

DOI: 10.5846/stxb201908231752

郑伟, 范高华, 黄迎新, 王婷, 禹朴家, 王鹤琪. 不同密度猪毛菜形态结构性状及生物量分配策略的异速关系. 生态学报, 2021, 41(7): 2845-2854.
Zheng W, Fan G H, Huang Y X, Wang T, Yu P J, Wang H Q. Allometric relationships between the morphological traits and biomass allocation strategies of *Salsola collina* under different population density. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(7): 2845-2854.

不同密度猪毛菜形态结构性状及生物量分配策略的异速关系

郑 伟¹, 范高华², 黄迎新^{2, *}, 王 婷², 禹朴家^{2, 3}, 王鹤琪²

1 吉林省教育学院, 长春 130022

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林省草地畜牧重点实验室, 长春 130102

3 西南大学地理科学学院, 重庆金佛山喀斯特生态系统野外科学观测研究站, 重庆 400715

摘要:植物的生长特性随环境条件的变化具有可塑性, 而不同的环境因素对植物可塑性的影响也不尽相同。利用异速分析的方法, 通过模拟退化草地恢复过程中猪毛菜 (*Salsola collina*) 的不同种群密度 (16、44、100、400 株/m²), 研究其形态结构性状及生物量分配策略的异速关系在种群密度间的差异。结果表明, 种群密度增大能抑制猪毛菜的生长, 而且对猪毛菜的株高、根长、一级分枝数、二级分枝数、三级分枝数以及总分枝长均产生了极显著的影响, 表明种群密度的变化使得植物的高生长和侧向生长发生了显著变化。种群密度的变化也引起了植物生物量的变化, 其中植物根、茎、叶间的生物关系是一种表观可塑性, 植物的生长策略未发生改变, 只是植物个体大小发生改变引起的生物量分配的变化。植物株高、总分枝长、一级分枝数及繁殖分配的变化, 是由种群密度变化引起的, 植物的适应策略发生了改变, 是真正的可塑性。种群密度改变了植物的繁殖分配策略, 而未改变植物叶的分配策略, 说明当环境发生变化时, 植物调整了其繁殖策略以适应环境因素的改变, 以保证种群的生存繁衍。

关键词:株高; 枝条数; 生物量分配; 异速生长; 猪毛菜

Allometric relationships between the morphological traits and biomass allocation strategies of *Salsola collina* under different population density

ZHENG Wei¹, FAN Gaohua², HUANG Yingxin^{2, *}, WANG Ting², YU Pujia^{2, 3}, WANG Heqi²

1 Educational Institute of Jilin Province, Changchun 130022, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Jilin Provincial Key Laboratory of Grassland Farming, Changchun 130102, China

3 Chongqing jinfo Mountain Field Scientific Observation and Research Station for Karst Ecosystem, School of Geographical Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Plant growth characteristics have plasticity in response to changes of environmental conditions, and different environmental factors have different effects on plant plasticity. The allometric method was used to analyze the morphological-structural traits and biomass allocation strategies by simulating population densities of *S. collina* (16, 44, 100 and 400 plants/m²) during the restoration of degraded grassland. The results showed that the increased population density could inhibit the growth of *S. collina*. population density had significant effects on plant height, root length, primary branch number, second-level branch number, third-level branch number, and total branch length, indicating that population density changes have caused significant changes in vertical and lateral growth of *S. collina*. Population density changes also

基金项目: 中国科学院战略先导专项 (XDA23060405); 国家重点研发计划 (2016YFC0500606); 吉林省科技发展计划 (20190303066SF)

收稿日期: 2019-08-23; **网络出版日期:** 2021-01-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huangyx@iga.ac.cn

influenced on the biomass of plant. The biological relationships between roots, stems, and leaves are an “apparent plasticity”, and the growth strategy has not changed at all, only the variation of biomass allocation were caused by the change of individual plant size. Changes in plant height, total branch length, primary branch number and reproductive biomass allocation were significantly influenced by population density, representing “true” plasticity. The results showed that variation of population density caused the strategy change of the reproductive allocation rather than the leaf allocation, indicating that when environment changes, plant would adjust the reproductive strategy to adapt to surrounding environmental factors, to ensure the survival and reproduction of the population.

Key Words: plant height; branch number; biomass allocation; allometric growth; *Salsola collina*

植物的形态结构特征及生物量分配策略是植物内在的发育过程适应所在环境条件的结果,当植物向各个器官分配其捕获的资源时,除了自身的遗传发育规律外,主要取决于包括生物因素和非生物因素在内的环境因素的变化^[1]。其中,植物响应种群密度所产生的变化一直是生态学领域中的一个重要研究内容^[2]。针对植物响应种群密度在内的环境因素变异所产生的变化这一研究内容,生态学家提出了最优化分配理论,认为植物倾向于将资源分配到能够获得最受限制资源的器官^[3],然而这一理论也受到了挑战^[4-5]。因为最优化分配理论的基础建立在植物生物量的分配是不依赖于个体大小的,但很多研究表明,在实际生长过程中,植物生物量的分配是受个体大小制约的^[6-7]。因此如果只用最优化分配理论分析植物生物量分配的变化规律,则不能分辨植物形态结构性状及生物量分配的变化是由环境因素引起的,还是由个体大小原因导致的;而异速生长理论对解决这一问题具有重大意义^[8-9]。应用异速生长方法分析植物性状的变化,不仅能将个体大小这一因素排除,揭示其真正的影响因素^[10-11],还能够系统地明确种群密度、个体大小以及植物性状之间的内在关系,进而揭示植物性状变化,尤其是生物量分配策略响应种群密度的变化规律。

