

不同光照处理下青藏高原克隆植物黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 种子大小对其幼苗生长的影响

何彦龙^{1,2}, 王满堂¹, 杜国祯^{1,*}

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 2. 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730000)

摘要:以高寒草甸克隆植物黄帚橐吾为实验材料,通过遮荫网模拟植被遮荫,研究种子大小与萌发及幼苗生长能力的关系和幼苗对光照条件的反应。结果表明:(1)在自然光照下,黄帚橐吾种子大小对种子萌发的影响显著,大种子的萌发率高于小种子。遮荫生境下,大、小种子萌发率有所降低,但遮荫对小种子萌发的影响比大种子显著。小种子的萌发率下降了近 1/8,而大种子的萌发率仅下降了 1/11。(2)黄帚橐吾种子大小对幼苗生物量积累影响显著,大种子幼苗总生物量(TB)大于小种子幼苗的。但生物量的分配与播种时间相关,播种后 60 d,在自然光照条件下,大种子幼苗对根生物量的分配大于小种子幼苗,而对叶生物量的分配则正好相反。在遮荫环境中,大、小种子幼苗普遍对根的生物量分配增加,大种子幼苗根冠比(R/S)大于小种子幼苗。(3)黄帚橐吾种子大小对幼苗的生长也有明显影响。在自然光照下,小种子幼苗的相对生长速率(RGR)较大于大种子幼苗,但叶面积比率(LAR)、叶面积干质量比(SLA)、叶干质量(LWR)差别不明显。在遮荫条件下,幼苗的LAR、SLA、LWR显著增加,但大、小种子幼苗间差异不显著,幼苗的RGR减小,小种子幼苗的减小趋势大于大种子幼苗。

关键词:青藏高原;黄帚橐吾;种子大小;克隆植物

文章编号:1000-0933(2007)08-3091-08 中图分类号:Q143,Q948 文献标识码:A

Seed size effect on seedling growth under different light conditions in the clonal herb *Ligularia virgaurea* in Qinghai Tibet Plateau

HE Yan-Long^{1,2}, WANG Man-Tang¹, DU Guo-Zhen^{1,*}

1 Key Laboratory of Arid and Grassland Agroecology at Lanzhou University, Ministry of Education Gansu Lanzhou 730000, China

2 College of Pastoral Agricultural Science and Technology of Lanzhou University, Gansu Lanzhou, 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(8): 3091 ~ 3098.

Abstract: We studied the influence of seed size on germination, seedling growth, and seedling responses to light in *Ligularia virgaurea*, a clonal herb native to the Qinghai Tibet Plateau. (1) Under unshaded conditions, large seeds had significantly ($p < 0.01$) higher rates of germination than did small seeds. Both large and small seeds showed significantly reduced levels of germination under shaded (by shade cloth) conditions. The magnitude of this effect was greater for small seeds than for large seeds. Germination of small seeds (1.75 mg) was reduced by one eighth, while germination of large (2.80 mg) seeds was only reduced by one eleventh. (2) Seedlings from large seeds had significantly higher rates of biomass accumulation ($g \cdot d^{-1}$) than did seedlings from small seeds. This, combined with larger initial masses gave seedlings from large seeds significantly greater total biomass after 60 days of growth. Seedlings from large and small seeds

基金项目:国家自然科学基金资助项目(90202009)

收稿日期:2006-06-28; **修订日期:**2006-09-25

作者简介:何彦龙(1980~),男,甘肃陇西人,硕士生.主要从事植物生态学研究. E-mail: hey104@st.lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 90202009)

Received date: 2006-06-28; **Accepted date:** 2006-09-25

Biography: HE Yan-Long, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: hey104@st.lzu.edu.cn

also differed in biomass allocation. After 60 days of growth (under both shaded and unshaded conditions), seedlings from larger seeds had proportionally larger root mass and proportionally smaller leaf mass than did seedlings from small seeds. (3) Seedlings from small seeds have higher relative growth rates (RGR; $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$) than do seedlings from large seeds, under both shaded and unshaded conditions. By contrast, there was no significant difference between leaf area ratio (LAR); specific leaf area (SLA) or leaf weight ratio (LWR) between seedlings from small vs large seeds. RGR, LAR, SLA and LWR were all significantly higher in seedlings grown under shaded conditions than in seedlings grown in full light.

