

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2016.03.013

低海拔常绿杜鹃小枝繁殖分配 与异速生长关系研究^①

张艳茹, 陈红, 王海洋

西南大学园艺园林学院, 重庆 400716

摘要: 对重庆及其周边地区低海拔的 21 种常绿杜鹃小枝繁殖分配与异速生长关系进行了研究. 结果表明: ① 小枝叶片大小对小枝总果实干质量的影响达到极显著, 对种子千粒质量的影响显著, 总叶片干质量及总叶面积与总果实干质量的 SMA 斜率分别为 1.366 和 1.480, 总叶片干质量及总叶面积与种子千粒质量的 SMA 斜率分别为 0.458 和 0.495, 支持叶大小-果实大小及叶大小-种子大小为异速生长关系的相关研究结论; ② 常绿杜鹃小枝繁殖投入及种子千粒质量随小枝营养投入的增加不成比例的增加, 表明营养-繁殖间存在权衡关系, 其中果实干质量的增加速率比种子千粒质量更显著.

关键词: 异速生长; 小枝; 繁殖分配; 常绿杜鹃

中图分类号: Q948.12

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2016)03-0077-06

繁殖分配模式是植物生活史理论研究的重要内容之一, 植物的繁殖分配不仅受环境因素的影响, 还与个体大小等因素有关^[1]. 为获取生存、生长以及繁殖所需的必要资源, 植物会以构件生物量分配的方式对生境中的异质资源做出反应^[2]. 资源利用假说认为, 在特定条件下, 植物生长与繁殖的平衡是通过营养构件与繁殖构件的资源调控来实现的^[3]. 当年生枝条含有的次生导管较少, 且养分、水分等含量不稳定, 是植物分枝系统中最具有活力的部分, 在植物生理学上是相对独立的单位, 叶片及果实基本都生长在这些小枝上, 因此分析小枝内部的资源分配规律是植物生活史对策研究的重要内容之一^[4-5].

植物不同构件间的生长关系为异速生长关系是普遍承认的生长规律^[6-7]. 等速或异速生长是植物体在特定生境下所采取的生态对策方式, 反映了植物体各性状间的相关程度^[8]. 植物各构件中, 叶片是最重要的物质生产器官, 茎是物质输送器官, 繁殖器官则是生命得以延续的基础. 植物器官之间存在一定的关联性, 并不是独立进化的, 各构件生长之间存在权衡关系^[9]. ACKERLY 等人曾指出小枝茎直径的增加会导致小枝上总果实生物量的增加, 二者之间呈异速增长, 此外当年生枝条茎与叶的大小也呈异速生长关系^[10-11]. 由于叶大小与果实大小均与小枝大小相关, 因此可以推测同一小枝所支持的叶与果的生长具有相关性, 具有较大叶片的物种, 其果实产量可能更多. 此外, 植物种子大小通常与果实大小呈正相关生长^[12], 种子大小可能随小枝叶片的增加而增加. 常绿植物生活史对策是其对生境资源匮乏的一种适应, 与落叶物种相比, 常绿植物叶片寿命较长, 因此其养分利用效率比落叶物种高^[13], 据此可以推测常绿植物同化产物

① 收稿日期: 2015-04-16

基金项目: 重庆市科委应用开发计划项目资助(catc2014yykfA90001); 重庆市林木种苗站林木良种科技项目资助.

作者简介: 张艳茹(1989-), 女, 陕西西安人, 硕士研究生, 主要从事园林植物资源的评价与利用.

通信作者: 王海洋, 教授, 硕士研究生导师.

分配到营养器官与繁殖器官的速率不同,资源可以更多的投入到繁殖器官中,繁殖器官的增长速度可能大于营养器官的增长速度,进而种子的生长速率较营养器官的高。

本研究以重庆及其周边地区低海拔的 21 种常绿杜鹃为研究对象,通过对其小枝上繁殖分配模式及营养生长与繁殖生长权衡的研究,确定低海拔常绿杜鹃小枝繁殖分配格局,探讨其生态适应对策及意义。

1 材料与方法

1.1 研究材料

本研究的材料为重庆及其周边地区中低山杜鹃属植物常见的 21 个种,采自神农架、毕节、武隆、南川等地,海拔分布范围为 500~4 000 m,其生活型、生长型见表 1。