猪毛菜 (*Salsola collina*) 为一年生草本,在科尔沁地区主要分布在半流动、半固定、固定沙丘和一些环境较好的农田附近,是沙漠化土地恢复后期的一种植物^[2,12-13]。在退化沙地或沙丘的演替过程中,猪毛菜的种群密度变化极为剧烈,但以往的研究主要集中在种子萌发^[14-15]、叶片特性^[16]、光合生理特性^[17-18]及植物多样性^[19]等方面,而有关种群密度变化对猪毛菜形态结构性状及生物量分配策略的影响研究较少,深入系统的研究这部分内容间的关系有助于了解土地恢复机理,对荒漠化的防治具有重要意义。为此,本研究深入探究了种群密度变化对猪毛菜形态结构特征的影响,以及不同种群密度猪毛菜生物量分配策略的异速关系,旨在为退化土地的恢复和荒漠化防治提供一定的理论基础,同时为健全荒漠化生态环境保护政策和制度,改善荒漠化生境,为恢复并留下可持续发展的“绿色银行”提供科学依据和理论参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古通辽市奈曼旗中科院奈曼沙漠化研究站内,地处科尔沁沙地中南部,地理位置 120°19′—121°35′E,42°14′—43°32′N (图 1),平均海拔 360 m,具有多种不同的沙地类型和植被类型,土壤和植被梯度变化十分明显^[2,16]。该区植被为温带半干旱草原植被,由于土地沙漠化严重,大部分地区半干旱草原植被为沙生植被所代替,植物种主要以沙米 (*Agriophyllum squarrosum*)、猪毛菜 (*Salsola collina*)、大果虫实 (*Corispermum elongate*)、糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*)、尖头叶藜 (*Chenopodium acuminatum*)、狗尾草 (*Setaria viridis*) 和委陵菜 (*Potentilla bifurca*) 等为主^[2]。该区属温带半干旱大陆性季风气候,年均温 6.3 °C, ≥10 °C 年积温在 3161.2 °C 以上,无霜期约 150 d。年均降水量 365 mm,其中 70% 主要集中在 6—9 月,年蒸发量 1935.4 mm^[2]。土壤类型为沙质栗钙土,其表层土壤中沙粒和粉粒含量占比为 70%—90%,粘粒占比 10%—20%,土壤有机质含量为 3%—6%,沙土基质分布广泛^[2],风沙活动强烈,年均风速 3.5 m/s。

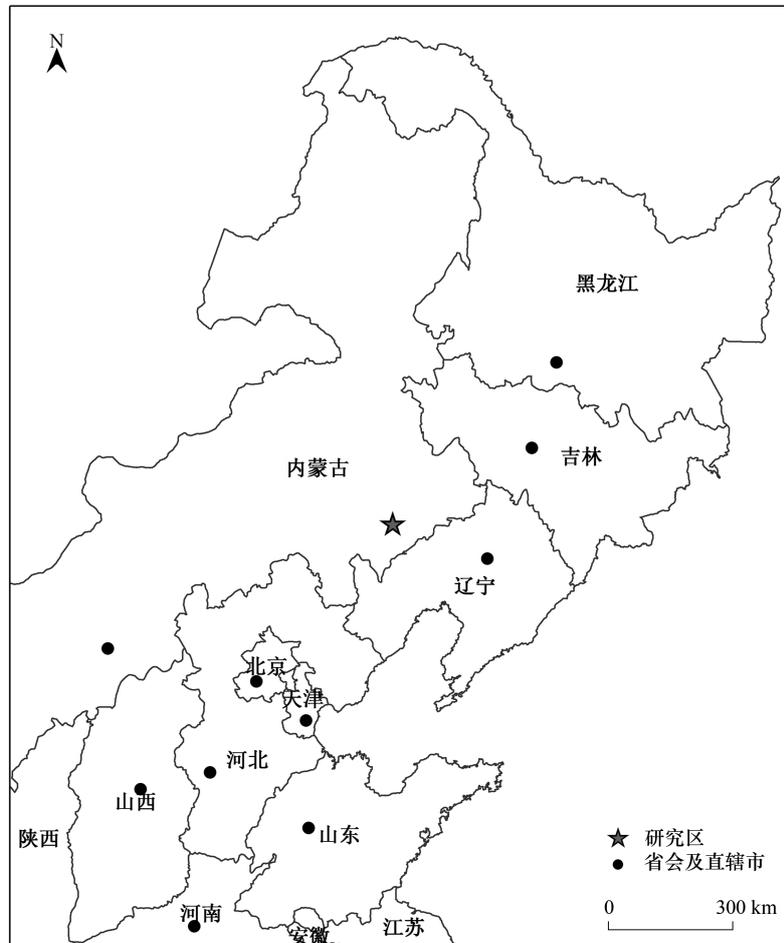


图 1 研究区分布示意图

Fig.1 Distribution of the research area

1.2 研究物种

猪毛菜为一年生草本,高 20—100 cm,茎自基部分枝,枝互生,伸展,茎、枝为绿色,有白色或紫红色条纹,生硬短毛或近于无毛,叶片呈丝状圆柱形,伸展或微弯曲,长约 2—5 cm,宽约 0.5—1.5 mm,生硬短毛,顶端有刺状尖,花序穗状,生枝条上部^[20]。

1.3 试验设计

2008 年 5 月初,在中科院奈曼沙漠化研究站内,选择质地均匀的沙质草地,通过人工撒播种植猪毛菜,根据沙地上猪毛菜自然种群随退化沙地恢复过程中的种群密度变化范围,对猪毛菜进行密度处理,共设置 4 个水平,每个处理水平 4 个重复,共 16 个小区,按照随机区组方式排列,小区面积 (3 m×3 m):1) 16 株/m²(D1, 株距 25 cm);2) 44 株/m²(D2, 株距 15 cm);3) 100 株/m²(D3, 株距 10 cm);4) 400 株/m²(D4, 株距 5 cm)^[2]。在 2 叶期(大约 2 周左右)进行间苗,按照 D1—D4 密度处理定苗。整个生长阶段,除每 3—4 周进行一次人工剔除其他杂草外,无其他人为干扰。