Key Words: QingHai Tibet Plateau; *Ligularia virgaurea*; seed size; clonal herb

有花植物的种子变异是非常大的,前人对 39 种植物种子大小变异研究发现,变异系数可达 28%^[1]。种子大小的变异会影响种子的扩散、种子的萌发及幼苗的特征^[2]。因而直接影响着幼苗的定居和存活,进而影响种群的更新。相对于大种子而言,小种子有更高的死亡率和高的幼苗相对增长率,而大种子则有更大的幼苗^[3,4]。在自然群落中,物种幼苗的定植过程会受到在同一生境中种内和种间幼苗的竞争,往往较大的幼苗在资源的利用上更占优势^[5-7]。在郁闭群落里,冠层的遮荫减小了下层光的数量和质量,光资源的利用直接影响着植物种子萌发和幼苗的定植^[7],植物往往是通过自身的调节机制来利用光资源的。因此,光的强度和质量的的不同影响植物的生长和形态结构^[8,9]。光的改变会直接影响到植物生物量的分配。不同大、小种子萌发的幼苗对光的依赖性也存在差异,分析物种幼苗在不同的光照处理下形态、结构和生物量的分配等方面的差异,可以了解幼苗对光环境的适应机制。因此,研究在遮荫环境中,种群内种子大小变异以及对幼苗生长的影响对群落演替、种群更新具有重要的生态学意义。

黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)是分布在青藏高原高寒草甸上常见的多年生草本植物,为菊科橐吾属。黄帚橐吾既具有典型的克隆繁殖又具有种子繁殖的特性,其种子借助风力扩散,由于植物体内有毒不被家畜采食。随着放牧强度的增加,黄帚橐吾已成为高寒草甸一种优势毒杂草^[10]。近年来人们就黄帚橐吾的克隆生长和开花特征、繁殖分配等方面开展了初步研究^[10]。本文将报道种子萌发、幼苗的特征对光照及种子大小的响应,试图为该种的种群更新机制以及放牧草地的合理利用和对黄帚橐吾有效控制提供有益的参考。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

本实验设计在兰州大学高寒草甸生态系统野外定点研究站(合作市附近),海拔 2900 m,地处(102°53'E, 34°55'N)青藏高原东缘。年平均温度 2.0 °C,全年最低温度出现在 12 月份、1 月份和 2 月份,平均温度 -8.9 °C,最高温度在 6 月份、7 月份和 8 月份,平均温度是 11.5 °C。年均降雨量 550 mm。为典型的高寒草甸植被类型。实验时间设计在 2005-04 月~2005-10 月一个生长季内。

1.2 材料和方法

1.2.1 材料

所选物种为青藏高原高寒草甸常见菊科植物黄帚橐吾。2004 年 10 月中旬,在甘南州玛曲县附近选择健康的植株并尽可能多的收集其种子。采集的种子带回实验室按饱满度整理装在信封内。在室温下储藏直到 2005 年实验使用。

1.2.2 实验设计

本实验主要是研究在自然条件(盆栽)下,不同光照处理、种子大小对黄帚橐吾种子萌发和幼苗生长的影响。实验总 6 个处理分别为:全光照大种子处理、全光照小种子处理、75%遮荫大种子处理、75%遮荫小种子处理、50%遮荫大种子处理和 50%遮荫小种子处理,每个处理各 9 盆重复,实验是在 4 月底开始,5 月中旬种子开始萌发,9 月底实验结束。

