

密度制约决定的植物生物量分配格局*

黎磊¹ 周道玮^{2**} 盛连喜¹

(¹ 东北师范大学城市与环境科学学院, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024; ² 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012)

摘要 基于自然环境下红葱(*Allium cepa* var. *proliferum*)个体各器官生物量积累动态、生物量分配比例动态、生物量比率动态和形态性状对不同种群密度(36、49、64、121 和 225 株·m⁻²)响应的模拟实验,分析了密度制约对其生物量分配格局的影响。结果表明:红葱地上部分、叶和鞘的生物量分配比例均随密度的增加而增加,地下部分和鳞茎的分配比例随密度的增加而下降,而根的分配比例未随密度发生显著变化。除根:叶、根:地上比在密度处理间无显著差异外,各器官间生物量比率均表现出明显的密度依赖性。随着个体的生长,根:鞘、根:叶、根:地上比逐渐减小,鳞茎:叶、鳞茎:鞘、鳞茎:地上比先减小后增加,而地上:地下比先增加后减小。比叶面积与密度呈显著正相关($P < 0.001$),叶面积和根长与密度呈显著负相关($P < 0.05$),而比根长不受密度的影响($P > 0.05$)。由此可见,种内竞争水平会对植物体内的资源分配产生较大影响;植物生物量分配格局响应不同密度具有可塑性,随着密度的增加,红葱个体会增加地上营养器官的生物量分配,并以减小地下无性繁殖器官的生物量分配为代价。最优化分配理论仅在无竞争存在的情况下适用,当竞争发生时,种群密度及其制约性调节是决定植物生物量分配格局的关键因素。

关键词 红葱; 可获得性资源; 生物量比率; 竞争; 资源分配; 选择压力

中图分类号 Q145.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)8-1579-11

Density dependence-determined plant biomass allocation pattern. LI Lei¹, ZHOU Dao-wei^{2**}, SHENG Lian-xi¹ (¹State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, College of Urban and Environmental Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; ²Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(8): 1579–1589.

Abstract: A simulation experiment under natural condition was conducted to study the dynamics of biomass accumulation, biomass allocation percentage, biomass ratio, and morphological traits of *Allium cepa* var. *proliferum* at different plant densities (36, 49, 64, 121 and 225 individuals · m⁻²), aimed to analyze the effects of density-dependence on the biomass allocation pattern of *A. cepa* var. *proliferum*. With increasing plant density, biomass was allocated more to above-ground part, leaf, and sheath, but less to below-ground part and bulb, while the biomass allocation to root biomass remained constant. The biomass ratios of above- to below-ground parts, sheath to leaf, root to sheath, bulb to root, bulb to leaf, bulb to sheath, and bulb to shoot exhibited apparent density-dependence, but the ratios of root to leaf and root to shoot remained unchanged. With the growth of plant, the ratios of sheath to leaf and bulb to root increased gradually, ratios of root to sheath, root to leaf, and root to shoot were in reverse, ratios of bulb to leaf, bulb to sheath, and bulb to shoot increased after an initial decrease, and the ratio of above- to below-ground parts decreased after an initial increase. Plant density had significant negative effects on specific leaf area ($P < 0.001$), positive effects on leaf area and root length ($P < 0.05$), but less effects on specific root length ($P > 0.05$). All the results suggested that intraspecific

* 国家重点基础研究发展计划项目(2005CB12110)资助。

** 通讯作者 E-mail: zhoudaowei@neigae.ac.cn

收稿日期: 2011-01-07 接受日期: 2011-04-12

competition exerted great influence on the resource allocation inside plant bodies. In response to different plant densities, the biomass allocation patterns displayed plasticity. With the increase of plant density, the photosynthates allocated more to above-ground vegetative organs, with the cost of decreasing the photosynthates allocation to below-ground asexual reproductive organ. It was appeared that the “optimal partitioning theory” was only applicable at the absence of plant competition between individual plants. When the competition between plants was present, the population density and density-dependent regulation were the important factors determining plant biomass allocation pattern.

Key words: *Allium cepa* var. *proliferum*; available resource; biomass ratio; competition; resource allocation; selection pressure.

植物资源分配是生活史理论研究的中心内容 (Müller *et al.*, 2000), 有重要的生态学和进化意义 (Snell & Burch, 1975), 而植物体各部分生物量的划分是植物体内有限资源分配的反映 (朱志红和王刚, 2002)。最优化分配理论预测, 植物响应环境条件的变化是通过调节各器官的生物量分配, 以最大化地获取光、营养和水等受限资源 (McConnaughay & Coleman, 1999)。按照这个理论, 植物应该增大获取限制资源的器官分配, 而减少获取非限制资源的器官分配 (Weiner, 2004; 王天慧, 2006), 表现为当光资源受限时, 植物分配更多的资源给茎和叶的生长; 而营养受限时, 植物往往增大根的产量 (Bloom *et al.*, 2004)。大量的实验数据表明, 在无邻体植物竞争的情况下, 受限资源的数量影响植物各器官生物量的分配, 且资源分配模式符合上述最优化分配理论 (McConnaughay & Coleman, 1999; Müller *et al.*, 2000; Ryser & Eek, 2000)。

密度是自然界的重要选择压力之一 (Japhet *et al.*, 2009), 密度制约则是自然植物种群普遍存在的特征。密度制约通过改变种群内每个植株可获得性资源的数量, 使邻体间发生地上的光竞争和地下的水分与矿质营养竞争。以往关于植物资源分配的研究大多是采用人工模拟的方法制造资源短缺的条件 (McConnaughay & Coleman, 1999; Müller *et al.*, 2000; Ryser & Eek, 2000; Runk & Zobel, 2007), 如人为地控制光照强度。然而在自然种群中, 植物可获得性资源的有限性通常是由于邻株植物的物理或几何上的拥挤效应引起的, 如邻体遮阴造成的光竞争。从以往关于最优化分配理论的研究来看密度制约对植物生物量分配格局的潜在影响多被忽视, 即未考虑邻体竞争的作用。有研究表明邻体影响的强度不同, 将导致个体间在生长发育、繁殖和防御能力上的差异, 而植物必须权衡这些功能间的资源分配 (刘左军

等, 2002)。然而, 当存在其他植物干扰时, 也就是在竞争发生的情况下, 植物的资源分配是否仍遵循最优化分配理论却尚无明确的结论 (王平等, 2007)。Casper 等 (1998) 的实验数据表明, 在光竞争存在情况下, 苘麻个体根冠比并未发生改变, 这与其他一些实验得出的植物根冠比下降的结论相背 (Wilson, 1988; Aerts *et al.*, 1991; Dale & Causton, 1992)。

