

DOI:10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0358

邱东, 吴甘霖, 周晓兵, 陶冶. 短命植物小车前构件属性特征及其相互关系. 草业科学, 2017, 34(4): 744-752.

Qiu D, Wu G L, Zhou X B, Tao Y. Characteristics of modular traits and interrelationships of the ephemeral species *Plantago minuta*. Pratacultural Science, 2017, 34(4): 744-752.

短命植物小车前构件属性特征及其相互关系

邱东¹, 吴甘霖¹, 周晓兵², 陶冶^{1,2}

(1. 安庆师范大学生命科学学院 皖西南生物多样性研究与生态保护安徽省重点实验室, 安徽 安庆 246133;

2. 中国科学院新疆生态与地理研究所 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘要:以准噶尔荒漠广泛分布的短命植物小车前(*Plantago minuta*)为研究对象,通过野外调查取样,系统分析了植物构件形态、生物量分配特征及其异速比例关系。结果表明,小车前体型较小,全株生物量仅有0.402 3 g;根冠比为0.157,繁殖分配和叶片生物量分别占44.2%和36.9%,生物量分配具有个体大小依赖。小车前形态指标之间、构件生物量之间及二者之间多具有显著相关性($P < 0.05$)和异速比例关系,其中构件生物量间多为等比例关系(异速指数=1),形态指标间多为指数 >1 的异速比例关系,而形态特征与生物量间多为指数 <1 的异速比例关系,本研究部分验证了理论预测。构件水平差异化的异速比例关系体现了小车前不同构件对外界环境和内在发育规律的不同响应和适应特征。

关键词:短命植物;生物量;形态;异速比例;荒漠

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

文章编号:1001-0629(2017)04-0744-09*

Characteristics of modular traits and interrelationships of the ephemeral species *Plantago minuta*

Qiu Dong¹, Wu Gan-lin¹, Zhou Xiao-bing², Tao Ye^{1,2}

(1. College of Life Sciences, The Province Key Laboratory of the Biodiversity Study and Ecology

Conservation in Southwest Anhui, Anqing Normal University, Anqing 246133, China;

2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China)

Abstract: In this study, the ephemeral species *Plantago minuta*, widely distributed in the Gurbantunggut Desert in central Junggar Basin, China, was selected as the target species, and its the modular morphology, biomass allocation and allometric scaling relationships were systematically analysed based on field investigation and sampling. The results showed that, the body size of *P. minuta* was small, and its total biomass was only 0.402 3 g. In addition, the root to shoot ratio was 0.157, reproductive biomass and leaf biomass accounted for 44.2% and 36.9%, respectively, and biomass allocation was independent of body size. Significant correlations and allometric scaling relationships were generally found between modular morphological indices, between modular biomasses, and between morphological indices and biomasses. Among these, modular biomass commonly exhibited isometric scaling relationships (allometric scaling exponent=1), modular morphological indices generally showed allometric scaling relationships with the exponent >1 , while allometric scaling relationships with the exponent <1 were commonly found between morphological indices and modular biomass. The results partly confirmed the theoretical prediction. The differential allometric scaling relationships of *P. minuta*

* 收稿日期:2016-07-01 接受日期:2016-12-10

基金项目:安徽省高校自然科学研究重点项目(KJ2016A436);中国科学院西部博士项目(XBBS-2014-20)

第一作者:邱东(1986-),女,吉林长春人,助教,硕士,主要从事植物系统学与生态学研究。E-mail:qiudong501@163.com

通信作者:陶冶(1983-),男,安徽宿州人,讲师,博士,主要从事植物生态学研究。E-mail:xishanyeren@163.com

at the modular level demonstrated different response and adaptations to the external environment and development regularity of different modular components.

Key words: ephemeral plant; biomass; morphology; allometric scaling; desert

Corresponding author: Tao Ye E-mail: xishanyeren@163.com

植物形态特征、生物量及其分配格局是植物体的基本属性特征,是植物与环境共同作用的结果,体现了植物对环境的适应和植物自身的发育规律^[1-2]。异速比例关系(allometric scaling relationship)是生物界普遍存在的现象^[2-4],能揭示植物生物学特征间与尺度无关的内在关联和规律^[3-4]。对植物构件属性异速比例关系及其变化的研究有助于了解植物器官对环境的适应性响应。研究发现,尽管不同植物物种间个体大小不同,各器官生物量分配比例各异^[5-7],但植物地上和地下生物量一般呈等比例关系(即异速比例指数=1)^[5,8],这已得到代谢理论和分型网络模型的预测并被诸多研究证实^[2-4,8-10]。而由于构件属性表征的维度的差异,形态特征与生物量间多呈异速比例关系(即异速比例指数 $\neq 1$)^[4-5,9],这在不同功能群之间表现尤为突出^[11-12]。因此,阐明不同功能群植物构件属性间的异速比例关系对进一步认识植物适应和进化过程中产生的功能分异具有重要意义。