表 1 研究物种及其生活史

物 种	生活型	生长型	物 种	生活型	生长型
麻花杜鹃	E	T	粗脉杜鹃	E	T
银叶杜鹃	E	T	喇叭杜鹃	E	T
粉红杜鹃	E	T	金山杜鹃	E	T
迷人杜鹃	E	S	美容杜鹃	E	T
马缨杜鹃	E	S	阔柄杜鹃	E	S
露珠杜鹃	E	S	树枫杜鹃	E	S
大白杜鹃	E	S	长蕊杜鹃	E	T
亮毛杜鹃	E	S	腺萼马银花	E	S
耳叶杜鹃	E	T	四川杜鹃	E	S
毛肋杜鹃	E	S	云锦杜鹃	E	S
峨马杜鹃	E	S			

注: E 表示常绿; T 表示乔木; S 表示灌木。

1.2 小枝取样与测量

本研究定义“小枝”为一年至两年生并着生有成熟果实的枝条. 本文中的小枝包括茎和其上所支持的叶及果. 叶包含叶片和叶柄; 果包含果实和果柄。

2014 年 9 月—12 月,于各物种果熟期,对每个所研究的物种随机选取 3 个个体,且在植物外冠层对每个个体随机剪取没有明显叶面积及果实损失的 4 个小枝,用自封袋带回实验室测量. 以小枝为单位,记录其上所有的叶数量、果数量,并用游标卡尺测茎长与直径,用 YMJ 型叶面积测定仪测每片叶片的面积. 待样品经自然风干至恒质量后,用电子天平(万分之一克)称质量,分别称量茎、叶片、叶柄、果实、果柄、种子干质量。

1.3 数据分析

在数据分析前,对每个小枝各功能特征数据进行个体内算数平均,然后进行种内算数平均,各干质量指标均用平均值的形式给出(表 2),之后对各物种平均值进行对数转换(以 10 为底),使之符合正态分布. 小枝不同功能特征间关系的研究用方程 $y = bx^a$, 线性转化为 $\log(y) = \log(b) + a \log(x)$, 其中, x 和 y 分别代表任意两个功能特征, a 表示两个属性关系的斜率, b 为截距,当 $a = 1$ 时,二者则为等速生长;当 $a \neq 1$ 时为异速生长, b 值不影响相关关系的形式^[9]. 运用软件(S)MATR Version 2.0,采用标准化主轴估计(Standardized major axis estimation, SMA)的方法进行参数估计^[14],所有图均在 Excel 2003 中完成。