虽然在过去的几十年, 已经有大量的研究关注最优化分配理论, 但是对于植物生长过程中各器官资源分配的变化过程鲜有报道, 这不利于分析和理解种群动态, 而密度制约对个体生长的调节实际上是一个动态的过程。此外, 一些研究过多依赖于根冠比 (平晓燕等, 2007), 原因在于测量地上和地下部分生物量的方法相对简单, 并且根冠比的变异易于解释 (Japhet *et al.*, 2009)。但是从功能的角度看, 仅仅用地上和地下部分生物量描述植物的生物量分配格局不合理, 例如, 若将茎和叶视为一个整体 (地上部分), 则不能明确地区分二者在功能上的差异 (Poorter & Nagel, 2000)。

本文以 2 年生植物红葱 (*Allium cepa* var. *proliferum*) 为研究对象, 基于自然环境下红葱个体各器官生物量积累动态、生物量分配比例动态、生物量比率动态和形态性状对不同种群密度 (36、49、64、121 和 225 株·m⁻²) 响应的模拟实验, 分析密度制约对其生物量分配格局的影响。试图在种内不同的竞争强度下验证和完善最优化分配理论, 为了解植物生物量分配格局对不同种群密度的响应机制提供理论基础, 同时揭示植物生物量分配格局对于个体竞争能力的重要性。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

实验样地设在中国科学院长岭草地农牧生态研

究站(123°44' E, 44°40' N), 土壤类型为沙壤土, 为半干旱、半湿润温带大陆性季风气候, 春季干旱多风, 夏季炎热多雨, 6—8月平均气温超过 20℃, 年平均气温为 4.6℃—6.4℃, 年平均降水量为 449.5 mm, 且 60% 集中在夏季, 年平均蒸发量为降水量的 3 倍, 降雨在年度和季节间存在波动和不均一的分布。该地区光热比较充分, 而且雨热同季, 适于植物生长。

1.2 实验材料

红葱为 2 年生百合科草本植物, 耐寒、喜湿, 适应性较强。其根弦状, 叶管状、先端尖; 叶鞘抱合成假茎, 假茎基部膨大, 形成鳞茎, 丛生于短缩茎上; 鳞茎纺锤形或卵形器官, 分蘖性强(罗国杨等, 2006)。与其他植物不同, 鳞茎植物的生长起始于鳞茎, 鳞茎储存了大量的光合产物, 因此, 地下部分生物量比例大, 有利于研究植物地下器官的生物量分配。红葱广泛分布于我国南部, 在东北地区经过长期的驯化栽培, 已具备 1 年生植物的生活史对策, 即可以在 1 年内完成其整个生活史, 因此通常作 1 年生栽培。经实地调查, 红葱在东北地区一般于 4—5 月份种植。

供试红葱种球购自市场, 精心选择饱满、无病虫害、大小均匀的葱头作为实验材料, 储存于 4℃ 冰箱, 播种前恢复至室温。

1.3 研究方法

采用 5 个种植密度: 36(D1)、49(D2)、64(D3)、121(D4) 和 225(D5) 株·m⁻², 即株距分别为 0.19、0.16、0.13、0.1 和 0.07 m。小区面积为 5 m×5 m, 3 次重复, 共 15 个小区, 采用完全随机实验设计。播前施加复合肥 133 g·m⁻² (15% N, 15% P, 15% K)。2008 年 5 月 7 日采用打孔法种植, 埋深 3 cm。后期管理为常规浇水、锄草, 6 月 8 日使用辛硫磷灭蛆。为了防止边缘效应, 实验地四周设宽为 1 m 的保护行。

苗出齐后每 16 d 收获 1 次, 共 4 次收获: 5 月 23 日(T1), 6 月 9 日(T2), 6 月 25 日(T3), 7 月 11 日(T4), 每个处理每次破坏性取样 90 株, 分别用底面边长为 0.19、0.16、0.13、0.1 和 0.07 m 的长方体铁管在固定面积内取根, 0.5 m 深。取样前测量株高(从地面至植株顶端)、叶片长, 记录叶片数, 取样后测量鳞茎直径, 记录鳞茎分蘖数。将植株分为根、鳞茎、鞘和叶片共 4 部分, 用水冲洗净鳞茎和根, 将鳞茎切碎、叶片纵向剪开, 所有根和叶片分别平铺在

置有刻度尺的白纸上, 采用数码相机(Nikon, Coolpix s200) 获取根、叶片和参照直尺的数字图像, 利用 SigmaScan 软件(SigmaScan Pro 5.0) 计算植株根长和叶面积, 每个处理测 30 株。然后将各部分分别包装, 80℃ 烘箱内烘干 120 h 至恒重后称重。根据以下公式计算平均分蘖重、比叶面积(SLA) 和比根长(SRL): 平均分蘖重(g) = 鳞茎生物量(g)/分蘖数, 比叶面积 = 叶面积(cm²)/叶干重(g), 比根长 = 总根长(cm)/根干重(g)。

1.4 数据分析

用 SPSS 软件(SPSS 13.0 for Windows, Chicago, USA) 进行单因素方差分析(one-way ANOVA) 和相关分析(correlation analysis)。one-way ANOVA 先进行方差齐性检验, 若方差不齐($P < 0.05$), 则将数据进行 lg 转换, 使其符合正态分布, 然后分析不同密度处理对各时期植株形态特征、各器官生物量、分配比例和生物量比率的影响; Duncan 检验($P = 0.05$) 分析不同密度下各数量性状差异的显著性。在线性函数($y = a + bx$)、指数函数($y = ae^{bx}$)、幂函数($y = ax^b$)、变形双曲线函数($y = a + b/x$)、二项式函数($y = ax^2 + bx + c$) 5 种函数关系中, 选择相关程度最高的一种, 作为各器官间生物量比率和各器官生物量分配比例与时间之间关系的拟合模型。用相关分析方法分析植株各形态性状与密度间的相关性。植株地上生物量为鞘和叶生物量之和, 地下生物量为根和鳞茎生物量之和, 总生物量为地上生物量和地下生物量之和。生物量分配比例为各器官生物量占总生物量的百分比。各器官间生物量比率(根: 鞘、根: 叶、根: 地上、鞘: 叶、根: 鳞茎、鳞茎: 叶、鳞茎: 鞘和鳞茎: 地上) 为 2 种器官生物量的比值。地上: 地下为地上与地下部分生物量的比值。

2 结果与分析

2.1 密度对植物个体各部分生物量积累动态的影响

2.1.1 各器官的生物量积累动态 植物各器官绝对生物量的变化直接影响着生物量分配的状况。密度对红葱各器官的生物量有显著影响($P < 0.001$)。除了第 1 个收获期外, 各器官生物量在生活史周期的各阶段均随着密度的增加而减小(图 1)。在生长末期, 处于 D1-密度植株的叶生物量是处于 D5-密度植株的 3 倍, 鞘生物量是 2.1 倍, 鳞茎生物量是 5.5 倍, 根生物量是 3.1 倍, 红葱叶、鞘、鳞茎、根生物量

