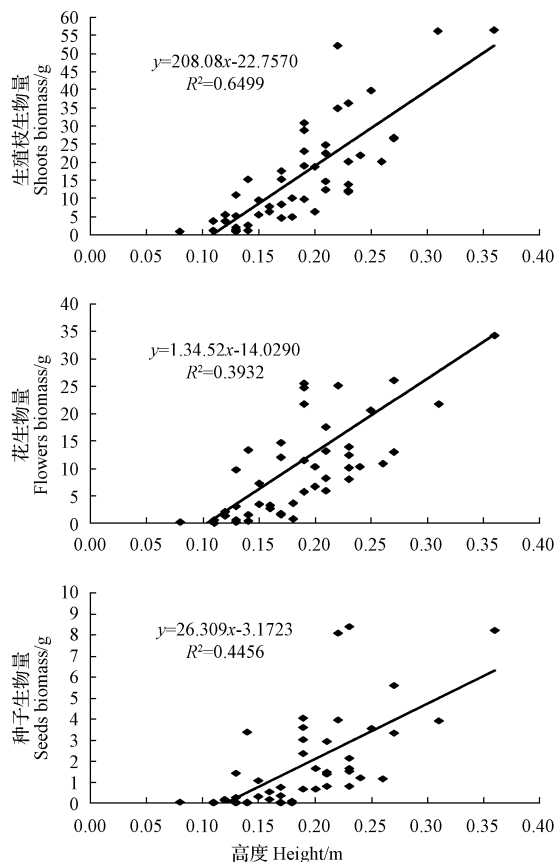


图 2 黄花补血草生殖枝高度与生殖生物量的关系

Fig. 2 The relationship of reproductive biomass and height of the species *Limonium aureum*

2.2 植株个体差异对生殖分配的影响

黄花补血草生殖枝冠幅与生殖分配的相关性分析表明(图3),生殖枝冠幅与生殖枝、花和种子各生殖构件生殖分配之间存在显著的对数相关,其中与生殖枝分配呈负对数相关,而与花和种子分配比值呈正对数相关。同样,生殖枝高与各生殖构件生物量分配存在相似的对数相关(图4),但其相关性相对较差。以上分析表明,黄

花补血草的生殖枝分别与花和种子在生殖资源分配方面存在相互制约的关系,即较小植株把更多资源分配到生殖枝生长上,只有较少资源被分配到开花结实上,而较大植株则把更多生殖资源分配到开花结实上,分配到生殖枝生长上的则相对较少。而且随着植株个体的增大,其生殖分配变化趋势逐渐趋于平稳,生殖枝分配与花和种子二者配置趋于1:1的比例。

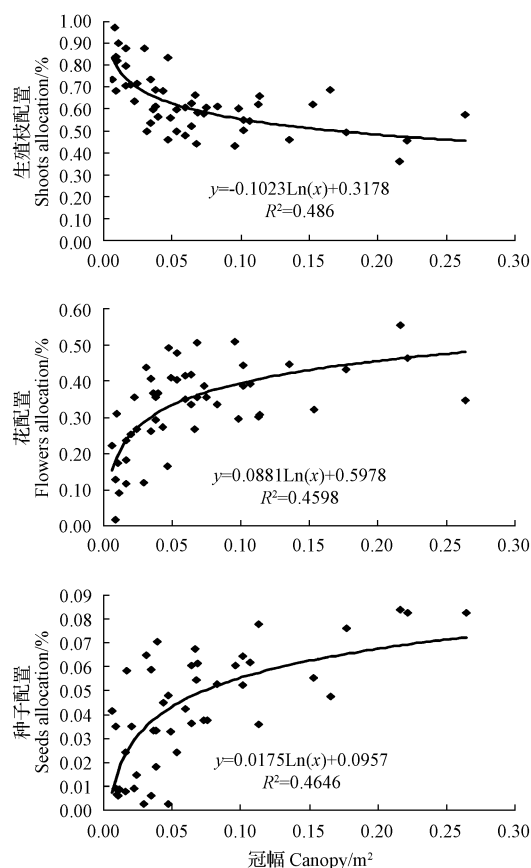


图3 黄花补血草生殖枝冠幅与生殖配置的关系

Fig. 3 The relationship of reproductive allocation and canopy of the species *Limonium aureum*