表 2 21 种野生杜鹃属植物果熟期小枝各构件干质量

物种	小枝茎干质量/ g	总叶面积/ mm ²	总叶片干质量/ g	总叶柄干质量/ g	总果实干质量/ g	总果柄干质量/ g	总果皮干质量/ g	种子千粒质量/ g
麻花杜鹃	0.391±0.258	125.75±7.45	2.541±0.878	0.211±0.012	9.720±3.919	0.668±0.121	8.972±4.087	0.122±0.022
迷人杜鹃	0.501±0.210	174.73±29.04	3.586±0.633	0.273±0.057	5.308±2.545	0.288±0.045	5.597±2.095	0.150±0.035
马缨杜鹃	0.209±0.018	54.30±3.17	1.416±0.367	0.111±0.027	5.285±2.193	0.253±0.046	4.603±1.836	0.094±0.022
耳叶杜鹃	0.808±0.179	439.01±63.37	5.273±0.921	0.510±0.031	3.998±1.521	0.537±0.060	3.569±1.311	0.130±0.034
银叶杜鹃	0.149±0.035	38.15±3.84	0.985±0.085	0.067±0.012	1.516±0.480	0.174±0.028	1.371±0.465	0.145±0.030
峨马杜鹃	0.127±0.036	44.91±12.87	0.957±0.185	0.085±0.015	1.169±0.158	0.102±0.018	0.956±0.148	0.148±0.025
金山杜鹃	0.135±0.045	36.78±10.35	0.771±0.252	0.057±0.021	2.016±0.796	0.205±0.048	1.375±1.338	0.091±0.016
露珠杜鹃	0.420±0.114	174.13±22.38	2.946±0.730	0.218±0.053	5.008±2.195	0.394±0.084	6.719±1.067	0.214±0.011
云锦杜鹃	1.122±0.119	284.66±55.27	5.704±0.396	0.587±0.039	6.141±0.744	0.979±0.074	5.434±0.687	0.253±0.026
大白杜鹃	1.060±0.613	229.15±35.47	5.454±1.187	0.402±0.084	3.844±0.859	0.693±0.162	4.701±3.920	0.153±0.049
美容杜鹃	0.953±0.517	403.87±74.71	6.469±1.956	0.263±0.075	10.541±1.152	2.068±0.122	9.478±0.719	0.133±0.041
毛肋杜鹃	0.069±0.023	26.39±4.62	0.311±0.073	0.012±0.002	0.232±0.035	0.020±0.002	0.149±0.038	0.053±0.005
亮毛杜鹃	0.022±0.007	33.29±6.43	0.286±0.064	0.012±0.001	0.136±0.053	0.015±0.009	0.115±0.039	0.124±0.023
粉红杜鹃	0.223±0.178	107.75±19.89	1.269±0.706	0.169±0.101	2.173±0.226	0.098±0.011	1.896±0.351	0.191±0.021
粗脉杜鹃	0.254±0.142	83.26±7.50	1.811±0.561	0.110±0.025	3.408±1.216	0.161±0.047	3.029±0.681	0.169±0.048
四川杜鹃	0.395±0.175	142.30±38.27	2.717±0.845	0.242±0.083	6.196±1.193	0.617±0.057	5.359±0.192	0.072±0.014
长蕊杜鹃	0.179±0.090	63.56±6.34	0.171±0.436	0.067±0.021	0.792±0.334	0.064±0.022	0.749±0.297	0.126±0.041
腺萼马银花	0.140±0.051	26.24±4.77	0.338±0.038	0.017±0.005	0.178±0.022	0.020±0.002	0.106±0.016	0.057±0.009
喇叭杜鹃	0.154±0.026	173.57±67.01	3.827±0.648	0.281±0.051	5.054±1.050	0.280±0.026	4.531±0.996	0.071±0.008
阔柄杜鹃	1.646±0.076	84.60±6.46	1.915±0.522	0.146±0.011	9.584±1.373	1.150±0.176	6.296±1.748	0.246±0.040
树枫杜鹃	0.148±0.071	35.00±6.99	0.767±0.181	0.038±0.014	0.696±0.185	0.028±0.005	0.418±0.139	0.096±0.014

2 研究结果

2.1 小枝叶片大小与小枝总果实干质量及种子千粒质量的关系

种间分析表明,小枝上总叶片干质量($R^2=0.775$, $p<0.01$;图 1(a))及总叶面积($R^2=0.585$, $p<0.01$;图 1(b))均与总果实干质量呈极显著的正相关关系,总叶片干质量与总果实干质量的 SMA 斜率为 1.366(95% $C_1=1.090\sim 1.713$),显著大于 1.0($p=0.009$);总叶面积与总果实干质量的 SMA 斜率为 1.480(95% $C_1=1.087\sim 2.000$),显著大于 1.0($p=0.014$).结果显示杜鹃属植物小枝总叶片干质量及总叶面积与总果实干质量之间均为极显著的异速生长关系,并且总果实干质量的增长速度大于总叶片干质量及总叶面积的增长速度.

小枝上总叶片干质量($R^2=0.225$, $p<0.05$;图 1(c))及总叶面积($R^2=0.199$, $p<0.05$;图 1(d))均与种子千粒质量呈显著的正相关关系,总叶片干质量与种子千粒质量的 SMA 斜率为 0.458(95% $C_1=0.304\sim 0.691$),显著小于 1.0($p=0.000$);总叶面积与种子千粒质量的 SMA 斜率为 0.495(95% $C_1=0.326\sim 0.751$),显著小于 1.0($p=0.001$).结果显示杜鹃属植物小枝总叶片干质量及总叶面积与种子千粒质量之间均呈显著的异速生长关系,并且种子千粒质量的增长速度小于总叶片干质量及总叶面积的增长速度.

2.2 小枝繁殖分配与营养分配的权衡

在特定的生境下,植物可利用的资源十分有限,因此植物的营养生长与生殖生长相互影响,彼此制约,若分配给繁殖构件的资源增加,则会导致分配到营养构件的资源减少.杜鹃属植物果熟期小枝营养器官(茎、总叶及总果柄)与繁殖器官(总果实)干质量间呈极显著的正相关关系($R^2=0.831$, $p<0.01$,图 2(a)),SMA 斜率为 1.320(95% $C_1=1.087\sim 1.608$),显著大于 1.0($p=0.007$);小枝营养投入(茎、总叶、总果柄及总果皮)干质量与繁殖投入(种子千粒质量)间呈显著的正相关关系($R^2=0.256$, $p<0.05$,图 2(b)),SMA 斜率为 0.390(95% $C_1=0.258\sim 0.577$),显著小于 1.0($p=0.000$).