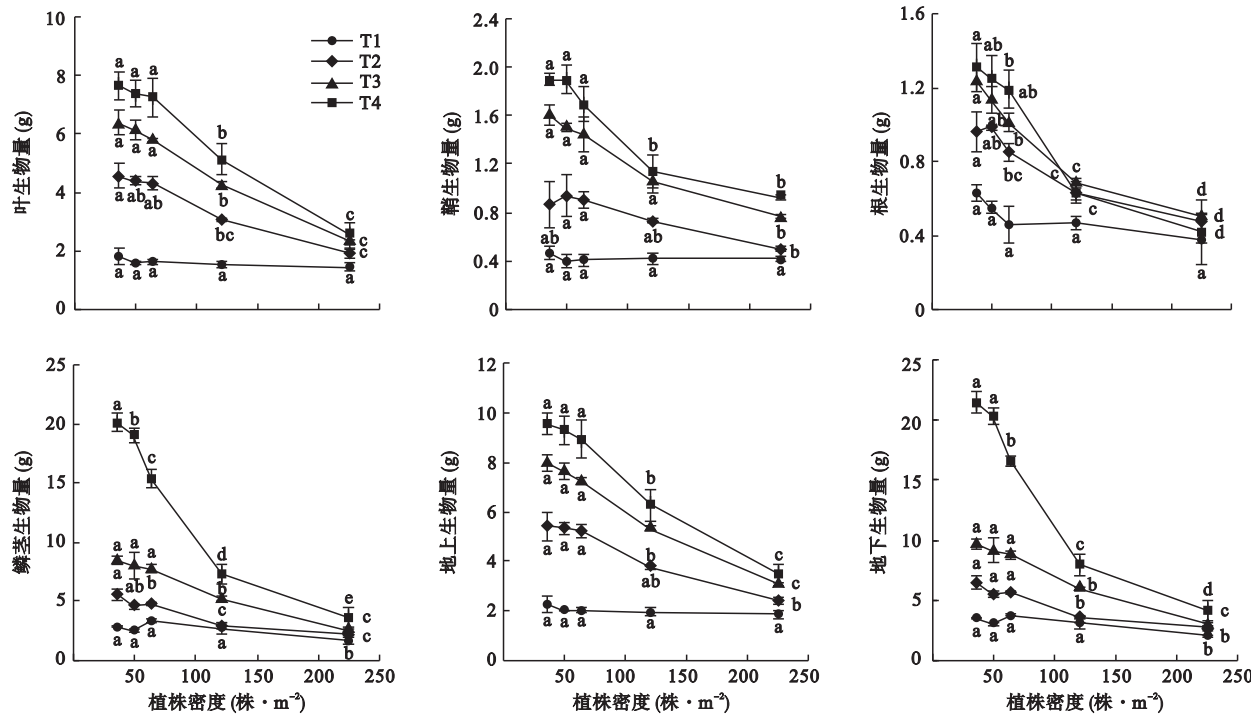


图 1 不同植株密度对红葱地上、地下部分和各器官生物量积累动态的影响
Fig. 1 Effects of plant density on dynamics of biomass accumulation of above- and below-ground parts and organs of *Allium cepa* var. *proliferum*
T1: 5月23日, T2: 6月9日, T3: 6月25日, T4: 7月11日。误差线表示标准误。不同小写字母表示相同时期不同密度处理下差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

的变异系数分别为 0.45、0.30、0.51 和 0.34, 可见鳞茎的生长变化最大, 叶其次, 鞘的生长变化最小。随着时间的推移, 叶、鞘、根生物量积累速率均逐渐减小, 而处于 D1-、D2-和 D3-密度的个体, 其鳞茎生物量积累速率在 T3-T4 期间显著增加 (图 1)。红葱各器官的生物量积累速率均随着密度的增加而显著减小 ($P < 0.05$)。

2.1.2 地上和地下部分的生物量积累动态 除了第一个收获期外, 红葱地上和地下部分的生物量在生活史周期的各阶段均随着密度的增加而显著减小 ($P < 0.001$)。针对地上生物量而言, 处于 D1-密度植株的增长量最大, 在 T1-T4 期间, 其地上生物量净增长量是处于 D5-密度植株的 4.5 倍 (图 1)。针对地下生物量而言, 处于 D1-、D2-和 D3-密度植株的净增长量是 D4 的 1.5 倍, 是 D5 的 11.2 倍 (图 1)。在生长末期 (T4), 处于 D1-密度植株的地上生物量是 D5 的 2.8 倍, 地下生物量是 5.2 倍 (图 1)。

2.2 密度对植物个体各器官生物量分配比例的影响

在生长季末, 密度对红葱个体叶、鞘和鳞茎的生物量分配比例有极显著的影响 ($P < 0.001$), 随着密

度的增加, 叶和鞘的生物量分配比例均增加 ($P < 0.001$), 鳞茎生物量分配比例减小 ($P < 0.001$), 而根的生物量分配比例在生活史周期中任何阶段均不受密度的影响 ($P > 0.05$) (图 2)。植株地上部分所占比例随着密度的增加而显著增加 ($P < 0.001$), 而地下部分所占比例显著减小 ($P < 0.001$)。各密度处理下, 植株地下部分生物量分配比例在 56.0% ~ 69.2%。

随着时间的推移, 各密度下植株叶和鞘的生物量分配比例均表现出先增加后减小的趋势, 各密度下叶和鞘的生物量分配比例与时间之间均呈开口向下的二项式函数关系 (图 2, 表 1); 根生物量分配比例随着时间的推移逐渐减小, 各密度下植株根生物量分配比例与时间之间均呈负相关的线性函数关系 (图 2, 表 1); 而鳞茎生物量分配比例随着时间的推移先略微减小, 随后在生长末期急剧增加, 各密度下植株鳞茎生物量分配比例与时间之间均呈开口向上的二项式函数关系 (图 2, 表 1)。