1.2.3 实验方法

(1)种子萌发方法 取地表 15cm 以下土壤,暴晒 3 d 时间,这样处理有利于清除地下害虫和土壤有害微

生物。用筛子筛两遍,使土壤充分混匀。装在高 25 cm、直径 30 cm 花盆里并编号。花盆按不同处理随机排置在一起。土壤距花盆表面 5 cm (有利于给花盆浇水而不会将种子冲出)。在播种前一天傍晚浇水使水浸透土壤。于次日早晨把种子均匀地点播在花盆中。每盆播 40 粒。花盆表面撒一层薄沙。有利保水增温。(1) 种子处理:将去除冠毛的黄帚橐吾种子在筛子(目 20 吋;孔径 1.1 mm)中过筛分级,在筛中没有筛掉的种子按饱满度挑选,每 40 粒一包在 1/10000 的电子天平上称重(菊科植物的果实是瘦果,因此,果实重量视为种子重^[11]),选择每包重量大于 0.1 g 的种子作为大种子(> 0.1 g/40 粒);在过筛中滤掉的种子中选择健康(没有虫瘿和瘪粒)的种子每 40 粒一包在 1/10000 的电子天平上称重,选择每包重量小于 0.06 g 的种子作为小种子(< 0.06 g/40 粒)。(3) 光照处理分 3 个梯度:100% 透光(自然光照)、75% 遮荫与 50% 遮荫。方法是用 75% 和 50% 的标准遮荫网搭遮荫棚,用照度计测数调整遮荫棚高度。出苗率每 3 d 统计 1 次。幼苗高度从长出第 1 片真叶起开始测量,每 10 天测 1 次,根生物量在幼苗平均出现 2 片真叶时取样并测定。

(2) 幼苗的取样方法 ①定苗,在黄帚橐吾种子进入萌发高峰期时开始定苗,方法是选不同处理下,幼苗出土时间较齐花盆中刚刚破土的幼苗,用大头针将不同编号的小纸片钉在幼苗旁,作为备取苗,纸片很小尽量避免不影响幼苗的生长。②取苗,7 月底开始第 1 次取苗,用做生长分析,9 月底第 2 次取苗。取苗时先用水将花盆浸透,然后冲洗出幼苗。将取得的不同处理下的幼苗分为叶、根两部分(由于此时黄帚橐吾幼苗地上部分没有茎只有叶片)。用滤纸吸干幼苗表面的水分,用 1/10000 的电子天平测出叶、根和总鲜重。用叶面扫描仪扫描计算系统(Viscal Basic 6.0)测出叶面积,然后放入 80 °C 烘箱中烘干 24 h 后用 1/10000 的电子天平测其干重。

1.2.4 指标计算

叶片生物量比(Leaf mass ratio, LMR) = 叶片总生物量/总生物量

根冠比(Root mass to shoot mass, R/S) = 根生物量/地上生物量

比叶面积(Rate leaf area, RLA) = 叶面积/叶生物量

叶面积比(Leaf area per seedling mass) = 叶面积/总生物量

根生物量比(Root mass ratio, RMR) = 根生物量/总生物量

总生物量(Total biomass, TB)

最大叶面积(The biggest leaf area, BLA)

地上生物量(Seedling biomass, SB)

根生物量(Root biomass, RB)

相对生长速率(Relative growth rate, RGR) = 测定期间前后两次植株生物量自然对数的增加量与时间的比

叶面积比率(Leaf area ratio, LAR1-2) = 测定期间前后 2 次叶面积分别与当时植株干质量之比的和的平均数

叶面积干质量比(specific leaf area, SLA) = 测定期间前后 2 次叶面积分别与当时叶面积干质量比的和的平均数

叶干质量比率(leaf weight ratio, LWR) = 测定期间前后 2 次叶干质量分别与植株干质量之比的和的平均数

2 数据处理

数据在 spss13.0 软件中进行统计计算和作图,差异显著性用广义线性模型(GLM)二因子方差分析。

3 结果分析

3.1 不同光照处理下种子大小对幼苗形态特征的影响

从表 1、表 2 可知,在播种后 120 d 内,种子大小与黄帚橐吾的幼苗高度(SH)之间呈显著的正相关($p = 0.000$),大种子有更大的幼苗。而在播种后 120 d 内幼苗的高度与光照强度呈显著的负相关,在不同光照条

件下,大种子幼苗和小种子幼苗高度表现为:75%遮荫下的幼苗 > 50%遮荫条件下的幼苗 > 无遮荫下的幼苗。在重度遮荫条件下(遮荫75%)大种子幼苗最高,比叶面积(RLA)是叶面积与叶生物量的比值,比叶面积

表1 不同光照处理下种子大小与幼苗形态的关系

Table 1 Under different light conditions the relation of seed size and seedling characters