于 2008 年 8 月 31 日进行破坏性取样,每个小区随机取样 10 株,每种处理共计 40 株。用清水将每株猪毛菜的根冲洗干净,以保证获取较为完整的根系,利用尺子测量植物的绝对高度和根长,并测量每个分枝长并计算总分枝长,并将每株植物分成根、茎、叶和繁殖器官(包括花和果)四部分,将植物放置于 80 °C 烘箱内烘干称重,然后测得根、茎、叶、繁殖器官和地上部分等的生物量。

1.4 数据分析

采用 SPSS17.0 软件和 R 软件的 SMATR 包进行数据分析。将数据经 log₁₀ 转换后,进行标准主轴回归,

分析种群密度对猪毛菜形态结构特征和生物量分配的异速关系,主要包括异速指数(斜率)、异速常数(截距)以及个体大小,并比较异速指数与 3/4 或 1 的差异^[21-23];其中采用经典的异速生长方程:

$$Y = \beta X^\alpha \quad (1)$$

进行权衡分析(其中: Y 是某个需要研究的器官属性值, X 是植物个体大小或另一个器官属性值, α 是异速指数,即斜率; β 是异速常数,即 Y 轴截距)。采用减小主轴回归(reduced major axis regression, RMA)拟合经对数转换后的数据,确定异速指数:

$$\alpha_{RMA} = \alpha_{OLS} \times r^{-1} \quad (2)$$

(α_{OLS} 是最小二乘法得到的回归系数; r 是相关系数),以去除变量偏差对回归系数的影响^[24]。

2 结果与分析

2.1 猪毛菜形态结构性状随种群密度的变化趋势及异速关系

猪毛菜的形态结构性状显著受种群密度的影响,其形态结构性状随种群密度的变化表现出相一致的异速关系。随种群密度的增加,株高、根长、一级分枝数、二级分枝数、三级分枝数及总分枝长均呈减少趋势(表 1)。当种群密度按 D1—D4 增加时,株高分别减少 72%、86% 和 14%,根长分别减少 12%、10% 和 13%,一级分枝数分别减少 98%、404% 和 5%;二级分枝数和三级分枝数从 D1 密度增加到 D2 时,二级分枝数减少 903%、三级分枝数减少 1679%,到 D3 和 D4 密度时均为 0,说明随着种群密度的增加,猪毛菜为了顺利完成生活史不再将能量分配到分枝的生长,而更可能倾向于种子的生长和成熟^[2, 21, 25];总分枝长随种群密度的增加分别减少 387%、1077% 和 78%。ANOVA 分析发现,株高、根长、一级分枝数、二级分枝数、三级分枝数及总分枝长均与种群密度间呈极显著负相关($P < 0.001$) (表 1),表明种群密度的增加对猪毛菜株高、根长、分枝数及总分枝长起抑制作用。猪毛菜株高和总分枝长之间的异速指数在 D1—D4 密度时均与 3/4 间差异极显著($P < 0.001$);株高和一级分枝数间的异速指数在 D1 和 D2 密度时与 3/4 间差异不显著($P \geq 0.05$),而在 D3 和 D4 密度时均与 3/4 间差异极显著($P < 0.01$),但在 D1 密度时又与 1 间差异不显著($P = 0.978$)。

表 1 种群密度对猪毛菜形态性状的影响(平均值±标准误)

Table 1 The effect of *S. collina* under different population densities on the morphological traits (mean±SE)

处理 Treatment/ (株/m ²)	株高 Plant height/cm	根长 Root length/cm	一级分枝数 Primary branch number	二级分枝数 Secondary branch number	三级分枝数 Third branch number	总分枝长 Total branch length/cm
16	243.72±13.28	247.44±11.93	20.94±1.09	64.59±8.19	14.41±3.55	1851.78±208.14
44	141.75±6.56	221.81±8.37	10.59±0.82	6.44±2.21	0.81±0.52	380.50±78.31
100	70.97±5.15	201.03±8.69	2.10±0.47	0	0	32.34±8.47
400	72.41±5.68	178.56±12.65	2.00±0.51	0	0	18.19±6.12
<i>F</i>	89.231***	7.697***	128.771***	49.721***	14.184***	55.205***

种群密度间的差异显著性的检验采用 F -检验;*** $P < 0.001$

同时发现,种群密度对猪毛菜株高:总分枝长和株高:一级分枝数的影响相一致。其中,种群密度对株高:总分枝长和株高:一级分枝数的异速指数和个体大小均产生了极显著的影响($P < 0.001$) (图 2,表 2),而异速常数均受种群密度的显著影响($P < 0.05$)。株高:总分枝长和株高:一级分枝数的异速指数均小于 1 (图 2)。在 D3 和 D4 密度时二级分枝数和三级分枝数均为 0,表明种群密度增加到 D3 密度时猪毛菜基于生活史的权衡分配策略,已不再将能量分配到分枝的生长。株高:二级分枝数和株高:三级分枝数在 D1 和 D2 密度时具有极显著的异速关系($P < 0.001$) (表 2)。株高:二级分枝数和株高:三级分枝数的异速指数、异速常数及个体大小均受种群密度极显著的影响($P < 0.001$) (表 2),且异速指数均小于 1。

2.2 猪毛菜生物量分配策略的异速关系在种群密度间的差异

通过对猪毛菜各器官间异速生长的分析,发现根:地上和根:茎生物量间的异速指数及异速常数均不随种

群密度的变化而变化,而种群密度对个体大小却产生了极显著的影响 ($P < 0.001$) (图 3, 表 3)。根:地上和根:茎生物量间的异速指数均小于 1 (图 3)。