各种环境条件下植物生长的综合表现是植物生物学特性的反映 (孙志蓉等, 2007a, 2007b)。在生长季末, 各密度处理下红葱平均单株叶、鞘、鳞茎、根

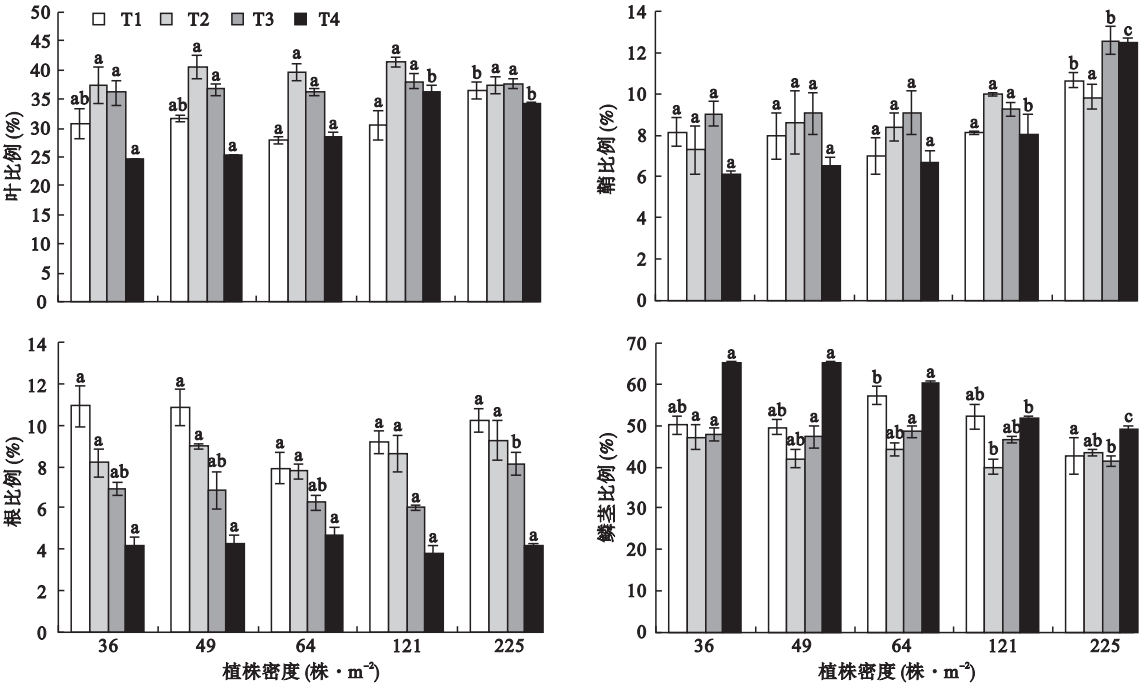


图2 不同植株密度对红葱个体生物量分配比例动态的影响
Fig.2 Effects of plant density on dynamics of biomass allocation ratios for *Allium cepa* var. *proliferum*

表1 不同密度下红葱各器官生物量分配比例与时间之间关系的拟合模型
Table 1 Simulated models on relationships between ratios of biomass allocation and time of *Allium cepa* var. *proliferum*

器官比例	密度	回归方程	参 数			
			a	b	c	r
叶	D1	$y=ax^2+bx+c$	-0.0002	0.0128	0.1469	0.998
	D2	$y=ax^2+bx+c$	-0.0002	0.0145	0.1376	0.995
	D3	$y=ax^2+bx+c$	-0.0002	0.0151	0.0922	0.969
	D4	$y=ax^2+bx+c$	-0.0001	0.0107	0.1733	0.892
	D5	$y=ax^2+bx+c$	-4×10^{-5}	0.0030	0.3267	0.968
鞘	D1	$y=ax^2+bx+c$	-2×10^{-5}	0.0013	0.0620	0.652
	D2	$y=ax^2+bx+c$	-3×10^{-5}	0.0023	0.0502	0.948
	D3	$y=ax^2+bx+c$	-4×10^{-5}	0.0030	0.0304	0.964
	D4	$y=ax^2+bx+c$	-3×10^{-5}	0.0023	0.0524	0.962
	D5	$y=ax^2+bx+c$	6×10^{-6}	-1×10^{-6}	0.1017	0.788
根	D1	$y=ax+b$	-0.0013	0.1289	-	-0.990
	D2	$y=ax+b$	-0.0014	0.1320	-	-0.997
	D3	$y=ax+b$	-0.0007	0.0947	-	-0.955
	D4	$y=ax+b$	-0.0012	0.1161	-	-0.973
	D5	$y=ax+b$	-0.0012	0.1276	-	-0.935
鳞茎	D1	$y=ax^2+bx+c$	0.0002	-0.0127	0.6617	0.980
	D2	$y=ax^2+bx+c$	0.0003	-0.0167	0.6994	0.999
	D3	$y=ax^2+bx+c$	0.0002	-0.0185	0.8008	0.985
	D4	$y=ax^2+bx+c$	0.0002	-0.0132	0.6790	0.889
	D5	$y=ax^2+bx+c$	7×10^{-5}	-0.0042	0.4819	0.890

D1:36,D2:49,D3:64,D4:121,D5:225 株·m⁻²。n=30。

的生物量分别为 6.00、1.51、13.12 和 0.96 g,分别占总生物量(21.59 g)的 27.8%、7.0%、60.8% 和

4.4%,地上与地下部分生物量之比为 0.53,可见红葱总体上向地下部分分配的生物量比例较大。

2.3 密度对植物个体各器官间生物量比率的影响

植物生物量分配格局的变化规律可以用各器官间的生物量比率来分析。除了在不同生长期存在微小差别以外,红葱响应于不同密度,各器官生物量分配比率变化的总体规律是:随着密度的增加;根:鞘、鳞茎:根、鳞茎:叶、鳞茎:鞘、鳞茎:地上比显著减小 ($P<0.05$);鞘:叶、地上:地下比显著增加 ($P<0.05$);而根:叶、根:地上比无显著变化 ($P>0.05$) (图 3,表 3)。在生长季末,各密度下植株地上和地下生物量之比在 0.45 ~ 0.79,地上:地下比随密度的增大而增大。

在红葱个体的生长过程中,根:鞘、根:叶、根:地上比逐渐减小,各密度下根:鞘、根:叶、根:地上比与时间之间均呈负相关的线性函数关系(图 3,表 2);鳞茎:叶、鳞茎:鞘、鳞茎:地上比在 T1-T2 期间逐渐减小,在 T2-T4 期间逐渐增大,各密度下鳞茎:叶、

鳞茎:鞘、鳞茎:地上比与时间之间的关系模型均呈开口向上抛物线(图 3,表 2);而地上:地下比在 T1-T2 期间逐渐增大,在 T2-T4 期间逐渐减小,各密度下地上:地下比与时间之间的关系模型表现为开口向下的抛物线(图 3,表 2)。

2.4 密度对植物个体形态性状的影响

植物的表型可塑性是其生物量分配格局发生变化的外在反映。密度对叶面积有显著性影响 ($P<0.05$),对比叶面积、叶片长、株高、鳞茎直径和分蘖重均有极显著的影响 ($P<0.001$),比根长和鳞茎分蘖数则不受密度的影响 ($P>0.05$)。叶面积、根长、鳞茎直径和分蘖重与密度均呈显著的负相关关系 ($r_{\text{Leaf area}} = -0.45, r_{\text{Root length}} = -0.80, r_{\text{Bulb diameter}} = -0.84, r_{\text{Tiller weight}} = -0.99$),比叶面积、叶长和株高与密度均呈显著的正相关关系 ($r_{\text{SLA}} = 0.83, r_{\text{Leaf length}} = 0.92, r_{\text{Plant height}} = 0.85$)。