植物对现有资源的利用策略会随资源可获得性的变化而发生改变,而长期的适应进化会使植物产生适应性变异并体现在自身遗传发育和功能关系上^[12-13]。由异速生长导致的植物性状的可塑性响应被认为是植物适应性变化的表现之一^[13],且这种响应正是对植物功能群(生活史类型)间属性趋同或趋异的有力体现^[14-15]。具有不同生活史类型的植物类群在形态特征和生物量分配等方面具有显著差异^[16-17]。如类短命植物具有多年生的地下部分和短生的地上部分,属避旱型植物,而一年生、长营养期草本植物是具有较长生活史的旱生植物类型^[18-21]。研究表明,类短命植物和一年生植物各自类群内各物种不同构件属性之间均具有显著的异速比例关系,且同类群不同物种间的异速比例关系相同,体现了种间的趋同适应性^[6,22];而不同类群间的异速比例关系有一定差异,体现了由生活型导致的物种性状趋异适应。因此,功能群分异是异速比例关系变化的重要因素之一。

短命植物是一类生长期极短的特殊一年生草本植物,它们能有效利用冬季积雪融水和春季降水迅速萌发生长,并在两个月左右完成生活史^[18-19]。短命植物的这种生活史策略成功避开了随之而来的夏季干旱和高温,是对荒漠极端环境长期适应的结果^[16,20-21]。然

而,对于这类生命周期短且具有特殊光合和生理适应性的短命植物而言,其构件属性间异速比例关系及其与其它功能群间的异同尚不十分明晰。为此,本研究选择准噶尔荒漠典型短命植物小车前(*Plantago minuta*)作为研究对象,通过野外调查取样和室内分析,对其形态特征、构件生物量、生物量分配特征及其异速比例关系进行系统分析,以揭示不同维度构件属性间的内在关联,为进一步了解短命植物的生存策略和对极端环境的响应和适应特征提供基础数据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠,面积 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$,位于准噶尔荒漠中部($44^\circ 11' - 46^\circ 20' \text{ N}$, $84^\circ 31' - 90^\circ 00' \text{ E}$),是我国最大的固定和半固定沙漠。该沙漠年均蒸发量 $> 2\,000 \text{ mm}$,而年均降水量仅有 $70 \sim 150 \text{ mm}$,且季节分配不均;年均温 $6 \sim 10 \text{ }^\circ\text{C}$,极端高温超过 $40 \text{ }^\circ\text{C}$,极端低温在 $-30 \text{ }^\circ\text{C}$ 以下; $\geq 10 \text{ }^\circ\text{C}$ 的年积温可达 $3\,000 \sim 3\,500 \text{ }^\circ\text{C} \cdot \text{d}$,空气相对湿度平均为 $50\% \sim 60\%$,5—8月通常 $< 45\%$ ^[6,19]。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白梭梭(*H. persicum*)、蛇麻黄(*Ephedra distachya*)、准噶尔沙蒿(*Asteris songarica*)、白茎绢蒿(*Seriphidium terrae-albae*)等灌木和小灌木是该沙漠植物群落的主要建群种;该地区具有丰富的短命和类短命植物,是早春荒漠生态系统的重要组成部分^[19]。

1.2 研究方法

1.2.1 野外样品采集 植物样品于2010年5月中旬植物成熟期采集。在沙漠腹地($44^\circ 53' \text{ N}$, $87^\circ 49' \text{ E}$)小车前优势分布区设置3个调查样方(位于3个沙丘),大小为 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 。在每个样方内随机选取10株植物,共30株。利用直尺测定植株高度(height, H, cm)、冠幅长(crown length, L, cm)和宽(crown width, W, cm),计数叶片数(leaf number, LN)及花序数(flower number, FN);采用全株挖掘法获取整株,并测定主根长(root length, RL, cm)。将植株放入标记好的信封内,置于保温箱内。将样品带回实验室后,冲洗干净,将每株植物分为叶片、花序(繁殖器官)、茎和根共4个部分。将样品置于 $70 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱内烘干24 h。

1.2.2 形态特征及生物量的计算 将野外测定的每株植物的 L 和 W 求平均值得到平均冠幅直径(crown diameter, D, cm), 通过椭圆面积公式($L \times W \times \pi/4$) 计算得到冠幅面积(crown cover, C, cm^2), 利用 C 与 H 的乘积得到植物体积(plant volume, V, cm^3)。

将每株植物的 4 个构件分别称重(天平精度为 0.000 1 g), 得到每株植物的叶片(光合器官)生物量(leaf biomass, LB, g)、繁殖器官生物量(flower biomass, FB, g)、茎生物量(stem biomass, SB, g), 三者之和为地上生物量(aboveground biomass, AGB, g); 根生物量即地下生物量(belowground biomass, BGB, g), 地上与地下生物量之和为总生物量(total biomass, TB, g); 随后计算叶片生物量比例(leaf to total mass ratio, L/T)、茎生物量比例(stem to total mass ratio, SB/T)、繁殖分配比例(reproductive biomass ratio, RR)、地上生物量比例(S/T)、地下生物量比例(R/T)及根冠比(root to shoot mass ratio, R/S)。每个物种的形态、生物量及其比例均采用平均值±标准误差(mean±SE)的形式给出。