项目 Item		比叶面积 RLA($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	叶面积比 LAM($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	萌发率 GR	幼苗高度 SH(cm)
全光照 Full natural light	大种子 large seeds	2.119 ± 0.414	2.440 ± 0.480	0.792 ± 0.127	4.004 ± 1.473
	小种子 small seeds	2.304 ± 0.500	2.504 ± 0.909	0.578 ± 0.084	3.270 ± 1.380
75%遮荫 75% of ambient	大种子 large seeds	2.867 ± 0.264	7.226 ± 1.742	0.761 ± 0.078	4.988 ± 1.479
	小种子 small seeds	2.983 ± 0.456	7.033 ± 2.100	0.494 ± 0.185	3.774 ± 1.379
50%遮荫 50% of ambient	大种子 large seeds	2.722 ± 0.415	4.185 ± 1.195	0.694 ± 0.092	4.502 ± 1.278
	小种子 small seeds	2.615 ± 0.309	4.648 ± 1.117	0.569 ± 0.158	3.572 ± 1.242

数值为平均值 ± 标准误($n=27$) (mean ± SE)

表2 不同光照处理下种子大小与幼苗形态的关系(F,P值)

Table 2 The analysis of variance of seedling characters

项目 Item	比叶面积 RLA		叶面积比 LAM		萌发率 GR		幼苗高度 SH	
	F	P	F	P	F	P	F	P
种子大小 Seed size	1.081	0.300	0.279	0.598	25.450	0.000***	67.711	0.000***
光照处理 Light treatment	44.869	0.000***	163.813	0.000***	3.437	0.038*	46.360	0.000***
种子大小 × 光照处理 Seed size × light	2.010	0.137	0.816	0.444	1.402	0.242	2.854	0.023*

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$;下同 the same below

增大说明叶面积变大但叶片厚度变小。在75%遮荫条件下的小种子幼苗的值最大,在重度遮荫的条件下,小种子幼苗通过变薄叶片来增大叶面积。黄帚橐吾的萌发率与种子大小成显著正相关,光照条件对黄帚橐吾种子萌发也有一定的影响,且对小种子的影响更为明显。

3.2 不同光照处理下种子大小对幼苗生物量积累和分配的影响

黄帚橐吾幼苗生物量的分配分析,由表3、4可知,(1)播种后60 d,自然光照下,黄帚橐吾大种子幼苗的

表3 不同光照条件下种子大小与幼苗生物量分配的关系

Table 3 Under different light conditions the relation of seed size and seedling biomass allocation

项目 Item		播后60 d			播后120 d		
		叶片生物量比 LMR($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	根生物量比 RMR($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	根冠比 R/S($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶片生物量比 LMR($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	根生物量比 RMR($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	根冠比 R/S($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)
全光照 Full natural light	大种子 Large seeds	0.534 ± 0.07	0.542 ± 0.058	1.218 ± 0.291	0.317 ± 0.098	0.695 ± 0.015	2.721 ± 0.271
	小种子 Small seeds	0.516 ± 0.113	0.485 ± 0.113	1.063 ± 0.410	0.353 ± 0.028	0.708 ± 0.015	2.828 ± 0.27
75%遮荫 75% of ambient	大种子 Large seeds	0.594 ± 0.098	0.464 ± 0.079	0.896 ± 0.329	0.250 ± 0.028	0.780 ± 0.015	3.406 ± 0.270
	小种子 Small seeds	0.607 ± 0.125	0.393 ± 0.125	0.723 ± 0.382	0.228 ± 0.029	0.772 ± 0.016	2.828 ± 0.270
50%遮荫 50% of ambient	大种子 Large seeds	0.565 ± 0.101	0.496 ± 0.083	1.042 ± 0.362	0.233 ± 0.028	0.795 ± 0.015	3.922 ± 0.270
	小种子 Small seeds	0.568 ± 0.125	0.433 ± 0.123	0.839 ± 0.411	0.233 ± 0.028	0.746 ± 0.015	3.464 ± 0.270

数值为平均值 ± 标准误;播种后60 d, $n=33$;播后120 d, $n=27$ (mean ± SE), 60 days after Sowing, $n=33$, 120 days, $n=27$;下同 the same below