2.3 植株生殖生长、各生殖构件生物量以及生殖分配的相关性分析

从表1可以看出,各要素之间均呈显著或极显著相关,除生殖枝高与各生殖构件分配比值之间相关性不显著。生殖生长特性、各生殖构件生物量各要素之间呈显著或极显著的正线性相关,生殖枝分配值与花和种子分配值之间呈显著或极显著的负线性相关,花生殖分配值与种子生殖分配值之间呈显著的正线性相关。而各生殖构件分配值与生殖生长特性、各生殖构件生物量之间呈显著或极显著的对数相关,其中生殖枝分配值与各要素之间呈显著或极显著的负相关。

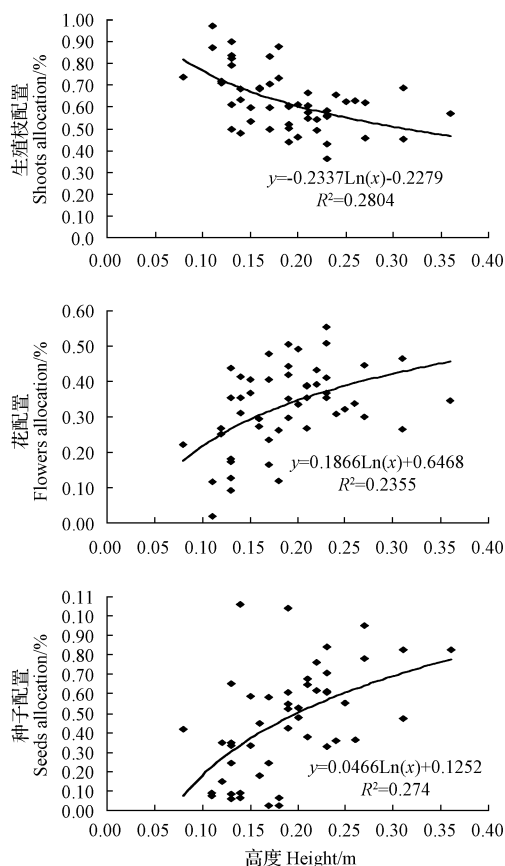


图4 黄花补血草生殖枝高度与生殖配置的关系

Fig. 4 The relationship of reproductive allocation and height of the species *Limonium aureum*

3 结论与讨论

3.1 黄花补血草个体大小对各生殖构件生物量的影响

在干旱荒漠地区,黄花补血草各生殖构件生物量与植株冠幅呈极显著的正线性相关,而与株高呈显著的正线性相关,即成熟植株冠幅和株高越大,其生殖枝、花和种子的生物量越大,也就是说其具有较高的有性繁殖能力,这与刘左军等^[18]研究黄轴橐吾个体大小与生殖生物量的结论相一致。研究中只统计了各生殖构件,而没有营养构件,因为在植株成熟期唯一的营养构件基生叶完全枯死消失,生殖枝兼营养生长和生殖生长^[19]。随着成熟植株个体的增大,各生殖构件生物量的增加是不同

表 1 黄花补血草生殖生长、各生殖构件生物量以及生殖分配的相关性分析

Table 1 The correlation analysis on the reproductive growth, biomass and allocation of the species *Limonium aureum*

| | 冠幅 Canopy | 株高 Height | 生殖枝生物量 Shoot biomass | 花生物量 Flower biomass | 种子生物量 Seed biomass | 生殖枝配置 Shoot allocation | 花配置 Flower allocation |
|------------------------|--------------|--------------|-------------------------|------------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------------|
| 株高 Height | 0.8456 ** | 1 | | | | | |
| 生殖枝生物量 Shoot biomass | 0.9224 ** | 0.8062 ** | 1 | | | | |
| 花生物量 Flower biomass | 0.8729 ** | 0.6271 * | 0.8936 ** | 1 | | | |
| 种子生物量 Seed biomass | 0.9012 ** | 0.6675 * | 0.9040 ** | 0.9582 ** | 1 | | |
| 生殖枝配置 Shoot allocation | -0.6971 * | -0.5295 | -0.6991 * | -0.8676 ** | -0.8291 ** | 1 | |
| 花配置 Flower allocation | 0.6781 * | 0.4853 | 0.6423 * | 0.8379 ** | 0.7547 * | -0.9849 ** | 1 |
| 种子配置 Seed allocation | 0.6816 * | 0.5235 | 0.6325 * | 0.6653 * | 0.8636 ** | -0.6859 * | 0.6399 * |