1.2.3 统计分析 对小车前的 LN、FN、D、C、H、V、LB、FB、SB、AGB、BGB、TB、RR、SB/T、S/T、R/T 及 R/S 等指标描述统计, 并计算各性状属性间的 Pearson 相关性系数。形态指标之间、形态指标与生物量

之间以及生物量指标之间的异速比例关系通过幂函数 $Y = b \cdot X^a$ 表征, 式中, Y 或 X 为某种构件属性特征, β 为标准化常数, a 为异速比例指数。a=1 为等速关系, 即因变量和自变量呈均匀或等比例变化; a≠1 为异速关系, 即因变量和自变量间为不均匀或不等比例变化^[2-4]。通常将幂函数转换为 $\lg Y = \lg b + a \cdot \lg X$ 形式, 利用降主轴(RMA, 即 Model Type II)回归计算异速比例指数(a, 即线性回归的斜率)、常数(logb, 即线性回归的截距)、95%置信区间(95% CI)及决定系数(R^2)。异速比例分析及等比例检验(a=1)使用 SMATR 软件完成^[23]。常规数据分析和作图使用 Excel 2003 完成, 描述统计分析使用 SPSS 19.0 软件实现。

2 结果与分析

2.1 小车前构件形态与生物量基本特征

荒漠短命植物小车前花序数在 4~12, 平均为 7.5 (表 1); 冠幅直径在 3.5~10.5 cm, 平均为 7.16 cm; 高度在 4.9~11.0 cm, 平均为 8.15 cm; 叶片数为 7~22 片, 平均约 15 片; 根长在 13.0~36.2 cm, 平均长度为 25 cm; 冠幅面积和植物体积平均值分别为 42.14 cm^2 和 363.58 cm^3 ; 小车前根长是株高的 3.16 倍, 叶片数是花序数的 2 倍。形态特征的变异系数在 0.207~0.573, 大部分在 0.3 以下, 属中等变异。

表 1 短命植物小车前的形态特征

Table 1 The morphological characteristics of the ephemeral species *Plantago minuta*

参数 Parameter	FN	D/cm	H/cm	LN	RL/cm	C/ cm^2	V/ cm^3	RL/H	LN/FN
最大值 Max.	12	10.5	11.0	22	36.2	86.59	952.49	4.69	3.0
最小值 Min.	4	3.5	4.9	7	13.0	9.61	49.03	1.73	1.4
平均值 Mean	7	7.2	8.2	15	25.0	42.14	363.58	3.16	2.1
标准差 S.D.	2	1.7	1.7	4	5.9	18.73	208.47	0.86	0.5
变异系数 CV	0.324	0.237	0.207	0.275	0.237	0.444	0.573	0.272	0.223

注: FN、D、H、LN、RL、C 和 V 分别为花序数、冠幅直径、株高、叶片数、根长、冠幅面积和体积。下同。

Note: FN, D, H, LN, RL, C and V indicate flower number, crown diameter, height, leaf number, root length, crown cover and crown volume, respectively, similarly for the following.

小车前构件生物量的变异系数在 0.450~0.558, 表现出中等偏强的变异程度(表 2)。单株地上生物量为 0.068 6~0.760 1 g, 平均为 0.348 4 g; 单株地下生物量为 0.010 4~0.113 8 g, 平均为 0.053 9 g; 全株总生物量为 0.079 0~0.873 9 g, 平均为 0.402 3 g。单株地下生物量仅占总生物量的 13.5%, 而地上部分占 86.5%, 根冠比为 0.157。小车前各构件生物量中(表 2), 繁殖分配比例最大(44.2%), 其次是叶片(36.9%), 而茎生物量所占比例最小(5.4%)。

2.2 形态特征间的异速比例关系

除根长与株高、根长与叶片数外, 小车前其余形态指标间均具有极显著的正相关性($P < 0.01$) (表 3) 和异速比例关系(表 4)。等比例检验表明, 仅有冠幅直径与株高(a=1.199)、叶片数与冠幅直径(a=1.180)、根长与冠幅直径(a=0.950) 3 对表现为等比例关系, 其余均为 a>1 (a 介于 1.298~3.183) 的异速比例关系。表明随小车前生长, 其叶片数、花数、冠幅面积和体积的增长程度远高于株高、冠幅直径和根长。

表 2 短命植物小车前构件生物量及分配比例

Table 2 The modular biomass and allocation ratios of the ephemeral species *Plantago minuta*