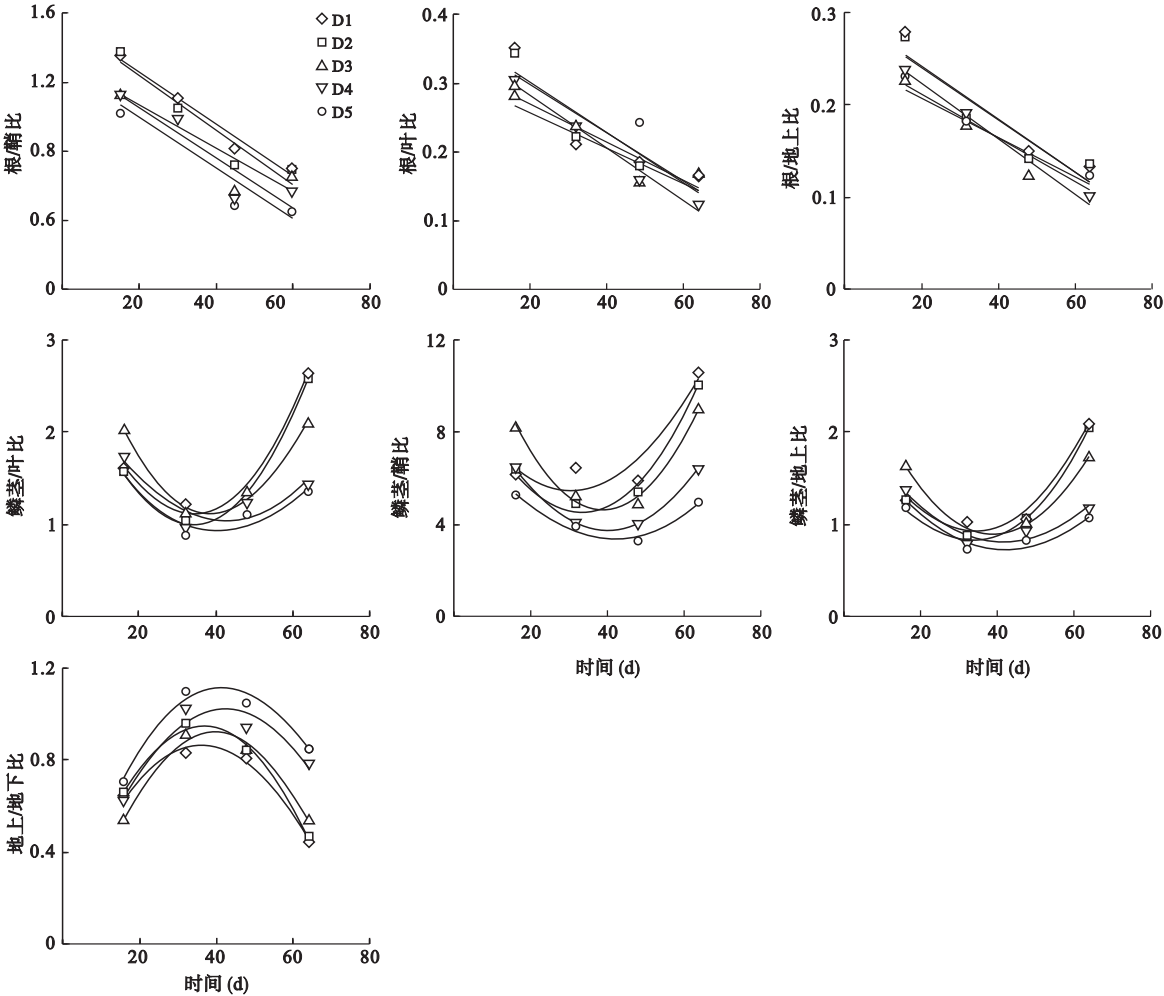


图 3 响应不同植株密度红葱各器官间生物量比率的时间动态
Fig. 3 Dynamics of biomass ratio between different parts of *Allium cepa* var. *proliferum* in response to different plant densities
D1:36, D2:49, D3:64, D4:121, D5:225 株·m⁻²。

表 2 不同密度下红葱各器官间生物量比率与时间之间关系的拟合模型
Table 2 Simulated models on relationships between biomass ratios and time of *Allium cepa* var. *proliferum*

器官比	密度	回归方程	参 数			
			<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>r</i>
根/鞘比	D1	$y=ax+b$	-0.0150	1.5546	-	-0.958
	D2	$y=ax+b$	-0.0158	1.5492	-	-0.956
	D3	$y=ax+b$	-0.0125	1.3191	-	-0.882
	D4	$y=ax+b$	-0.0144	1.3374	-	-0.919
	D5	$y=ax+b$	-0.0148	1.2940	-	-0.916
根/叶比	D1	$y=ax+b$	-0.0037	0.3739	-	-0.895
	D2	$y=ax+b$	-0.0035	0.3686	-	-0.908
	D3	$y=ax+b$	-0.0026	0.3095	-	-0.928
	D4	$y=ax+b$	-0.0038	0.3595	-	-0.990
	D5	$y=ax+b$	-0.0027	0.3238	-	-0.929
根/地上比	D1	$y=ax+b$	-0.0029	0.3004	-	-0.917
	D2	$y=ax+b$	-0.0028	0.2975	-	-0.920
	D3	$y=ax+b$	-0.0021	0.2504	-	-0.926
	D4	$y=ax+b$	-0.0030	0.2835	-	-0.982
	D5	$y=ax+b$	-0.0024	0.2597	-	-0.949
鳞茎/叶比	D1	$y=ax^2+bx+c$	0.0016	-0.1110	2.9897	0.989
	D2	$y=ax^2+bx+c$	0.0018	-0.1205	3.0575	0.999
	D3	$y=ax^2+bx+c$	0.0017	-0.1309	3.6825	0.987
	D4	$y=ax^2+bx+c$	0.0010	-0.0802	2.7298	0.902
	D5	$y=ax^2+bx+c$	0.0009	-0.0708	2.4018	0.921
鳞茎/地上比	D1	$y=ax^2+bx+c$	0.0012	-0.0827	2.3088	0.985
	D2	$y=ax^2+bx+c$	0.0014	-0.0934	2.4113	0.998
	D3	$y=ax^2+bx+c$	0.0014	-0.1059	2.9690	0.994
	D4	$y=ax^2+bx+c$	0.0008	-0.0668	2.2027	0.941
	D5	$y=ax^2+bx+c$	0.0007	-0.0557	1.8829	0.961
鳞茎/鞘比	D1	$y=ax^2+bx+c$	0.0043	-0.2673	9.6176	0.934
	D2	$y=ax^2+bx+c$	0.0059	-0.4014	11.3000	0.992
	D3	$y=ax^2+bx+c$	0.0070	-0.5420	15.1900	0.990
	D4	$y=ax^2+bx+c$	0.0047	-0.3789	11.3130	0.999
	D5	$y=ax^2+bx+c$	0.0030	-0.2458	8.5296	0.977
地上/地下比	D1	$y=ax^2+bx+c$	-0.0005	0.0389	0.1543	0.994
	D2	$y=ax^2+bx+c$	-0.0007	0.0495	0.0462	0.995
	D3	$y=ax^2+bx+c$	-0.0007	0.0530	0.1322	0.992
	D4	$y=ax^2+bx+c$	-0.0005	0.0462	0.0423	0.952
	D5	$y=ax^2+bx+c$	-0.0006	0.0489	0.0884	0.978