R/S 较高,幼苗的生长倾向于将资源分配到根部。大种子幼苗的 LMR 和 RMR 与小种子幼苗基本相似,但在遮荫处理下,小种子幼苗的 LMR 高于大种子幼苗。而 RMR 大种子幼苗大于小种子幼苗。(2)在播后 120 d,在自然光照下,小种子幼苗的 LMR、RMR 和 R/S 都较高,证明小种子的生长速率较快,在遮荫条件下,大种子和小种子幼苗的 LMR 相对减小,小种子幼苗的减小趋势更明显,但大、小种子幼苗的 RMR 相对都有较显著的增加,小种子幼苗增加的更大。

表 4 不同光照条件下种子大小与幼苗生物量分配的关系(F、P 值)

Table 4 The analysis of variance of seedling biomass allocation

项目 Item	播后 60 d 60 days after sowing						播后 120 d 120 days after sowing					
	叶片生物量比 LMR		根生物量比 RMR		根冠比 R/S		叶片生物量比 LMR		根生物量比 RMR		根冠比 R/S	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
种子大小 Seed size	0.008	0.93	20.386	0.000***	11.92	0.001**	0.035	0.853	1.348	0.247	0.006	0.941
光照处理 Light treatment	8.559	0.000***	12.199	0.000***	14.21	0.000***	8.251	0.000***	14.996	0.000***	7.035	0.001**
种子大小 × 光照处理 Seed size × light	0.376	0.687	0.074	0.929	0.070	0.932	0.536	0.586	2.097	0.126	1.295	0.277

* 同表 2 the same as table 2

对生物量的积累分析,由表 5、6 知,(1)在播种后 60 d,无论是否处于遮荫条件下,大种子幼苗明显的占有优势,TB、BLR、SB 和 RB 大种子幼苗普遍大于小种子幼苗。种子大小、光照与幼苗的积累之间呈显著的正相关($P=0.000$)。随着遮荫梯度的增加,生物量的积累显著下降,小种子下降的趋势更强;(2)在播种后 120 d,幼苗的 R/S 增大,在自然光照下,与大种子相比,小种子萌发的幼苗对根生物量的分配较大,但在遮荫条件下,大种子幼苗表现优于小种子幼苗。在生物量的分配方面,在遮荫 75% 条件下,小种子幼苗对 RB 的分配大于大种子幼苗,但这与早期(播后 60 d)幼苗的表现相反。在生物量的积累上,TB、SB 和 RB,大种子幼苗大于小种子幼苗,与播种后 60 d 表现一致,大种子幼苗积累的生物量更大。遮荫条件下,50% 遮荫处理下 TB、SB 和 RB 大于 75% 遮荫处理下的幼苗。生物量的积累随着遮荫梯度增加而减小。

3.3 不同光照处理条件下种子大小对幼苗生长的影响

由表 7 可知,在不同的光照条件下,黄帚橐吾的 LAR 表现为:随着遮荫深度的增加 LAR 值增大,且比较明显。小种子幼苗的增加大于大种子幼苗。在 75% 遮荫下小种子幼苗的值最高。

叶面积干质量比(SLA)在一定程度上是叶片厚度的指标。数值越小叶片越厚。由表 7、表 8 可知,黄帚橐吾的 SLA 在自然光照下,大种子和小种子的值相似。表明种子大小对叶片的厚度影响不大。在遮荫的条件下,随着遮荫深度增加 SLA 明显增加。在自然光照下,大种子与小种子的 LWR 值几乎相等,大、小种子幼苗的相对生长速率基本一致。但在遮荫处理下,LWR 的值显著的增大,遮荫越深显著性越高。在光照受到抑制的生境中,黄帚橐吾幼苗优先将光和产物分配到光合器官——叶的生长。种子大小对于 LWR 的影响不显著。叶的相对生长与环境紧密相关。

对黄帚橐吾 60 d 的相对生长率(RGR)分析,由表 7 来看,在自然光照条件下,小种子幼苗的生长率较大但不显著。在遮荫条件下,大种子幼苗和小种子幼苗的 RGR 都普遍下降,而小种子幼苗的 RGR 下降的更快。