参数 Parameter	AGB/g				BGB/g	TB/g	R/S	RR	SB/T	L/T	S/T	R/T
	FB	SB	LB	合计 Total								
最大值 Max.	0.416 0	0.039 6	0.310 8	0.760 1	0.113 8	0.873 9	0.246	0.532	0.106	0.478	0.906	0.197
最小值 Min.	0.030 3	0.002 7	0.029 9	0.068 6	0.010 4	0.079 0	0.104	0.337	0.028	0.283	0.803	0.094
平均值 Mean	0.182 2	0.020 1	0.146 1	0.348 4	0.053 9	0.402 3	0.157	0.442	0.054	0.369	0.865	0.135
标准差 S.D.	0.101 7	0.009 1	0.072 5	0.179 2	0.027 4	0.205 2	0.030	0.048	0.017	0.043	0.022	0.022
变异系数 CV	0.558	0.450	0.496	0.514	0.508	0.510	0.189	0.108	0.308	0.115	0.025	0.161

注:AGB、BGB、TB、FB、SB、LB、R/S、RR、SB/T、L/T、S/T 和 R/T 分别为地上生物量、地下生物量、总生物量、花序生物量、茎生物量、叶生物量、根冠比、繁殖分配比例、茎生物量比例、叶生物量比例、地上生物量比例和地下生物量比例。下同。

Note: AGB, BGB, TB, FB, SB, LB, R/S, RR, SB/T, L/T, S/T and R/T indicate aboveground biomass, belowground biomass, total plant biomass, flower biomass, stem biomass, leaf biomass, root to shoot ratio, reproductive ratio, stem to total biomass ratio, leaf to total biomass ratio, shoot to total biomass ratio and root to total biomass ratio, respectively, similarly for the following.

表 3 短命植物小车前形态特征间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among morphological traits of the ephemeral species *Plantago minuta*

参数 Parameter	FN	D	H	LN	RL	C
D	0.860**					
H	0.573**	0.672**				
LN	0.767**	0.742**	0.573**			
RL	0.593**	0.565**	0.282	0.264		
C	0.859**	0.989**	0.656**	0.714**	0.567**	
V	0.823**	0.944**	0.791**	0.689**	0.520**	0.966**

注: ** 表示极显著($P < 0.01$)相关。下同。

Note: ** indicates significant correlation at the 0.01 level, similarly for the following.

表 4 短命植物小车前形态特征间的异速比例指数及等比例检验

Table 4 Allometric scaling exponent and isometric test among morphological traits of the ephemeral species *Plantago minuta*

X	Y	异速比例指数 Allometric scaling exponent (a)				等比例检验 Isometric test	
		R^2	P	a	95%置信区间 95% CI	F	P
H	FN	0.359	0.000	1.556	1.147—2.111	9.121	0.005
	D	0.488	0.000	1.199	0.912—1.576	1.821	0.188
	LN	0.414	0.000	1.415	1.056—1.895	5.991	0.021
	RL	0.070	0.157	—	—	—	—
	C	0.481	0.000	2.407	1.828—3.171	53.477	0.000
	V	0.703	0.000	3.183	2.582—3.925	194.03	0.000
D	FN	0.760	0.000	1.298	1.075—1.567	8.109	0.008
	LN	0.597	0.000	1.180	0.925—1.505	1.922	0.177
	RL	0.295	0.002	0.950	0.690—1.307	0.106	0.748
	C	0.996	0.000	2.008	1.996—2.020	6 754.8	0.000
	V	0.952	0.000	2.655	2.439—2.890	754.28	0.000
RL	FN	0.350	0.001	1.367	1.005—1.858	4.337	0.047
	LN	0.047	0.250	—	—	—	—
	C	0.297	0.002	2.114	1.536—2.909	26.794	0.000
	V	0.245	0.005	2.795	2.009—3.889	55.102	0.000

2.3 形态特征与生物量间的异速比例关系

小车前7个形态指标与构件生物量间均表现出极显著正相关($P < 0.01$),其中以花序数与各生物量间

的相关系数为高(表5)。形态指标与生物量分配比例之间相关性较弱,其中根冠比与叶片数之间,茎生物量比例与冠幅直径、根长、冠幅面积和体积之间,叶生物

表5 短命植物小车前形态特征与生物量间的相关系数

Table 5 Correlation coefficients between morphological traits and biomass of the ephemeral species *Plantago minuta*

构件生物量 Modular biomass	形态指标 Morphological trait						
	FN	D	H	LN	RL	C	V
AGB	0.952**	0.904**	0.633**	0.784**	0.647**	0.904**	0.878**
BGB	0.874**	0.882**	0.577**	0.670**	0.747**	0.882**	0.844**
TB	0.918**	0.879**	0.583**	0.738**	0.708**	0.881**	0.846**
FB	0.920**	0.868**	0.579**	0.748**	0.689**	0.870**	0.837**
SB	0.907**	0.779**	0.652**	0.834**	0.459**	0.759**	0.760**
LB	0.950**	0.919**	0.671**	0.785**	0.575**	0.920**	0.901**
R/S	-0.223	-0.103	-0.186	-0.395*	0.335	-0.110	-0.141
RR	0.348	0.344	0.117	0.301	0.488**	0.327	0.269
SB/T	-0.315	-0.517**	-0.237	-0.174	-0.540**	-0.493**	-0.419*
L/T	-0.156	-0.138	0.053	-0.073	-0.512**	-0.125	-0.072
S/T	0.219	0.094	0.180	0.385*	-0.339	0.101	0.132
R/T	-0.219	-0.094	-0.180	-0.385*	0.339	-0.101	-0.132

注: * 表示显著($P < 0.05$)相关。下同。

Note: * indicates significant correlation at the 0.05 level, similarly for the following.