D1:36,D2:49,D3:64,D4:121,D5:225 株·m⁻²。n=30。

表 3 4 个收获期不同植株密度对红葱各器官生物量比率的影响
Table 3 Effects of plant density on biomass ratio between different parts of *Allium cepa* var. *proliferum* during four harvest time

时期	根/鞘比	鞘/叶比	根/叶比	根/地上比	鳞茎/根比	鳞茎/叶比	鳞茎/鞘比	鳞茎/地上比	地上/地下比
T1	0.008 **	0.081	0.097	0.092	0.000 **	0.001 **	0.000 **	0.000 **	0.004 **
T2	0.090	0.080	0.097	0.094	0.034 *	0.014 *	0.000 **	0.000 **	0.000 **
T3	0.007 **	0.016 *	0.081	0.066	0.058	0.033 *	0.000 **	0.015 *	0.000 **
T4	0.009 **	0.022 *	0.072	0.053	0.006 **	0.004 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **

P<0.05; * * P<0.01。

表 4 不同植株密度对红葱各数量性状影响的单因素方差分析

Table 4 One-way ANOVA of quantitative characters of *Allium cepa* var. *proliferum* under different densities

自变量	因变量	d.f.	F 值	P 值
密度	根长	9	30.53	0.000 **
	比根长	9	3.65	0.052
	叶面积	9	2.98	0.043 *
	比叶面积	9	22.73	0.000 **
	叶片长	29	22.32	0.000 **
	株高	29	30.61	0.000 **
	鳞茎直径	29	14.05	0.000 **
	分蘖数	29	1.63	0.400
	分蘖重	29	136.05	0.000 **

* $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。

表 5 植株密度与红葱各数量性状的相关分析

Table 5 Correlation analysis of plant density and quantitative characters for *Allium cepa* var. *proliferum*

自变量	因变量	d.f.	Pearson 相关系数
密度	根长	9	-0.800 **
	比根长	9	-0.251
	叶面积	9	-0.449 *
	比叶面积	9	0.827 **
	叶片长	29	0.924 **
	株高	29	0.854 **
	鳞茎直径	29	-0.841 **
	分蘖数	29	-0.243
	分蘖重	29	-0.990 **

* $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。

3 讨 论

Poorter 和 Nagel (2000) 指出,并不是所有植物都具有一成不变的生物量分配格局,其取决于物种类型、个体发育和栖息地环境。个体发育对植物各器官生物量分配的影响因物种而异,反映了有机体在整个生长发育阶段中各种功能(生长、繁殖和防御等)的优先选择次序的变化,一般被认为由基因型决定(Weiner,2004)。针对环境资源水平对植物资源分配的影响,最优化分配理论预测:在低光条件下,植物分配更多的资源给茎、叶的生长,而在低营养条件下,植物往往增加根的产量(Johnson & Thornley,1987;Dewar,1993;Bloom *et al.*,2004)。从以往的研究来看,最优化分配理论尚未考虑邻株植物竞争和多种环境因子组合的复杂环境的影响,而且受限资源的短缺条件一般通过人工模拟实现,相同基因型在不同种内竞争强度下会采用不同的生物量最优分配策略,即植物的生物量分配格局响应不同种群密度具有可塑性,不同的生物量分配格局反

映了来自不同选择压力的不同对策,随着密度的增加,红葱会增加地上营养器官的生物量分配,并以减小地下无性繁殖器官的生物量分配为代价;最优化分配理论仅在无邻体竞争存在的情况下适用,当竞争发生时,种群密度及其制约性调节是决定植物生物量分配格局的关键因素。

3.1 植物生物量分配格局对密度的响应

生物量分配格局是决定植物获取资源、竞争以及繁殖能力的重要因素,也是反映植物竞争能力的重要指标(Tremmel & Bazzaz,1995;Anten & Hirose,1998;Wang *et al.*,2008),影响有机体的适合度(Snell & Burch,1975)。植物对地上光资源和地下水、矿质营养的竞争能力的高低是通过权衡地上和地下器官的生物量分配比例实现的。研究表明,在高密度条件下,植株将分配更多的光合产物给叶和鞘的生长,同时减少鳞茎的生物量分配,而根的生物量分配在各密度下始终保持恒定。这说明,对于基因型相同的植物个体,其生物量分配格局响应不同竞争强度具有可塑性。密度制约主要通过影响邻株植物间地上和地下器官的资源竞争强度来调节个体的资源配置。此外,在高密度环境中,红葱增加地上部分的生物量分配而减少地下部分的生物量分配,这预示着红葱对地上光资源的竞争能力随着密度的增加而增加,而对水、矿质营养和物理空间等地下资源的竞争能力随着密度的增加而降低。光合产物在红葱各器官间分配的时间动态表明,随着个体的生长,邻体间的相互作用由地上竞争占优势逐渐转化为地下竞争占优势。红葱种群的地下竞争主要是地下环境空间的有限性导致的鳞茎之间的物理性干扰。

植物可以通过调节分配地上和地下各器官的生物量对资源的竞争作出反应(平晓燕等,2007),以保证自身能够最大化地吸收受限资源(Bloom *et al.*,1985;Chapin *et al.*,1987)。按照最优化分配理论,当光资源受限时,植物增大茎和叶的分配,根冠比减小;而营养受限时,植物增大根的分配,根冠比增加。需要强调的是,只有在竞争不存在的情况下,植物的资源分配才符合上述最优化分配理论。研究表明,在高密度条件下,也就是在地上竞争和地下竞争同时存在的条件下,红葱的地上部分生物量比例增加,地下部分生物量比例减小,这与上述最优化分配理论中光资源受限的情况一致。在构件水平上,红葱叶和鞘的生物量比例增加,而根的生物量比