4 讨论

4.1 在青藏高原高寒草甸特殊的自然条件下,在一个生长周期,多年生植物对种子的资源投入是有限的。种子大小和数量之间存在着权衡(trade-off)^[1,3,12,13]。亲子冲突可能会加剧种子大小变异的速度^[3,14]。本研究认为,黄帚橐吾种子大小存在变异,在研究取样的种子中(在实验中总共用种子 4000 多粒),平均种子重量为 2.30 mg,大种子与小种子之间的变异系数为 0.11。种子大小的不同可能在异质的环境中增加了存活能

表 5 不同光照条件下种子大小与幼苗生物量的积累关系

项目 Item	播后 60 d 60 days after sowing						播后 120 d 120 days after sowing					
	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB
全光照 Full natural light	0.101 ± 0.004	505.85 ± 21.80	0.052 ± 0.002	0.04 ± 0.0136	0.332 ± 0.021	767.7 ± 258.5	0.117 ± 0.098	0.217 ± 0.013				
大种子 large seeds												
小种子 small seeds	0.057 ± 0.004	320.74 ± 21.81	0.029 ± 0.002	0.02 ± 0.0142	0.251 ± 0.139	588.3 ± 195.4	0.092 ± 0.016	0.179 ± 0.013				
75% 遮荫 75% of ambient	0.031 ± 0.003	493.10 ± 21.80	0.016 ± 0.004	0.016 ± 0.006	0.083 ± 0.039	635.0 ± 167.1	0.021 ± 0.016	0.062 ± 0.013				
大种子 large seeds												
小种子 small seeds	0.018 ± 0.004	325.45 ± 21.80	0.010 ± 0.002	0.007 ± 0.004	0.056 ± 0.019	370.2 ± 115.8	0.012 ± 0.004	0.043 ± 0.012				
50% 遮荫 50% of ambient	0.064 ± 0.004	545.96 ± 21.81	0.026 ± 0.010	0.023 ± 0.010	0.150 ± 0.044	672.0 ± 149.6	0.039 ± 0.016	0.134 ± 0.013				
大种子 large seeds												
小种子 small seeds	0.029 ± 0.012	358.32 ± 21.82	0.016 ± 0.007	0.013 ± 0.007	0.092 ± 0.029	420.3 ± 165.9	0.022 ± 0.014	0.070 ± 0.011				

标注同表 3 the same as table 3

表 6 不同光照条件下种子大小与幼苗生物量的积累关系 (F、P 值)

项目 Item	播后 60 d 60 days after sowing						播后 120 d 120 days after sowing									
	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB	总生物量 TB	最大叶面积 BLA	地上生物量 SB	根生物量 RB				
种子大小 Seed size	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F				
光照处理 Light treatment	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P				
种子大小 × 光照处理 Seed size × light																
种子大小 Seed size	100.93	0.000***	102.33	0.000***	83.53	0.000***	75.34	0.000***	10.96	0.001**	28.41	0.000***	3.20	0.076	15.36	0.000***
光照处理 Light treatment	104.39	0.000***	2.36	0.047*	132.34	0.000***	133.27	0.000***	64.84	0.000***	5.94	0.003**	32.83	0.000***	68.35	0.000***
种子大小 × 光照处理 Seed size × light	8.516	0.000***	0.12	0.883	14.52	0.000***	7.35	0.001**	0.898	0.409	0.376	0.687	0.253	0.777	1.635	0.198

力,拓宽了黄帚橐吾种子的更新生态位。一些生态学家认为,建植成功的植株大部分是由大种子萌发来的,尤其是在恶劣的环境条件下^[1,4,5,15,16]。在本试验中,黄帚橐吾的幼苗表现为,幼苗高度与种子大小存在显著正相关,而光照处理与幼苗高度早期的相关性明显,但在生长后期由于过度的遮荫已经抑制了幼苗的健康生长。因而显著性消失。在自然光照条件下(无遮荫),黄帚橐吾幼苗与种子大小之间的关系和前人的研究结果一致。但在遮荫条件下尤其是在重遮荫的环境中,种子大小对于幼苗的影响是有限的。