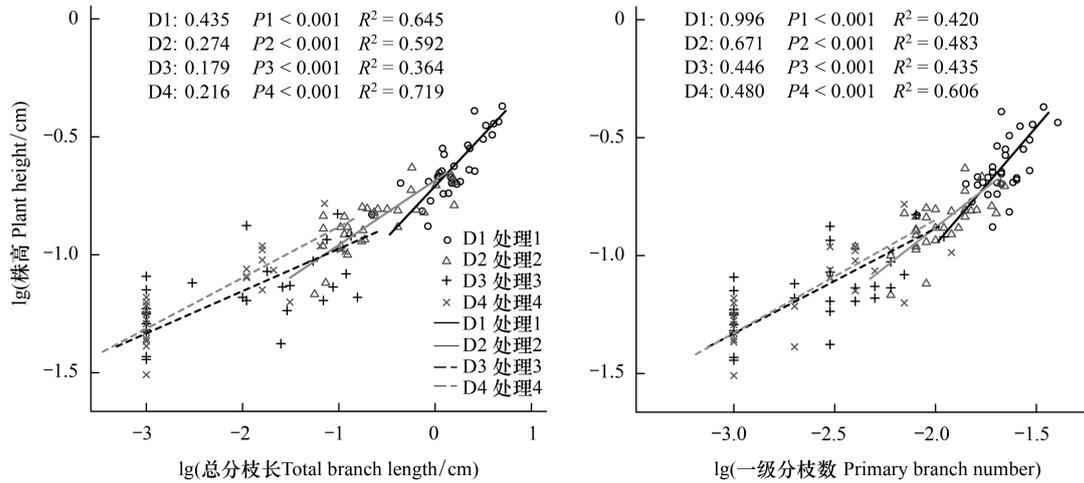


图 2 株高与枝条间的异速关系

Fig.2 The allometric relationships between plant height and branch

图中 16 株/m², D1, 44 株/m², D2, 100 株/m², D3 和 400 株/m², D4 中数值为 R 软件 SMATR 包分析的密度的异速指数,并均在 R 软件中与 1 进行了检验

表 2 猪毛菜形态结构性状间的异速关系在密度间的差异

Table 2 The allometric relationships of *S. collina* under different densities on the morphological traits

性状 Traits	株高/总分枝长 Plant height/total branch length	株高/一级分枝数 Plant height/primary branch number	株高/二级分枝数 Plant height/secondary branch number	株高/三级分枝数 Plant height/third branch number
S1	0.435	0.996	0.402 ($R^2 = 0.646$)	0.184 ($R^2 = 0.235$)
S2	0.274	0.671	0.197 ($R^2 = 0.413$)	0.414 ($R^2 = 0.119$)
S3	0.179	0.446	—	—
S4	0.216	0.480	—	—
P1	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
P2	0.002	0.004	<0.001	<0.001
P3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

S1 表示 16 株/m²(D1)密度下的异速指数;S2 表示 44 株/m²(D2)密度下的异速指数;S3 表示 100 株/m²(D3)密度下的异速指数;S4 表示 400 株/m²(D4)密度下的异速指数;R 软件 SMATR 包分析的密度对异速指数、异速常数和个体大小的影响;P1 表示各个密度处理间异速指数存在差异的显著水平;P2 表示各个密度处理间异速常数存在差异的显著水平;P3 表示个体大小在不同密度间的差异性分析结果

表 3 密度对猪毛菜各器官生物量分配的异速关系

Table 3 The allometric relationships of *S. collina* under different densities on the biomass distribution

性状 Traits	根:地上 Root/ shoot ratio	根:茎 Root/ stem	叶:地上 Leaves aboveground	叶:根 Leaves root	叶:茎 Leaves stem	茎:地上 Stem aboveground	繁殖:地上 Reproductive aboveground	繁殖:根 Reproductive root	繁殖:茎 Reproductive stem	繁殖:叶 Reproductive/ leaves
P1	0.648	0.242	0.891	0.463	0.527	0.077	0.014	0.149	0.061	0.696
P2	0.582	0.183	0.002	0.030	0.033	0.023	0.016	0.240	0.064	0.050
P3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

R 软件 SMATR 包分析的密度对异速指数、异速常数和个体大小的影响;P1 表示各个密度处理间异速指数存在差异的显著水平;P2 表示各个密度处理间异速常数存在差异的显著水平;P3 表示个体大小在不同密度间的差异性分析结果

随种群密度的变化,猪毛菜叶:地上、叶:根及叶:茎生物量间异速指数的差异不显著 ($P > 0.05$) (图 4, 表 3),但种群密度对异速常数的影响显著 ($P < 0.05$),对个体大小产生了极显著的影响 ($P < 0.001$)。除叶:地上