例几乎是一个常数,这与最优化分配理论中光资源受限和矿质营养受限的情况均不一致,这是由于相邻红葱个体之间的竞争主要是相应的鳞茎对地下环境空间的物理性竞争,而并非对营养元素的竞争。Casper 等(1998)通过研究光竞争对苘麻(*Abutilon theophrasti*)生物量分配的影响,发现当光竞争存在时,光合产物的分配并未向植物的地上部分增加,这与其他一些实验得出的光照强度降低时,植物根冠比下降的结论相反。王平等(2006)表明,产生分歧的部分原因,可能是由于实验设计中竞争光源的强度和质量不同而造成,在天然群落中,对光的竞争是来自邻株植物的遮荫,这种荫蔽效果改变了目标植物所处光环境的红外/远红外光比率(R:FR),而人工模拟实验造成的光竞争条件通常仅降低光照强度而光质(红外/远红外光)无变化。由此可见,最优化分配理论仅在无邻株植物竞争存在的情况下适用。

在密度条件下,红葱分配更多的资源给叶片和鞘的生长可以主要归因于株高的增加与叶的延长,这2种表型变异都是植物对遮荫的“躲避反应”,植物可以通过周围环境中红外/远红外光比率(R:FR)的变化感应相邻个体的存在(Aphalo & Ballaré, 1995; Cipollini & Schultz, 1999)。虽然高密度下植物个体叶面积较小,但是较高的SLA意味着植株单位质量叶片的光合速率与叶片的相对生长速率较高;较高的SLA和较长的叶片共同表明,红葱个体鞘生物量分配比例的增加不是以牺牲叶片生物量分配为代价。虽然在密度下红葱个体根长减小,但是SRL不变,这说明植株单位质量根吸收营养和水分的能力、根的延长速率以及根的周转率不受密度的影响,这很可能是由于植物地下部分对资源的竞争是“不对称”的,同时也反映了光合产物在根系的生物量分配比例不依赖于种群密度的变化。

鳞茎是红葱地下部分的主体,也是鳞茎植物的无性繁殖器官。根据前人的研究,植物个体繁殖分配与密度的关系目前有3种结论:(1)高密度下植物将更多的资源分配给繁殖器官(Weiner, 1988; 朱志红等, 2005);(2)增加密度会导致繁殖分配比例的下降(Hawthorn & Cavers, 1982; Schmid & Harper, 1985);(3)繁殖分配比例不受密度的影响(杜国祯等, 1999; 朱志红和王刚, 2002)结果表明,当红葱处于低密度时,它们的“行为”更像“r”策略物种,分配更多的资源给繁殖结构(高繁殖努力)的生长;而当

植物处于高密度时,它们的“行为”更像“k”策略物种,分配更多的资源给竞争结构的生长(鞘和叶),减小对繁殖结构的分配。红葱鳞茎直径和平均分蘖重均与密度呈显著的负相关,也恰恰反映了高密度条件下红葱减少了对繁殖器官的投入。由于鳞茎生物量分配比例受到种群密度的制约性调节,而根生物量分配比例保持恒定水平,因此叶片和鞘生物量分配比例的增大是以鳞茎生物量分配比例的减小为代价。此外,一些实验表明,植物的有性繁殖器官和繁殖分配均为个体大小依赖的关系(刘左军等, 2002)。植物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,有性繁殖器官大小将随个体大小而增加(杜国祯等, 1999; 刘左军等, 2002)。然而,针对无性繁殖器官而言却并未得出类似的结论,因此有待进一步的研究。

虽然有关密度对植物资源分配影响的研究已经有一些报道,但对于植物生物量分配格局是否受到密度制约调节,以及植物在不同竞争强度下将采取何种资源分配对策目前尚无定论。彭方仁和王良桂(1998)、方华和孔凡斌(2003)认为,虽然密度对植物各器官生物量有显著影响,但是各器官的生物量分配比例在不同密度条件下却大致相同。孙志蓉等(2007b)的实验表明,在不同密度下,甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)各器官生物量分配比例受密度的显著影响,单株茎生物量分配比例随密度的增大而减小,根、叶生物量分配比例均随密度的增大而减小,而地上部分生物量所占比例变化不大。一些实验表明,植物支持器官(茎)的生物量分配比例增大是以资源获取器官(叶和根)的生物量分配比例减小为代价(Givnish, 1982; Schmitt & Wulff, 1993)。此外,孙志蓉等(2007a)的研究表明,小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)单株叶的生物量分配比例随着密度的增加而增加,根和茎的生物量分配比例随着密度的增加而减小,其结果显然违背了“躲避遮荫假说”的预测(Schmitt *et al.*, 1995)。

3.2 植物各器官生物量积累动态对密度的响应

植物各器官生物量的高低反映光合产物在各功能部分积累的多少,直接影响着最优化分配格局。在不同竞争强度下,植物的表型可以通过各器官大小的可塑性反应发生调整(Sachs, 1999; Cheplick, 2006),这也是改变不同器官间生物量分配的一种方式(Bonser & Aarssen, 2003)。植物个体间的相互作用实际上是可获得性资源的有限性导致的构件水

平的竞争。由于在同一个植物种群中,每个个体的生态位几乎完全相同,因此对资源的需求结构也完全一致,而生存位置固定的植物种群,其所处环境为植物各功能部分所能捕获的各种资源的供应率显然是有限的(韩文轩和方精云,2008)。因此,在植物种群的快速生长阶段,资源的供不应求引起邻株植物的相同功能部分对有限资源的竞争,为植物生物量分配格局发生可塑性调整提供了可能。

红葱鳞茎生物量的积累速率随着密度的增加而降低,主要有两方面的原因:首先,在高密度条件下,单株占有的地下环境空间相对较窄,限制了鳞茎的横向生长;其次,拥挤效应降低了叶片截获光资源的能力(Maliakal *et al.*, 1999),从而减少了地上部分光合产物向地下部分的运输。这也可以用来解释红葱地下生物量分配比例随着密度的增加而减小的现象。在生长季末,随着密度的增加,鳞茎的生长变化最大,叶片其次,鞘的生长变化最小,表明密度对红葱地下器官生物量的制约作用上大于地上器官,处于高密度种群的植株从而可以获得更大的地上生物量分配比例。

3.3 植物各器官分配比率动态对密度的响应

植物生物量分配格局的变化规律可以用各器官间的生物量比率分析,后者是植物适合度的重要体现,体现了权衡的思想。生物量比率随密度的变化趋势表明,在高密度条件下,相对于鳞茎,植株倾向于分配更多的资源给叶片、鞘和根的生长。高密度下,植株地上器官相对于地下器官的生物量比率增加可以提高其自身适合度,有利于植株在光竞争过程中获胜。

不同密度下生物量比率的时间动态反映了各器官在整个生长发育阶段中生物量积累速率的相对大小。总的来说,红葱地下器官的生物量积累速率大于地上器官。在红葱个体的生长过程中,对于根而言,植株倾向于分配更多的光合产物给地上器官的生长;而对于鳞茎而言,在生活史周期的初始阶段,植株倾向于分配更多的光合产物给地上器官的生长,但是随着时间的推移,光合产物对鳞茎的相对生物量分配反而越来越多。