表 7 不同光照条件下种子大小与幼苗生长关系

Table 7 Under different light conditions the relation of seed size and seedling relative growth

项目 Item		叶面积比率 LAR(dm ²)	叶面积干质量比 SLA(dm ²)	叶干质量比率 LWR(g·g ⁻¹)	相对生长率 RGR(g·g ⁻¹ ·d ⁻¹)
全光照 Full natural light	大种子 large seeds	0.984 ± 0.132	1.825 ± 0.201	0.693 ± 0.053	1.117 ± 0.116
	小种子 small seeds	1.058 ± 0.135	1.827 ± 0.205	0.696 ± 0.053	1.264 ± 0.112
75% 遮荫 75% of ambient	大种子 large seeds	3.350 ± 0.130	3.939 ± 0.192	0.926 ± 0.052	0.519 ± 0.112
	小种子 small seeds	3.325 ± 0.135	3.862 ± 0.205	0.915 ± 0.054	0.411 ± 0.116
50% 遮荫 50% of ambient	大种子 large seeds	1.928 ± 0.132	2.484 ± 0.201	0.833 ± 0.053	0.485 ± 0.116
	小种子 small seeds	2.344 ± 0.132	2.751 ± 0.201	0.939 ± 0.053	0.443 ± 0.016

数值为平均值 ± 标准误, n = 33 (mean ± SE)

表 8 不同光照条件下种子大小与幼苗生长关系(F、P 值)

Table 8 The analysis of variance of seedling biomass relative growth

项目 Item	叶面积比率 LAR		叶面积干质量比 SLA		叶干质量比率 LWR		相对生长率 RGR	
	F	P	F	P	F	P	F	P
种子大小 Seed size	2.050	0.154	0.153	0.697	0.567	0.452	0.000	0.992
光照处理 Light treatment	152.34	0.000***	53.87	0.000***	10.46	0.000***	26.999	0.000***
种子大小 × 光照处理 Seed size × light	1.534	0.219	0.403	0.669	0.724	0.486	0.674	0.512

表注同表 2 the same as table 2

4.2 黄帚橐吾的种子大小对幼苗生长的影响在播种后 60 d 内是显著的,但在幼苗的生长后期,随着源——库关系的不断转化,这种依赖性几乎消失。在自然光照下,不同大、小种子幼苗对于地上和地下生物量的投入基本一致。而在播种后 120 d,黄帚橐吾幼苗对根的资源分配明显增加;在遮荫条件下,黄帚橐吾种子大小对于幼苗生物量的影响显著,大种子发展的幼苗生物量明显大于小种子幼苗的生物量。虽然在遮荫条件下根的生物量减小,但根生物量与种子大小之间存在显著的正相关。黄帚橐吾幼苗对于光照的依赖性普遍较强。在播后 60 d 来看,自然光照下,黄帚橐吾幼苗对地上生物量的投入增加,小种子对叶资源的分配趋势较显著。但是在播后 120 d,随着气候的逐渐恶化,黄帚橐吾幼苗普遍把光和产物更多地分配到根部,为根的分蘖储备足够的营养。从而达到幼苗的定植成功。这种相关性在重度遮荫(遮荫 75%)下尤为显著。因而认为,在黄帚橐吾幼苗生长的后期,当根生物量达到一定值时,种子大小对于幼苗的影响已不再显著。

4.3 在不同的光照环境中,黄帚橐吾幼苗生物量的分配以及幼苗的形态是不同的。在全光照下,幼苗对于叶和根资源的分配在播后 60 d 内基本一致。这时的幼苗叶片普遍较厚,叶面积不大。叶柄之间的夹角较小。从而有利于避免青藏高原强紫外光对叶片造成的伤害。但在光照条件受到抑制时,在播种后 60 d,由于光照抑制,黄帚橐吾叶片尚未成为成熟的源器官,幼苗通过对叶生物量的投资增大适应光照受限制的生境,在遮荫下幼苗的叶片变薄,叶面积增大,并且叶片的含水量也较高。叶柄较长,叶片与地面呈平行。以更好的利用有