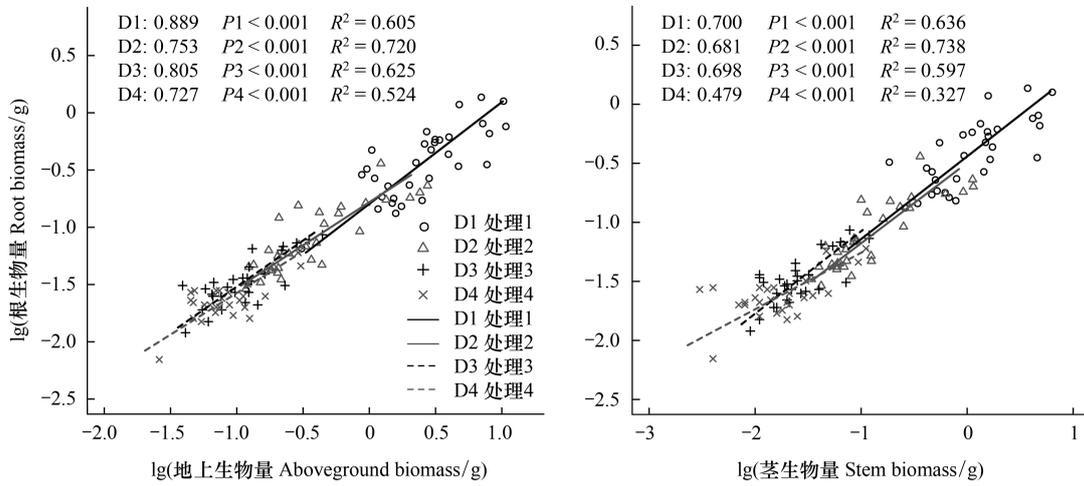


图3 根生物量与其他器官生物量间的异速关系

Fig.3 Theallometric relationships between root biomass and other organ biomass

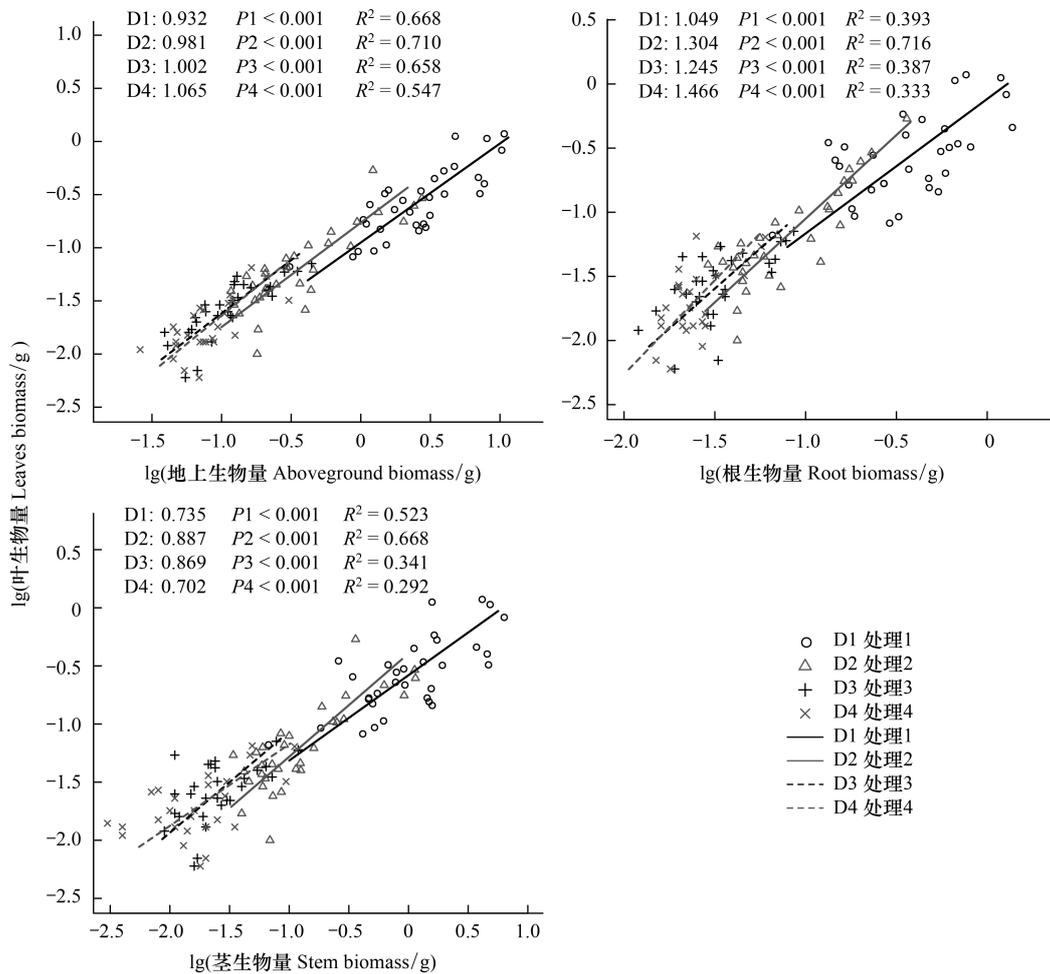


图4 叶生物量与其他器官生物量间的异速关系

Fig.4 Theallometric relationships between leaves biomass and other organ biomass

生物量在 D1 和 D2 密度时的异速指数小于 1 外,其他密度时的异速指数均大于 1 (图 4);叶:根生物量的异速指数均大于 1;叶:茎生物量的异速指数均小于 1。

研究发现,种群密度对猪毛菜茎:地上生物量的异速指数无显著影响 ($P>0.05$) (图 5, 表 3),而对异速常数产生了显著影响 ($P<0.05$),对其个体大小的影响极显著 (表 3, $P_3<0.001$)。茎:地上生物量的异速指数均大于 1 (图 5, P_1, P_2, P_3, P_4 均显著小于 0.001)。

因猪毛菜集中于 8 月中下旬进行繁殖分配,对其种子进行收集并分析了繁殖生物量与其他器官生物量在种群密度间的差异,发现繁殖:地上生物量间的异速指数和异速常数均受种群密度的显著影响 ($P>0.05$) (图 6, 表 3),而繁殖:根、繁殖:茎及繁殖:叶生物量间的异速指数和异速常数均不随种群密度的变化而变化;种群密度对繁殖与其他器官间个体大小均产生了极显著的影响 ($P<0.001$)。繁殖:地上和繁殖:叶生物量间的异速指数除在 D1 密度时的异速指数小于 1 外,其他密度时的异速指数均大于 1 (图 6);繁殖:根生物量间的异速指数均大于 1;繁殖:茎生物量间的异速指数除在 D3 密度时大于 1 外,其他密度时均小于 1。

3 结论和讨论

植物形态结构性状之间的关系一直是植物生态学领域研究的重点内容,但由于工作量上的限制,对植物株高、根长等形态结构性状研究较多,对一级分枝数、二级分枝数、三级分枝数以及总分枝长等性状研究相对较少^[10, 21],而植物形态结构与性状间相互影响、相互制约,且很多植物的形态结构性状间具有显著的异速权衡关系。另外,植物所表现出来的性状是植物个体内在的基因型对外界环境适应的结果,植物的生长特性随环境条件的变化具有可塑性,而种群密度对植物可塑性的影响也不尽相同^[26-28]。种群密度增大能抑制猪毛菜的生长,这与其他植物的研究结果一致^[26, 29-30],而且种群密度对猪毛菜的株高、根长、一级分枝数、二级分枝数、三级分枝数以及总分枝长均产生了极显著的影响,表明种群密度的变化严重影响了植物对各种资源的竞争能力,植物通过调整其形态结构性状适应环境的变化,以顺利高效的完成其生活史。