表6 短命植物小车前形态特征与生物量间的异速比例指数及等比例检验

Table 6 Allometric scaling exponent and isometric test between morphological traits and biomass of the ephemeral species *Plantago minuta*

X	Y	异速比例指数 Allometric scaling exponent (a)				等比例检验 Isometric test	
		R^2	P	a	95%置信区间 95% CI	F	P
AGB	FN	0.842	0.000	0.537	0.461-0.626	77.623	0.000
	D	0.902	0.000	0.414	0.367-0.467	284.950	0.000
	H	0.496	0.000	0.345	0.263-0.453	90.417	0.000
	LN	0.695	0.000	0.489	0.395-0.604	55.670	0.000
	RL	0.327	0.001	0.393	0.288-0.537	48.092	0.000
	C	0.902	0.000	0.831	0.737-0.938	9.870	0.004
	V	0.883	0.000	1.099	0.963-1.225	2.137	0.155
BGB	FN	0.745	0.000	0.535	0.440-0.649	48.916	0.000
	D	0.860	0.000	0.412	0.357-0.476	203.220	0.000
	H	0.421	0.000	0.344	0.257-0.459	79.663	0.000
	LN	0.519	0.000	0.486	0.373-0.634	35.946	0.000
	RL	0.462	0.000	0.391	0.296-0.518	60.957	0.000
	C	0.859	0.000	0.827	0.715-0.956	7.255	0.012
	V	0.818	0.000	1.093	0.928-1.289	1.235	0.276
TB	FN	0.793	0.000	0.508	0.426-0.605	72.519	0.000
	D	0.872	0.000	0.391	0.341-0.449	256.290	0.000
	H	0.440	0.000	0.326	0.245-0.434	93.837	0.000
	LN	0.617	0.000	0.462	0.364-0.585	53.230	0.000
	RL	0.410	0.000	0.371	0.277-0.498	63.947	0.000
	C	0.873	0.000	0.785	0.684-0.901	13.132	0.001
	V	0.837	0.000	1.038	0.888-1.213	0.240	0.628

量比例与根长之间及根生物量比例与叶片数之间均为显著负相关,而繁殖分配比例与根长之间为显著正相关($P < 0.05$)。所有形态指标与生物量间均具有显著的异速比例关系($P < 0.01$) (表 6)。除植物体积与地上生物量($a = 1.099$)、地下生物量($a = 1.093$)及总生物量($a = 1.038$)间为等比例关系外,其余均呈 $a < 1$ (a 介于 $0.326 \sim 0.831$) 的异速比例关系,表明小车前形态指标(体积除外)的增长趋势远低于生物量。

2.4 构件生物量间的异速比例关系

所有构件生物量间均有极显著相关性 ($P < 0.01$),相关系数在 $0.775 \sim 0.998$ (表 7)。根冠比、地上生物量比例及地下生物量比例与构件生物量间均没有

显著相关性 ($P > 0.05$),即这些构件的生物量分配比例不随个体大小的变化而变化。繁殖分配比例随植物个体增大显著增高 ($P < 0.05$),而叶片生物量比例和茎生物量比例呈相反趋势,即随个体增大而显著降低 ($P < 0.05$),体现了个体大小依赖的特征。构件生物量之间均具有极显著的异速比例关系 ($P < 0.01$),其中绝大部分为等比例关系(表 8),表明不同构件间具有相同的生物量分配速率(增长速率)。不同的是,花序生物量与叶片生物量间呈 $a > 1$ ($a = 1.136$) 的异速比例关系,表明繁殖生物量分配速率显著高于叶片生物量分配速率。

表 7 短命植物小车前生物量指标间的相关系数

Table 7 Correlation coefficients among biomass indices of the ephemeral species *Plantago minuta*

参数 Parameter	AGB	BGB	TB	FB	SB	LB	R/S	RR	ST/T	L/T	S/T
BGB	0.939**										
TB	0.985**	0.967**									
FB	0.986**	0.947**	0.998**								
SB	0.903**	0.775**	0.846**	0.855**							
LB	0.976**	0.897**	0.929**	0.927**	0.907**						
R/S	-0.192	0.106	-0.090	-0.142	-0.347	-0.233					
RR	0.477**	0.482**	0.581**	0.601**	0.286	0.301	-0.068				
ST/T	-0.432*	-0.528**	-0.492**	-0.476**	-0.108	-0.387*	-0.281	-0.562**			
L/T	-0.273	-0.395*	-0.419*	-0.421*	-0.101	-0.072	-0.327	-0.875**	0.395*		
S/T	0.186	-0.115	0.083	0.135	0.347	0.227	-0.999**	0.058	0.296	0.333	
R/T	-0.186	0.115	-0.083	-0.135	-0.347	-0.227	0.999**	-0.058	-0.296	-0.333	-1.000