步的,其中生殖枝最大,花次之,种子最小,其比值约为 6.7 : 5.3 : 1。样地中不存在高度 ≤ 0.10 m 的植株,即使存在其各生殖构件生物量非常低,这证明黄花补血草进行有性繁殖时必须达到一定的个体大小,且超过这个大小后,有性繁殖器官生物量将随个体大小而增加^[18]。

3.2 黄花补血草个体大小对生殖构件生殖分配的影响

黄花补血草植株冠幅与各生殖构件的分配比例呈显著的对数相关,其中与生殖枝的生殖分配呈负相关,与花和种子的生殖分配呈正相关,株高大小与各生殖构件的分配比例呈相同的变化规律,但其相关性较差。即植株个体较小时,分配到生殖枝的生物量比值较大,分配到花和种子的比值较小,而随着植株个体的增大,其生殖枝所占比值逐渐变小,花和种子所占比值逐渐增大,而且在较大植株个体中,生殖枝与花和种子的生殖分配趋于 1 : 1 的恒定比例。以往研究成果表明,多次结实生殖的植物生殖部分占其总净同化能量的 20% ~ 40%^[20],而黄花补血草在生长后期其生殖部分(生殖枝、花和种子)占总量的近 100% (不包括根系部分),其中生殖枝和花生殖配置占绝对优势,而且与同属的其它种则完全不一样,这种生殖对策的形成与其严酷的生长环境有关^[21]。以上生殖资源分配特征表明,黄花补血草生殖枝与花和种子在生殖资源分配方面存在显著的制约关系,可能与生殖枝既是生殖构件,又是营养构件有关,这与许多研究结果中营养枝和生殖枝的生殖资源分配关系^[22]有所不同,有待进一步研究。

3.3 各生殖要素的相关性

黄花补血草各生殖要素之间存在显著或极显著的相关性,除生殖枝高与各生殖构件分配比值之间相关性不显著外,表明植株个体越大,各生殖构件生物量就越大,其生殖分配就越高。这与一些物种个体大小与繁殖分配呈负相关的结论^[18,23]有所不同,主要是因为黄花补血草成熟期生殖构件占绝对优势(近 100%),而唯一的营养构件基生叶干枯消失,其生殖分配受环境影响较

大^[24],而受遗传型基因决定的影响较小^[25]。在各要素中,生殖枝的分配与其它各要素之间呈显著或极显著的负相关,说明生殖枝在生殖资源配置方面与其它各要素之间存在相互制约关系,这与生殖枝既是营养构件,又是生殖构件有关。

参考文献

- [1] Pitelka L F, Stanton D S, Peckenham M O. Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae) [J]. American Journal of Botany, 1980, 67: 942-948.
- [2] Sutherland S, Vickery R K. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus* [J]. Oecologia, 1988, 76: 330-335.
- [3] Begon M, Harper J L, Townsend C R. Ecology: individuals, populations, and communities [M]. London: Blackwell Scientific Publications, 1990: 437-509.
- [4] Westley L C. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae) [J]. Ecology, 1993, 74: 2136-2144.
- [5] De Wreeder R E, Klinger T. Reproductive strategies in Algae. In: Doust L L. Plant reproductive ecology: patterns and strategies [M]. Oxford University Press, 1988: 268-269.
- [6] Cheplick G P. Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): allocation to clonal growth, strage and cleistogamous reproduction [J]. American Journal of Botany, 1995, 82: 621-629.
- [7] 张大勇. 理论生态学研究 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 10-14, 32-38.
- [8] Bostock S J, Bseinton R A. The reproductive strategies of five perennial compositae [J]. Journal of Ecology, 1979, 67: 91-107.
- [9] Klinkhamer P G L, Meelis T J, Jong W J. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants [J]. Functional Ecology, 1992, 6: 308-316.
- [10] Schmid B, Weiner J. Plastic relationship between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima* [J]. Evolution, 1993, 47: 61-74.
- [11] 李阳春, 刘存琦. 黄花补血草生物学特性及园林价值的研究 [J]. 草业科学, 1993, 10(3): 15-18.
- [12] 岳延峰, 马辉, 倪细炉, 等. NaCl 和 NaHCO₃ 对黄花补血草胁迫的生理生化特征 [J]. 北方园艺, 2010(5): 11-14.
- [13] 赵顺邦, 耿生莲. 黄花补血草组织培养试验 [J]. 陕西林业科技, 2006(1): 10-12.
- [14] 刘宇, 张应鹏, 张海霞, 等. 黄花补血草挥发性化学成分研究 [J]. 天然产物研究与开发, 2007, 19(6): 1001-1004.