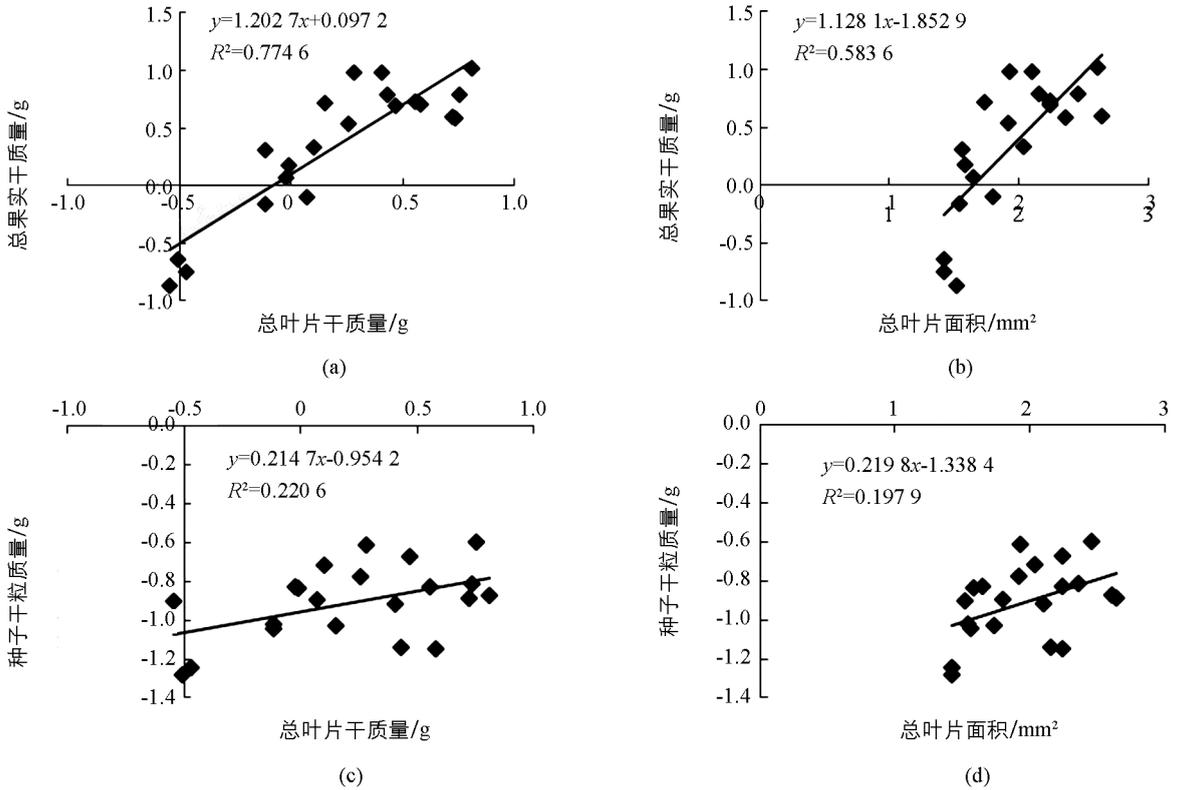


图 1 双对数(以 10 为底)坐标下小枝总叶片干质量及总叶面积与
小枝总果实干质量及种子千粒质量间的 RMA 线性拟合关系

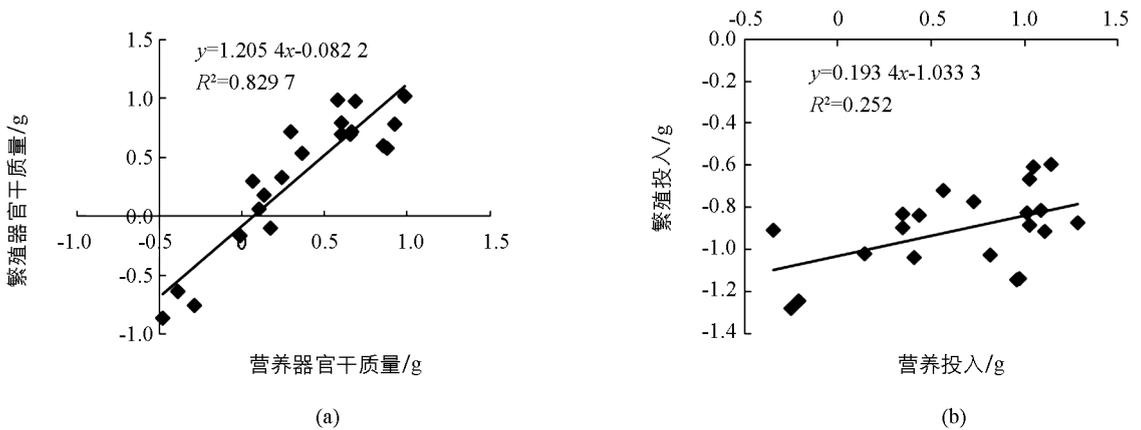


图 2 双对数(以 10 为底)坐标下小枝营养器官干质量与繁殖器官干质量及
营养投入与繁殖投入间的 RMA 线性拟合关系

3 讨论

3.1 小枝叶大小与果实及种子大小的关系

本实验结果验证了“小枝叶大小显著影响总果实干质量与种子千粒质量”的推测, 叶片较大的物种其小枝所产的总果实干质量及种子千粒质量越大. 植物在其整个生活史中, 资源分配对策因物候期不同而变化, 各器官之间存在相关生长关系; 前人研究表明植物各构件资源的分配与植株大小密切相关, 个体大小决定了植物繁殖及种子发育可利用资源的多少^[15]. MIDGLEY 等人认为植物叶与花序大小之间存在异速生长关系^[8-16], 本研究结果显示, 杜鹃属植物小枝总叶片干质量及总叶面积均与总果实干质量之间呈显著的异速生长关系, 叶片大小显著影响果实生物量, 与 CORNELISSEN 的研究结果一致, 即随叶片干质量及叶片总面积的增加, 小枝能不成比例的产生更高的总果实生物量^[17]. 其原因可能是叶片是进行光合作用的主

要器官,叶片越大,光合能力就越强,其产生的同化产物就越多,进而能被繁殖器官(果实及种子)利用的资源也就越多^[18].本研究结果显示小枝总果实干质量较总叶片干质量及总叶面积增加的快,种子千粒质量则呈相反趋势.其原因可能是果实越大,其所需的机械支持也随之增加,从而会影响种子对资源的获取,因此在一定程度上可以推测,较大叶物种并不总具有优势.

3.2 小枝营养分配与繁殖分配间的关系