表 8 短命植物小车前生物量指标间的异速比例指数及等速检验

Table 8 Allometric scaling exponent and isometric test among biomass indices of the ephemeral species *Plantago minuta*

X	Y	异速比例指数 Allometric scaling exponent (a)				等比例检验 Isometric test	
		R^2	P	a	95%置信区间 95% CI	F	P
AGB	BGB	0.916	0.000	1.005	0.899—1.124	0.009	0.926
	FB	0.918	0.000	1.082	0.969—1.209	2.123	0.156
BGB	SB	0.672	0.000	0.913	0.733—1.138	0.706	0.408
	LB	0.873	0.000	0.953	0.830—1.093	0.520	0.477
SB	FB	0.722	0.000	1.185	0.968—1.451	2.933	0.098
	LB	0.820	0.000	1.043	0.886—1.229	0.278	0.602
LB	FB	0.902	0.000	1.136	1.007—1.282	4.671	0.039

3 讨论与结论

小车前形态特征之间及其与构件生物量之间多具有显著的相关性和异速比例关系,体现了植物构件之间的协同生长关系。生物量分配是植物构件之间资源分配的核心,生物量分配在不同生活型物种之间差异显著^[2,7]。研究发现,准噶尔荒漠 7 种早春短命植物地下生物量仅占总生物量的 5.72%~19.43%,根冠比仅为 0.064 7~0.169 6^[16]。科尔沁沙地 70 种草本植物中有 52 种植物的根冠比 <0.5 ,且多数为一年生草本^[19]。本研究中,小车前地下生物量比例为 13.5%,根冠比为 0.157,与上述 7 种短命植物和多数一年生草本植物相同,但远低于本地地区的 6 种类短命植物(R/S 为 0.355~3.066)^[6]。繁殖体(包括种子和附属结构)是植物种群延续和拓展空间的重要载体^[24]。小车前繁殖体分配比例占总生物量的 44.2%,与已知本地短命植物繁殖分配比例相似(50%左右)^[16]。相比之下,类短命植物繁殖分配因种而异,波动较大;繁殖分配比例最大的是棱叶韭(*Allium caeruleum*, 64.9%),其次为伊犁郁金香(*Tulipa iliensis*, 49.6%)和小山蒜(*A. pallasii*, 43.3%),最小的是细叶鸦葱(*Scorzonera pusilla*, 11.1%),而黑鳞顶冰花(*Gagea nigra*, 26.1%)和粗柄独尾草(*Eremurus inderiensis*, 25.1%)几近相等^[6]。短命植物相对稳定和均衡的生物量分配策略既保证了繁殖的最大化,又使营养分配与繁殖分配达到平衡,是植物对荒漠环境长期适应进化的体现^[20]。与类短命植物相比,二者虽然生境相同,但短命植物的生存策略是在有限的生命周期内将所获大部分同化产物用于地上营养生长和繁殖,而类短命植物则是除在地上产生种子外还将较多的生物量分配到地下,实现地上短生、地下多年生的策略,体现了二者不同的响应和适应机制^[18,20-21]。

植物的资源分配是一个个体大小依赖的过程^[5],即草本植物繁殖分配多与个体大小有关,具有个体发育漂变现象。如,5 种毛茛科植物^[25]、3 种风毛菊属植物繁殖分配随个体增大而显著下降^[26],而类短命植物新疆郁金香(*T. sinkiangensi*)^[27]、粗柄独尾草、黑鳞顶冰花、细叶鸦葱和小山蒜^[6]的繁殖分配随个体增大均显著增大,表现出相反趋势。但垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的繁殖分配比例与个体大小间没有明显

的相关性,繁殖分配比例较为稳定^[28]。在本研究中,小车前繁殖分配与个体大小呈显著正相关,表明其繁殖分配也存在个体发育漂变现象^[29]。小车前叶片生物量分配比例与个体大小呈显著负相关,且与繁殖分配比例呈极显著负相关,二者为此消彼长的关系,是个体大小依赖下资源均衡分配的体现。

异速比例关系定量描述了植物生长和资源分配之间的关系,揭示资源分配的大小依赖模式^[10]。植物在响应自然选择压力和自身发育限制时进化出了诸多异速比例模式,可以反映出不同自然选择压力下或不同环境压力下植物的生活史策略差异,如种子大小和数目、生长率、繁殖时间、竞争能力、胁迫耐受等等^[5,8,30]。植物能否取得最大繁殖生长和适合度的关键是如何将从外界环境中获得的有限资源在不同器官之间进行优化配置^[17]。尽管不同植物物种在不同生长阶段生物量在不同器官之间的分配比例表现出极大多样性^[31],但诸多研究表明,不同物种间及同物种在不同生长环境中存在一个相对普遍的生物量分配模式^[4,9-10,12]。