限的光流量。

综上所述,在野外的观察试验中,克隆植物黄帚橐吾的实生苗在自然群落中很少见到,黄帚橐吾同时具有克隆生长和有性繁殖两种方式增殖,种的繁衍不仅仅依于实生苗的定植是否成功。在时间上,黄帚橐吾种子生产存在大、小年的动态变化,在种子生产的小年,母株产生较多的小种子,而在大年,母株往往倾向于生产饱满种子,资源在种子生产和分株生产之间存在着彼此权衡关系(未发表数据)。在人工控制实验下,其种子大小对萌发率、幼苗的建植能力的影响在幼苗生长的早期(在播种后 60 d)普遍很强。在贫瘠的生境中,黄帚橐吾母株更多的增强了扩散能力,以避开不利的生境,扩散出去的种子在适宜的环境中,大种子比小种子具有更强的定植能力,因而使后代的繁殖不仅仅依靠于基株,有利于防止因克隆后代遗传同一性造成的病虫害,造成黄帚橐吾逐步成为退化草地的优势毒杂草。

本试验是在没有考虑自然群落中存在竞争和土壤营养条件下完成的。可能会对实验造成一定的影响。因此,实验还有待在自然群落中进一步验证。

References:

- [1] Ove eriksson. Seed size variation its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Donwallaria majalis*. *Acta oecologia*, 1999, 20 (1) :61 – 66.
- [2] Ke W S, Zhong Z C & Xi H A, *et al.* The variation of seed sizes of *Gordonia acuminata* geographic populations and its effecton seed germination and seedling. *Acta ecologica sinica*, 2000, 20(4) :697 – 701.
- [3] Alexander J, Smart & Lowell E M. Switchgrass seedling development as affected by seed size. *Agron. J. Forages&Turegrass*, 1999, 91 :335 – 338.
- [4] Paz H, Ramos M M. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria*(*rubiaaceae*). *Ecological society of America*, 2003, 84 (2) : 439 – 450.
- [5] Jurado E and westoby M, Seedling growth in relation to seed size among species of arid 3Australia. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 407 – 416.
- [6] Saverimuttu T, Westoby M. Seedling longevity deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology*, 1996, 84 :681 – 689.
- [7] Bo Li, Tomoko S, Yasuhiro Y, *et al.* Effects of light quantity and quality on growth and reproduction of a clonal sedge *Cyperus esculentus*. *Plant Species Bio.*, 2001, 16: 69 – 81.
- [8] Poorter L. Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 1999, 13 :396 – 410.
- [9] Angela T, moles D & Campbell O. Response to comment on “A Brief history of seed size”. *Science*, 2005, 310(4) : 783.
- [10] Liu Z J, Du G Z & Chen J K. Size dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, 26 (1) :44 – 50.
- [11] Zhang S T, Du G Z & Chen J K, *et al.* Effects of seed weight on seedling growth under different nutrient conditions in twenty-four species of *Compositae* in an Alpine Meadow. *Acta Ecologica Sinica.*, 2003, 23(9) :1737 – 1744.
- [12] Jorge Castro. Seed mass versus seedling performance in Scots pine : a maternally dependent trait . *New Phytol*, 1999, 144 :153 – 161.
- [13] Westoby M, Jurado E & Leishman M. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecol&Evol*, 1992, 7 :368 – 372.
- [14] Angela T, Moles & Westoby M. What do seedling die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, 2004, 106(1) :193 – 199.
- [15] Khan M A, Gulzar S. Light, salinity, and temperature effects on the seed germination of perennial grasses . *American Journal of Botany*, 2003, 90 (1) : 131 – 134.
- [16] Broncano M J, Riba M & Retan J. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species , holm Oak and Aleppo pine : a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*, 1996, 138 (1) :17 – 26.

参考文献:

- [2] 柯文山, 钟章成, 席红安, 等. 四川大头茶地理种群种子大小变异及对萌发、幼苗特征的影响. *生态学报*, 2000, 20(4) :697 – 701.
- [10] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)依赖的繁殖分配. *植物生态学报*, 2002, 26 (1) :44 ~ 50
- [11] 张世挺, 杜国祯, 陈家宽, 熊志远. 不同营养条件下 24 种高寒草甸菊科植物种子重量对幼苗生长的影响. *生态学报*, 2003, 23(9) :1737 ~ 1744.