生物体个体性状的关系在几个世纪前就引起了人们广泛关注,最早是 Galileo 通过对骨骼长度与直径的关系对各种生物性状进行预测,后来逐渐形成几何自相似模型^[31],同时对植物的高度、生物量分配等关系进行大量的预测,并预测指数为 2/3。后来,随着对代谢速率的关注,人们又发现生物体代谢速率和个体大小呈 3/4 次幂关系^[32]。生态学家对这两种发现进行了很多理论解释,最具有影响的就是生态代谢理论:基于植物在长期适应进化过程中,植物的结构能够获取最大的环境资源等假设,West 等人提出了生态代谢理论——通过对植物导管组织的结构进行模拟,最后揭示植物代谢速率和个体大小呈 3/4 次幂关系,并预测植物高度、生物量及生物量分配的异速指数,这在生态学界引起了广泛讨论。近年来,有很多研究学者对该理论的结果进行了检验^[23, 33]。

猪毛菜株高:总分枝长和株高:一级分枝数间的异速指数和异速常数均受种群密度的显著影响,表明种群密度的变化的确影响了猪毛菜株高、总分枝长以及一级分枝数的生长变化;说明株高和总分枝长以及株高和一级分枝数间的生长变化属于真正可塑性,随着密度变化,植物生长策略发生改变^[2, 10, 21]。3/4 是生态代谢理论的重要的一个数值,生态代谢理论预测了很多性状间的异速指数接近于这个值,因此探讨异速指数与 3/4 接近与否对探索生态代谢理论的适用性具有重要意义^[33]。

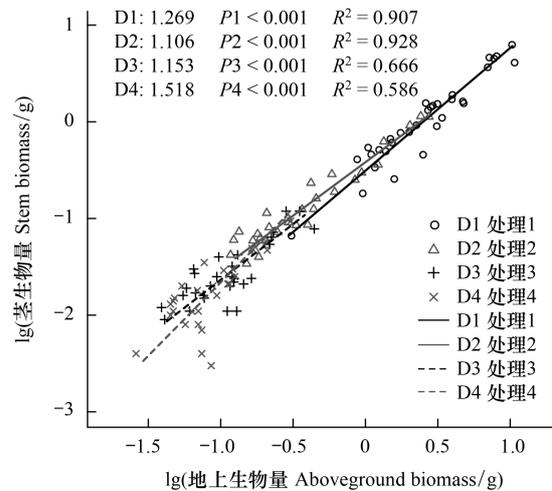


图 5 茎生物量与地上器官生物量间的异速关系

Fig. 5 The allometric relationship between stem biomass and aboveground biomass

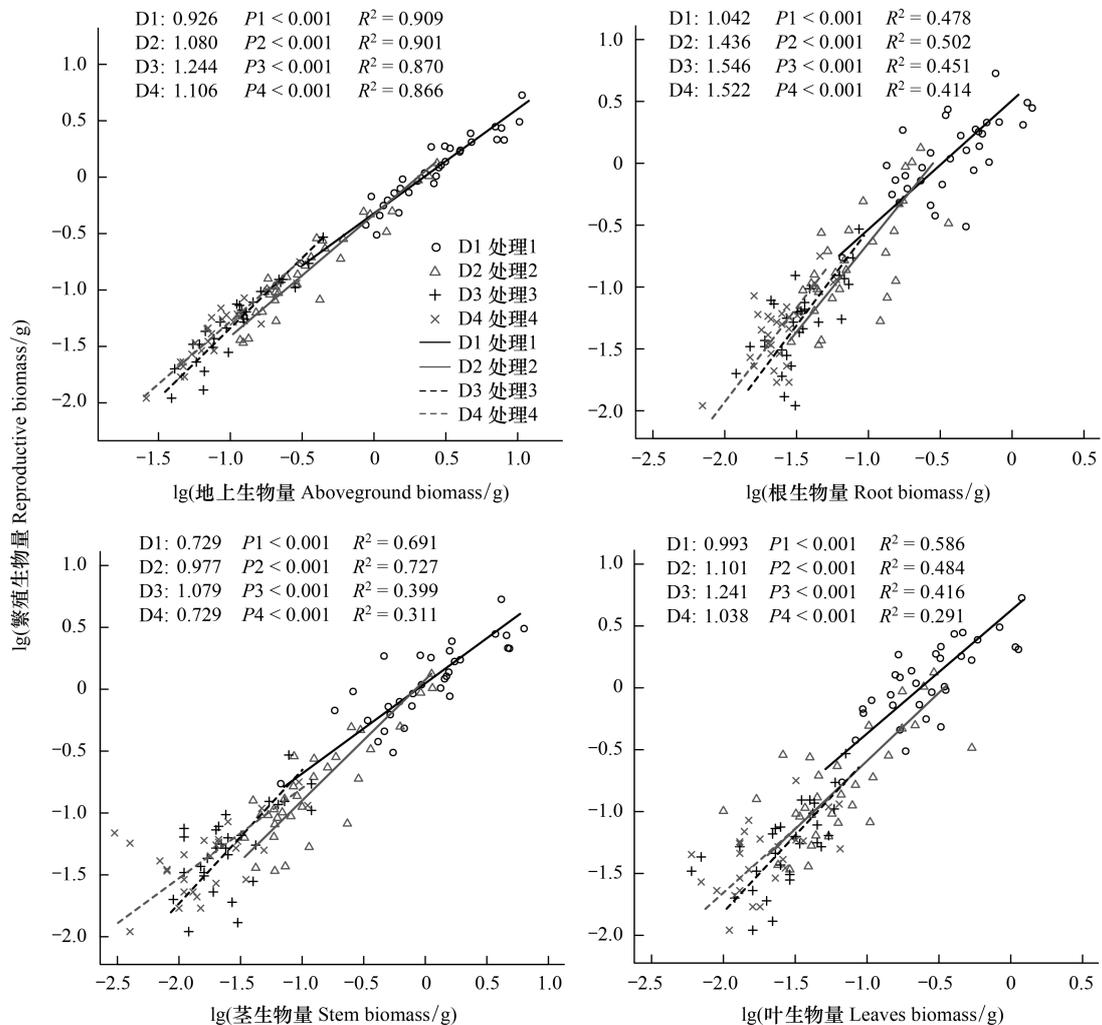


图6 繁殖器官生物量与其他器官生物量间的异速关系

Fig.6 Theallometric relationships between reproductive biomass and other organ biomass