依据理论预测,全球木本植物地上、地下生物量间均为等比例关系,但其它生物学特征与构件生物量之间多为异速比例关系,如代谢速率(3/4)、导管数目(3/4)、叶片数目(3/4)、导管总长度(1/4)、个体长度(1/4)等^[5]。本研究发现,短命植物小车前器官生物量间基本为等比例关系,完全符合对木本植物的理论预测。形态特征(体积除外)与生物量间呈 0.326~0.831 的异速生长规律,其中叶片数与生物量呈 1/2 异速比例关系,株高与生物量呈 1/3 异速比例关系,与理论预测值不完全符合。除此之外,小车前体积与地上、地下及总生物量均呈等比例关系,表明随着生物量增加,植物生长所需空间资源等速增大。这表明同一植株不同器官之间存在不同的异速比例关系。

总之,小车前形态指标、构件生物量及二者之间多具有显著的相关性,体现了植物体构件协同生长的关系。同时,上述构件属性特征间多具有显著的异速比例关系,其中构件生物量间多为等比例关系,形态指标间多为指数 >1 的异速比例关系,而形态特征与生物量间多为指数 <1 的异速比例关系。这些不同构件属性特征间异质性的异速比例关系体现了小车前不同构件对外在环境和内在发育规律的差异性响应和适应。

参考文献 References:

- [1] 张文辉,李红,李景侠,卢志军,刘国彬.秦岭独叶草种群个体和构件生物量动态研究.应用生态学报,2003,14(4):530-534.

- Zhang W H, Li H, Li J X, Lu Z J, Liu G B. Individual and modular biomass dynamics of *Kingdonia uniflora* population in Qinling Mountain, Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(4): 530-534. (in Chinese)
- [2] 邱天. 松嫩平原芦苇的生物学和生态学特征. 草业科学, 2014, 32(2): 300-305.
Qiu T. Biological and ecological characterization of *Phragmites australis* in Songnen Prairie, Pratacultural Science, 2014, 32(2): 300-305. (in Chinese)
- [3] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science, 1997, 276: 122-126.
- [4] Niklas K J. Plant allometry: Is there a grand unifying theory? Biological Reviews, 2004, 79(4): 871-889.
- [5] 程栋梁. 植物生物量分配模式与生长速率的相关规律研究. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2007.
Cheng D L. Plant allometric study of biomass allocation pattern and biomass production rates, PhD Thesis, Lanzhou: Lanzhou University, 2007. (in Chinese)
- [6] 陶冶, 张元明. 准噶尔荒漠 6 种短命植物生物量分配与异速生长关系. 草业学报, 2014, 23(2): 38-48.
Tao Y, Zhang Y M. Biomass allocation patterns and allometric relationships of six ephemeroïd species in Junggar Basin, China. Acta Prataculturæ Sinica, 2014, 23(2): 38-48. (in Chinese)
- [7] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 骆永明, 王红梅. 科尔沁沙地 70 种草本植物个体和构件生物量比较研究. 干旱区研究, 2009, 26(2): 200-205.
Li X H, Li X L, Jiang D M, Luo Y H, Wang H M. A comparative study of the individual biomass and modular biomass of 70 herbaceous species found in the Horqin Sandy Land. Arid Zone Research, 2009, 26(2): 200-205. (in Chinese)
- [8] 李涛. 荒漠植物异速生长指数及其空间格局适应降雨梯度变化的规律与机制研究. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2010.
Li T. Response mechanism of desert plant allometric exponents and spatial patterns to a precipitation gradient, PhD Thesis, Lanzhou: Lanzhou University, 2010. (in Chinese)
- [9] 韩文轩, 方精云. 幂指数异速生长机制模型综述. 植物生态学报, 2008, 32(4): 951-960.
Han W X, Fang J Y. Review on the mechanism models of allometric scaling laws: $3/4$ vs. $2/3$ power. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008, 32(4): 951-960. (in Chinese)
- [10] 程栋梁, 钟全林, 林茂兹, 金美芳, 钱瑞芳. 植物代谢速率与个体生物量关系研究进展. 生态学报, 2011, 31(8): 2312-2320.
Cheng D L, Zhong Q L, Lin M Z, Jin M F, Qian R F. The advance of allometric studies on plant metabolic rates and biomass. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(8): 2312-2320. (in Chinese)
- [11] van Noordwijk M, Mulia R. Functional branch analysis as tool for fractal scaling above- and belowground trees for their additive and non-additive properties. Ecological Modelling, 2002, 149(1-2): 41-51.
- [12] Makarieva A M, Gorshkov V G, Li B L. Body size, energy consumption and allometric scaling: A new dimension in the diversity-stability debate. Ecological Complexity, 2004, 1: 139-175.
- [13] 姚婧, 李颖, 魏丽萍, 蒋思思, 杨松, 侯继华. 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化. 生态学报, 2013, 33(13): 3907-3915.
Yao J, Li Y, Wei L P, Jiang S S, Yang S, Hou J H. Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(13): 3907-3915. (in Chinese)
- [14] Niklas K J, Cobb E D, Niinemets, Reich P B, Sellin A, Shipley B, Wright I J. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(21): 8891-8896.
- [15] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. 植物生态学报, 2011, 35(7): 687-698.
Zhu J D, Meng T T, Ni J, Su H X, Xie Z Q, Zhang S R, Zheng Y R, Xiao C W. Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(7): 687-698. (in Chinese)
- [16] 邱娟, 谭敦炎, 樊大勇. 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点. 植物生态学报, 2007, 31(5): 883-891.
Qiu J, Tan D Y, Fan D Y. Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the Junggar Desert. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(5): 883-891. (in Chinese)
- [17] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants different levels of light, CO₂, nutrients and