植物的生殖生长是以营养生长作物质基础,生殖器官发育的好坏与营养器官的生长密切相关^[15].在本研究中,常绿杜鹃小枝营养器官干质量(包括小枝茎、总叶以及果柄)与繁殖投入(总果实)干质量间存在极显著的正相关关系($p < 0.01$),繁殖器官干质量随营养器官干质量的增加而显著增加.若将果实的果皮部分视为小枝的营养投入,则营养投入(包括小枝茎、总叶、果柄及果皮)干质量与种子千粒质量间呈显著的正相关关系($p < 0.05$),种子千粒质量随营养投入的增加而增加.但由于开花结果,植物同化的资源要兼顾营养与生殖器官的生长,因此在植物繁殖期,营养生长会受到一定抑制^[19],本研究结果中营养生长与生殖生长之间呈显著的异速生长关系,即表明二者之间存在权衡关系,与艾沙江阿不都沙拉木、刘左军、钟筱波、李彦连等人的研究结果一致^[19-20].当植物生境条件较为恶劣时,其资源会更多地分配到繁殖器官中,以保证产生足够的种子完成繁殖过程.随海拔的升高,植物生境条件逐渐不利于植物生存,常绿植物在长期进化过程中形成了自己的生存策略,具有较高的资源利用效率和与生境相适应的营养-生殖生长关系,即使同化资源可以更多地投入到繁殖器官中供生殖生长.然而本研究发现,尽管小枝繁殖器官的生长速率大于营养器官的生长速率,其种子千粒质量的增长速度却小于小枝的营养投入(包括小枝茎、总叶、果柄及果皮)干质量,可以看出低海拔常绿杜鹃可能出现了有性繁殖退化现象,其原因目前尚不十分明确,可能与系统进化有关,有待进一步研究.

通过分析结果可得出,常绿杜鹃小枝各构件间存在显著相关生长关系,小枝总叶干质量及总叶面积均与总果干质量及种子千粒质量之间为显著的异速生长关系,小枝的营养生长与生殖生长间也呈异速生长,且二者为权衡关系,与许多研究结果相一致.本研究结果所揭示的这一生物量分配关系对于研究常绿杜鹃各功能特征及其生态适应对策有一定意义.