研究发现,根:地上和根:茎生物量间的异速指数及异速常数均不随种群密度的变化而变化,而种群密度对根、茎以及地上生物量的大小却产生了极显著的影响,说明根和地上以及根和茎生物量间的变化是受个体大小制约的,并不受猪毛菜种群密度的变化而变化,属于表观可塑性^[2, 10]。这表明种群密度的变化并未对根的生长产生明显影响。分析发现,猪毛菜根生物量和地上部分生物量间的异速指数在 D1—D4 密度时均接近于 3/4 ($P=0.148$, $P=0.972$, $P=0.554$, $P=0.821$),表明根生物量与总生物量间呈 3/4 次幂关系,符合生态代谢理论。这说明环境变化对猪毛菜根与个体大小间的异速生长不会产生影响。根生物量和茎生物量间的异速指数在 D4 密度时与 3/4 间差异极显著 ($P < 0.01$),而在 D1—D3 密度时与 3/4 间差异不显著 ($P=0.536$, $P=0.306$, $P=0.561$),符合生态代谢理论的预测。

叶的性状变化反映了植物对光资源的获取能力变化情况,在本研究中,叶:地上、叶:根和叶:茎生物量间异速指数的差异均不显著,说明叶和地上、叶和根以及叶和茎生物量间的变化亦是受个体大小制约的,而不是真正响应种群密度所发生的变化,属于表观可塑性^[2, 10]。这表明种群密度的变化亦未对叶的生长产生明显的影响^[34]。异速分析发现,猪毛菜叶和地上部分及叶和根生物量间的异速指数在 D1—D4 密度时均与 3/4 间差异显著 ($P < 0.05$),不符合生态代谢理论;叶和茎生物量间的异速指数在 D1—D4 密度时均与 3/4 间差异不显著 ($P > 0.05$),符合生态代谢理论;但叶生物量和地上部分生物量间的异速指数与 1 间差异均不显著 ($P >$

0.05);而叶生物量和根生物量间的异速指数在 D2 和 D4 密度时与 1 间差异显著 ($P < 0.05$),在 D1 和 D3 密度时却均与 1 间差异不显著 ($P = 0.738$, $P = 0.154$)。茎:地上生物量间异速指数的差异不显著,亦属于表观可塑性。茎生物量和地上部分生物量间的异速指数在 D3 密度时与 1 间差异不显著 ($P = 0.210$),但在 D1、D2 和 D4 密度时均与 1 之间差异显著 ($P < 0.05$)。

繁殖能力是评估种群适应环境的重要指标,本研究中种群密度对猪毛菜繁殖生物量和地上部分生物量间的异速指数和异速常数均产生了显著影响,这属于真正可塑性^[10],说明种群密度的变化的确对其繁殖部分的生长产生了影响^[35-38]。分析同时发现,繁殖:根、繁殖:茎及繁殖:叶生物量间的异速指数和异速常数均不随种群密度的变化而变化,这表明繁殖和根、繁殖和茎以及繁殖和叶生物量间的变化是受猪毛菜个体大小制约的,属于表观可塑性。繁殖生物量和地上部分生物量间的异速指数在 D3 密度时与 1 间差异显著 ($P < 0.05$),但在 D1、D2 和 D4 密度时均与 1 之间差异不显著 ($P = 0.172$, $P = 0.188$, $P = 0.181$);而繁殖生物量和根生物量间的异速指数在 D1 密度时与 1 间差异不显著 ($P = 0.759$),但在 D2—D4 密度时均与 1 之间差异显著 ($P < 0.01$);繁殖生物量和茎生物量间的异速指数在 D1 和 D4 密度时与 3/4 间差异不显著 ($P = 0.785$, $P = 0.863$),符合生态代谢理论,在 D2—D4 密度时与 1 之间差异不显著 ($P > 0.05$);繁殖生物量和叶生物量间的异速指数在 D1—D4 密度时与 1 间差异均不显著 ($P > 0.05$)。

研究结果表明,种群密度的变化,促使植物的形态结构发生了显著变化,种群密度显著影响了高度与总分枝长度、一级分枝数等性状的异速关系,这表明,种群密度的变化使得植物的高生长和侧向生长发生了显著变化。植物通过调整形态结构性状以适应不同密度的竞争环境。种群密度的变化也引起了植物生物量的变化,植物根、茎、叶间的生物关系是一种表观可塑性,植物的生长策略未发生改变,只是植物个体大小发生改变引起的生物量分配的变化。植物株高、总分枝长、一级分枝数及繁殖分配的变化,是真正由种群密度变化引起的,植物的适应策略发生了改变,是真正的可塑性。植物叶和繁殖分配策的变化过程表明,种群密度改变了繁殖的分配策略,而未改变植物叶的分配策略,当环境发生变化时,植物调整了其繁殖策略以适应种群密度的改变,从而使得种群能顺利完成其生活史,保证种群的生存繁衍。