- water: A quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27: 595-607.
- [18] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. *干旱区研究*, 1994, 11(3): 1-26.
Mao Z M, Zhang D M. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. *Arid Zone Research*, 1994, 11(3): 1-26. (in Chinese)
- [19] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. *生态学报*, 2002, 22(11): 1923-1932.
Zhang L Y, Chen C D. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut sandy desert. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1923-1932. (in Chinese)
- [20] 袁素芬, 唐海萍. 短命植物生理生态特性对生境的适应性研究进展. *草业学报*, 2010, 19(1): 240-247.
Yuan S F, Tang H P. Research advances in the eco-physiological characteristics of ephemerals adaptation to habitats. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(1): 240-247. (in Chinese)
- [21] 任珺, 陶玲. 新疆北部短命植物的特征分析. *草业科学*, 2005, 22(5): 19-24.
Ren J, Tao L. Characterization of ephemeral plants in northern region of Xinjiang. *Pratacultural Science*, 2005, 22(5): 19-24. (in Chinese)
- [22] 谢然, 陶冶, 常顺利. 四种一年生荒漠植物构件形态与生物量间的异速生长关系. *生态学杂志*, 2015, 34(3): 648-655.
Xie R, Tao Y, Chang S L. Allometric relationship between modular morphology and biomass of four annuals in the Gurbantunggut desert, China. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(3): 648-655. (in Chinese)
- [23] Falster D S, Warton D I, Wright I J. SMATR: Standardized major axis tests and routines (Version 2.0). <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>, 2006.
- [24] 刘文胜, 齐丹卉. 紫花针茅生殖器官形态的变异及其与环境因子的关系. *草业科学*, 2015, 32(6): 942-951.
Liu W S, Qi D H. Variations of reproductive organs morphology of *Stipa purpurea* and relationship with climate on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Pratacultural Science*, 2015, 32(6): 942-951. (in Chinese)
- [25] 赵志刚, 杜国祯, 任青吉. 5种毛茛科植物个体大小依赖的繁殖分配和性分配. *植物生态学报*, 2004, 28(1): 9-16.
Zhao Z G, Du G Z, Ren Q J. Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(1): 9-16. (in Chinese)
- [26] 王一峰, 刘启茜, 裴泽宇, 李海燕. 青藏高原3种风毛菊属植物的繁殖分配与海拔高度的相关性. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 39-46.
Wang Y F, Liu Q Q, Pei Z Y, Li H Y. Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 39-46. (in Chinese)
- [27] 艾沙江·阿不都沙拉木, 谭敦炎, 吾买尔夏提·塔汉. 新疆郁金香营养生长、个体大小和开花次序对繁殖分配的影响. *生物多样性*, 2012, 20(3): 391-399.
Aysajan A, Tan D Y, Omarxat T. Effects of vegetative growth, plant size and flowering order on sexual reproduction allocation of *Tulipa sinkiangensis*. *Biodiversity Science*, 2012, 20(3): 391-399. (in Chinese)
- [28] 杜国祯, 孙国钧, 王兮之, 刘振恒. 垂穗披碱草个体大小依赖的繁殖分配与种群密度的关系. *草业学报*, 1999, 8(2): 26-33.
Du G Z, Sun G J, Wang X Z, Liu Z H. The relationship between size-dependent reproduction and population density of *Elymus nutans*. *Acta Prataculturae Sinica*, 1999, 8(2): 26-33. (in Chinese)
- [29] Xie J, Tang L, Wang Z, Xu G, Li Y. Distinguishing the biomass allocation variance resulting from ontogenetic drift or acclimation to soil texture. *PLoS One*, 2012, 7(7): e41502. doi:10.1371/journal.pone.0041502.
- [30] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Gamler E. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 2007, 116: 882-892.
- [31] West-Eberhard M J. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press, 2003.

(责任编辑 武艳培)