- [15] 梁泰,李得禄,魏林源. 4 种补血草属植物种子萌发期抗旱性研究[J]. 中国农学通报,2011,27(22):130-135.
- [16] 沈效东,王涵. 节水耐旱地被植物-黄花补血草[J]. 中国花卉园艺,2006(12):47.
- [17] 李昌龙,马瑞君,王继和,等. 甘肃民勤连古城自然保护区优势种群结构和动态研究[J]. 西北植物学报,2005,25(8):1628-1636.
- [18] 刘左军,杜国祯,陈家宽. 不同生境下黄芩属个体大小依赖的繁殖分配[J]. 植物生态学报,2002,26(1):44-50.
- [19] 倪细炉,麻力,岳延峰,等. 黄花补血草营养器官结构解剖学研究[J]. 中国农学通报,2012,28(22):71-75.
- [20] 周纪伦,郑师章,杨持. 植物种群生态学[M]. 北京:高等教育出版社,1992:50-95.
- [21] 孙凡,钟章成. 四川大头茶种群繁殖分配及其环境适应性的关联度研究[J]. 植物生态学报,1997,21(1):44-52.
- [22] 王仁忠,祖元刚. 羊草种群生物量和能量生殖分配的研究[J]. 植物研究,2001,21(2):299-303.
- [23] Abrahamson W G, Gadgil M. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago compositae*) [J]. Am Nat, 1973, 107: 651-661.
- [24] Gleeson S K, Tilman D. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils [J]. Ecology, 1990, 71: 1144-1155.
- [25] Kubetin W R, Hersher B. Genetec variability and reproductive effort in *Polygonum pensylvanicum* [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 1981, 9 (1): 19-21.

Effect of Individual Growth Differences of *Limonium aureum* on Size-dependent Reproductive Allocation

LI Chang-long^{1,2,3}, LI De-lu^{1,2,3}, GUO Shu-jiang^{2,3}, ZHANG Zhi-ping^{1,3}, WANG Duo-ze^{2,3}

(1. Gansu Key Laboratory of Desertification and Sandstorm Disaster Combating, Wuwei, Gansu 733000; 2. Gansu Minqin National Field Observation and Research Station on Ecosystem of Desertification Rangeland, Minqin, Gansu 733300; 3. Gansu Desert Control and Research Institute, Lanzhou, Gansu 730030)

Abstract: With population of *Limonium aureum* in flat sandy land as research object, the influences and dependencies of individual growth differences on reproductive biomass and reproductive allocation of reproductive shoots, flowers and seeds in *Limonium aureum* were studied by standardizing its size according to canopy and height in this paper. The results showed that, there were significant or very significant linear correlations between the biomass of the reproductive modules and the change of the canopy and height. Among them, the productive shoots increased significantly and the flowers took second place, which took up the absolute advantage, but the seeds increased slightly, and the biomass ratio of the reproductive modules were 6.7 : 5.3 : 1. There were significant logarithmic correlations between the allocation of the reproductive modules and the change of the canopy and height, the allocation of the reproductive shoots was negative logarithmic relationship, and the allocations of the flowers and seeds were positive logarithmic correlation. It also showed that the reproductive shoots had mutual restriction with the flowers and seeds in the reproductive resource allocation, there were many significant or very significant correlations among the reproductive growth including the canopy and height, the reproductive biomass including the reproductive shoots, flowers and seeds and the reproductive allocation including the reproductive shoots, flowers and seeds, but the reproductive shoots allocation had not significant correlation with its height. And the reproductive shoots allocation had a negative correlation with other elements, which showed that the reproductive shoots allocation had mutual restriction with other elements.

Keywords: *Limonium aureum*; individual difference; reproductive allocation