致谢:感谢黄迎新研究员、林晓龙博士对研究和写作的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Weinig C. Differing selection in alternative competitive environments: shade-avoidance responses and germination timing. *Evolution*, 2000, 54(1): 124-136.
- [2] 黄迎新. 四种一年生藜科植物表型可塑性研究[D]. 兰州: 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 2009.
- [3] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16(1): 363-392.
- [4] Coleman J S, McConnaughay K D M, Ackerly D D. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9(5): 187-191.
- [5] Mccarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [6] Pino J, Sans F X, Masalles R M. Size-dependent reproductive pattern and short-term reproductive cost in *Rumex obtusifolius* L. *Acta Oecologica*, 2002, 23(5): 321-328.
- [7] Ogawa K. Size dependence of leaf area and the mass of component organs during a course of self-thinning in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) seedling population. *Ecological Research*, 2003, 18(5): 611-618.
- [8] Niklas K J. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 27-40.
- [9] Solow A R. Power laws without complexity. *Ecology Letters*, 2005, 8(4): 361-363.
- [10] Wang T H, Zhou D W, Wang P, Zhang H X, Zhou D W. Size-dependent reproductive effort in *Amaranthus retroflexus*: the influence of planting density and sowing date. *Canadian Journal of Botany*, 2006, 84(3): 485-492.

- [11] Allen A P, Pockman W T, Restrepo C, Milne B T. Allometry, growth and population regulation of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 197-204.
- [12] Li F R, Kang L F, Zhang H, Zhao L Y, Shirato Y, Taniyama I. Changes in intensity of wind erosion at different stages of degradation development in grasslands of Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2005, 62(4): 567-585.
- [13] Li F R, Zhang A S, Duan S S, Kang L F. Patterns of reproductive allocation in *Artemisia halodendron* inhabiting two contrasting habitats. *Acta Oecologica*, 2005, 28(1): 57-64.
- [14] 王刚, 梁学功. 沙坡头人工固沙区的种子库动态. *植物学报*, 1995, 37(3): 231-237.
- [15] Davy A J. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*; By J. P. Grime, J. G. Hodgson & R. Hunt. Unwin Hyman, London. 1988. 742 pp. ISBN 004 58102891. Price: £ 85.00. *Biological Conservation*, 1990, 51(2): 163-166.
- [16] 毛伟, 李玉霖, 赵学勇, 黄迎新, 罗亚勇, 赵玮. 3种藜科植物叶特性因子对土壤养分、水分及种群密度的响应. *中国沙漠*, 2009, 29(3): 468-473.
- [17] 张景光, 周海燕, 王新平, 李新荣, 王刚. 沙坡头地区一年生植物的生理生态特性研究. *中国沙漠*, 2002, 22(4): 350-353.
- [18] 曲浩, 赵哈林, 周瑞莲, 李瑾. 沙埋对两种一年生藜科植物存活及光合生理的影响. *生态学杂志*, 2015, 34(1): 79-85.
- [19] 李新荣, 张景光, 刘立超, 陈怀顺, 石庆辉. 我国干旱沙漠地区人工植被与环境演变过程中植物多样性的研究. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 257-261.
- [20] 中国科学院植物研究所. *中国植物志. 第二十五卷. 第二分册, 被子植物门, 双子叶植物纲, 藜科苋科*. 北京: 科学出版社, 1979.
- [21] 黄迎新, 宋彦涛, 范高华, 周道玮. 灰绿藜形态性状与繁殖性状的异速关系. *草地学报*, 2015, 23(5): 905-913.
- [22] Falster D, Warton D I, Wright I J. *User's guide to SMATR: standardised major axis tests & routines version 2.0*, copyright 2006. (2006-03-11). <https://manualzz.com/doc/4151511/user-s-guide-to-smatr--standardised-major-axis-tests-and-ro>.
- [23] Huang Y X, Lechowicz M J, Zhou D W, Price C A. Evaluating general allometric models: interspecific and intraspecific data tell different stories due to interspecific variation in stem tissue density and leaf size. *Oecologia*, 2016, 180(3): 671-684.
- [24] Niklas K J. *Plant Allometry: the Scaling of form and Process*. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- [25] 范高华, 黄迎新, 赵学勇, 神祥金. 种群密度对沙米异速生长的影响. *草业学报*, 2017, 26(3): 53-64.
- [26] 黄迎新, 赵学勇, 张洪轩, 罗亚勇, 毛伟. 沙米表型可塑性对土壤养分、水分和种群密度变化的响应. *应用生态学报*, 2008, 19(12): 2593-2598.
- [27] Meekins J F, McCarthy B C. Responses of the biennial forest herb *Alliaria petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light availability. *Journal of Ecology*, 2000, 88(3): 447-463.
- [28] Zhou D W, Wang T H, Valentine I. Phenotypic plasticity of life-history characters in response to different germination timing in two annual weeds. *Canadian Journal of Botany*, 2005, 83(1): 28-36.
- [29] 范高华, 崔楨, 张金伟, 黄迎新, 神祥金, 赵学勇. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(15): 5080-5090.
- [30] 范高华, 张金伟, 黄迎新, 神祥金, 禹朴家, 赵学勇. 种群密度对大果虫实形态特征与异速生长的影响. *生态学报*, 2018, 38(11): 3931-3942.
- [31] Galilei G. *Discorsi e Dimostrazioni Matematiche, Intorno a due Nuove Scienze*. Leida: Appresso gli Elsevirii, 1638.
- [32] Pantin C. Problems of Relative Growth. *Nature*, 1932, 129: 775-777.
- [33] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [34] Huang Y X, Lechowicz M J, Price C A, Li L, Wang Y, Zhou D W. The underlying basis for the trade-off between leaf size and leafing intensity. *Functional Ecology*, 2016, 30(2): 199-205.
- [35] Schmitt J, Wulff R D. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(2): 47-51.
- [36] Doust J L. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends in Ecology & Evolution*, 1989, 4(8): 230-234.
- [37] Obeso J R. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 321-348.
- [38] Sugiyama S, Bazzaz F A. Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity. *Functional Ecology*, 1998, 12(2): 280-288.