参考文献:

- [1] 杜国祯,孙国钧,王兮之,等.垂穗披碱草个体大小依赖的繁殖分配与种群密度的关系[J].草业学报,1999,8(2):26-33.
- [2] DEKROON H, HUTCHINGS M J. Morphological Plasticity in Clonal Plants: the Foraging Concept Reconsidered [J]. *Journal of Ecology*, 1995, 83: 143-152.
- [3] 罗长维,李 昆,孙永玉,等.部分砍伐干扰下麻风树繁殖特征的研究[J].西南大学学报(自然科学版),2010,32(12):50-55.
- [4] OSADA N. Crown Development in a Pioneer Tree, *Rhus Trichocarpa*, in Relation to the Structure and Growth of Individual Branches [J]. *New Phytologist*, 2006, 172(4): 667-678.
- [5] 李亚男,杨冬梅,孙书存,等.杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响:异速生长分析[J].植物生态学报,2008,32(5):1175-1183.
- [6] WESTTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [7] SUN S C, JIN D M, SHI P L. The Leaf Size-Twig Size Spectrum of Temperate Woody Species Along an Altitudinal Gradient: an Invariant Allometric Scaling Relationship [J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(1): 97-107.
- [8] MIDGLEY J, BOND W. Leaf Size and Inflorescence Size May be Allometrically Related Traits [J]. *Oecologia*, 1989, 78(3): 427-429.
- [9] 陶 冶,张元明.准噶尔荒漠6种类短命植物生物量分配与异速生长关系[J].草业学报,2014,23(2):38-48.
- [10] ACKERLY D D, DONOGHUE M J. Leaf Size, Sapling Allometry, and Corner's Rules: Phylogeny and Correlated Evolution in Maples (*Acer*) [J]. *American Naturalist*, 1998, 152(6): 767-791.
- [11] 杨冬梅,毛林灿,彭国全.常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究:异速生长分析[J].植物研究,2011,31(4):472-477.

- [12] CHEN H, NIKLAS K J, YANG D M, et al. The Effect of Twig Architecture and Seed Number on Seed Size Variation in Subtropical Woody Species [J]. *New Phytologist*, 2009, 183(4): 1212–1221.
- [13] AERTS R. The Advantages of Being Evergreen [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10(10): 402–407.
- [14] WARTON D I, WRIGHT I J, FALSTER D S, et al. Bivariate Line-Fitting Methods for Allometry [J]. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 2006, 81(2): 259–291.
- [15] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄胄橐 *Ligularia virgaureain* 个体大小依赖的繁殖分配 [J]. *植物生态学学报*, 2002, 26(1): 44–50.
- [16] WRIGHT S I, BARRETT S C H. Size-Dependent Gender Modification in a Hermaphroditic Perennial Herb [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1999, 266(1416): 225–232.
- [17] CORNELISSEN J H C. A Triangular Relationship Between Leaf Size and Seed Size Among Woody Species: Allometry, Ontogeny, Ecology and Taxonomy [J]. *Oecologia*, 1999, 118(2): 248–255.
- [18] 钟筱波. 植物营养生长与生殖生长的对立统一关系 [J]. *植物学通报*, 1984, 19(6): 1–2.
- [19] 李彦连, 张爱民. 植物营养生长与生殖生长辩证关系解析 [J]. *中国园艺文摘*, 2012, 28(): 36–37.
- [20] 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 [J]. *生物多样性*, 2012, 20(3): 391–399.

The Relationships Between Within-Twig Reproductive Allocation and Allometric Scaling in Evergreen *Rhododendron* at Low Altitude

ZHANG Yan-ru, CHEN Hong, WANG Hai-yang

School of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: In the present paper, reproductive allocation and allometric relations of 21 evergreen *Rhododendron* accessions at low altitude in Chongqing and its surrounding areas were studied. The results were as follows. ① Leaf weight and leaf area significantly affected fruit and seed weight, their SMA slope being 1.366 and 1.480, and 0.458 and 0.495, respectively, thus suggesting that they are allometric relations. ② Reproductive allocation and seed weight increased disproportionately with investment in nutrition in evergreen *Rhododendron*, indicating that there are trade-offs between reproductive allocation and vegetative biomass, and fruit dry weight increasing rate is more significant than seed weight.

Key words: allometric scaling; twig; reproductive allocation; evergreen *Rhododendron*

责任编辑 潘春燕