植物地上部分与地下部分生物量的比值能反映地上竞争和地下竞争的相对重要性以及植物对光、水和矿质营养等环境资源的竞争能力。竞争可以分为2种类型:单侧竞争和双侧竞争(Weiner & Thomas, 1986)。如果植株间竞争光,则竞争是“不对称”

的(单侧竞争);相反,如果植株间竞争地下资源,则竞争是“对称”的(双侧竞争)。结果表明,红葱个体地上:地下比在生活史的中后期有逐渐减小的趋势,可见地下部分生长比地上部分生长快。这说明,邻体间对资源的竞争随着个体的生长逐渐变得更“对称”,红葱种群地下部分对资源的竞争占主导地位。

本研究揭示了不同密度(或全竞争)条件下植物生物量分配格局的变化规律及响应机制,在一定程度上验证和完善了最优化分配理论,为了解植物个体在邻体竞争存在的情况下,并因这种竞争而导致资源水平改变时的响应机制提供了实验依据,也为进一步评价最优化分配理论提供了理论基础。尽管如此,不同空间发生的地上、地下竞争过程对目标植物生物量分配格局的影响及其机制目前尚无定论。在自然群落中,目标植物大多受制于种间竞争,针对具有不同生理特性的邻株植物,同样的密度有可能对目标植物造成的竞争强度完全不同,因此仍需在此方面展开更详细的研究。

致谢 澳大利亚 Wagge Wagga 农业研究所首席科学家李光禄研究员和东北师范大学田雨博士在论文修改中提出了宝贵意见,在此表示感谢。

参考文献

- 杜国祯,孙国钧,王兮之,等. 1999. 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, **8**(2): 26-33.
- 方华,孔凡斌. 2003. 不同密度火炬松林生物量及其分配. 福建林学院学报, **23**(2): 182-185.
- 韩文轩,方精云. 2008. 植物种群的自然稀疏规律—— $-3/2$ 还是 $-4/3$? 北京大学学报(自然科学版), **44**(4): 661-668.
- 刘左军,杜国祯,陈家宽. 2002. 不同生境下黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)个体大小依赖的繁殖分配. 植物生态学报, **26**(1): 44-50.
- 罗国杨,黄妙贞,周显奴,等. 2006. 广州地区红葱生产技术规程. 广东农业科学, (10): 76.
- 彭方仁,王良桂. 1998. 板栗不同密度林分的生长发育与生物生产力. 经济林研究, **16**(3): 12-15.
- 平晓燕,贾丙瑞,袁文平,等. 2007. 羊草种群生物量分配动态模拟. 应用生态学报, **18**(12): 2699-2704.
- 孙志蓉,翟明普,王文全,等. 2007a. 密度对小叶锦鸡儿播种苗生长的影响. 北京林业大学学报, **29**(1): 42-46.
- 孙志蓉,翟明普,王文全,等. 2007b. 密度对甘草苗生长及甘草酸含量的影响. 中国中药杂志, **32**(21): 2222-2226.
- 王平,王天慧,周道玮,等. 2007. 植物地上竞争与地下竞争研究进展. 生态学报, **27**(8): 3489-3499.
- 王天慧. 2006. 植物表型可塑性及生活史对策研究(博士学位论文). 长春:东北师范大学.
- 朱志红,刘建秀,郑伟. 2005. 资源获得性和种内竞争对垂穗披碱草生长繁殖的影响. 西北植物学报, **25**(10):

- 2056–2061.
- 朱志红, 王刚. 2002. 燕麦表型可塑性 with 繁殖分配的研究. 兰州大学学报(自然科学版), **38**(1): 76–83.
- Aerts R, Boot RGA, van der Aart PJM. 1991. The relation between above- and belowground biomass allocating patterns and competitive ability. *Oecologia*, **87**: 551–559.
- Anten NPR, Hirose T. 1998. Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany*, **82**: 665–673.
- Aphalo PJ, Ballare CL. 1995. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology*, **9**: 5–14.
- Bloom AJ, Chapin FS III, Mooney HA. 1985. Resource limitation in plants: An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 363–392.
- Bloom RG, Mallik AU. 2004. Indirect effects of black spruce (*Picea mariana*) cover on community structure and function in sheep laurel (*Kalmia angustifolia*) dominated heath of eastern Canada. *Plant and Soil*, **265**: 279–293.
- Bonser SP, Aarssen LW. 2003. Allometry and development in herbaceous plants: Functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany*, **90**: 404–412.
- Casper BB, Cahill JF, Hyatt LA. 1998. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. *New Phytologist*, **140**: 231–238.
- Chapin FS III, Bloom AJ, Field CB, et al. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, **37**: 49–57.
- Cheplick GP. 2006. A modular approach to biomass allocation in an invasive annual (*Microstegium vimineum* Poaceae). *American Journal of Botany*, **93**: 539–545.
- Cipollini DF, Schultz JC. 1999. Exploring cost constraints on stem elongation in plants using phenotypic manipulation. *The American Naturalist*, **153**: 236–242.
- Dale MP, Causton DR. 1992. The ecophysiology of *Veronica chamaefrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity. *Journal of Ecology*, **80**: 483–492.
- Dewar RC. 1993. A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Munch phloem flow. *Functional Ecology*, **7**: 356–368.
- Givnish TJ. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*, **120**: 353–381.
- Hawthorn WR. 1982. Dry weight and resource allocation patterns among individuals in populations of *Plantago major* and *P. rugelii*. *Canadian Journal of Botany*, **60**: 2424–2439.
- Japhet W, Zhou DW, Zhang HX, et al. 2009. Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date. *Journal of Plant Biology*, **52**: 303–311.
- Johnson IR, Thornley JHM. 1987. A model of root: shoot ratio partitioning with optimal growth. *Annals of Botany*, **60**: 133–142.
- Maliakal SK, McDonnell K, Dudley SA, et al. 1999. Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens capensis*. *International Journal of Plant Sciences*, **160**: 723–733.
- McConnaughay KDM, Coleman JS. 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, **80**: 2581–2593.
- Müller I, Schmid B, Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **3**: 115–127.
- Poorter H, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: A quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, **6**: 595–607.
- Runk K, Zobel K. 2007. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (Dryopteridaceae) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology*, **193**: 85–99.
- Ryser P, Eek L. 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, **87**: 402–411.
- Sachs T. 1999. ‘Node counting’: An internal control of balanced vegetative and reproductive development. *Plant, Cell & Environment*, **22**: 757–766.
- Schimid BF, Harper JL. 1985. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, **73**: 793–808.
- Schmitt J, Wulff RD. 1993. Light spectral quality, phytochrome, and plant competition. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**: 47–51.
- Snell TW, Burch DG. 1975. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). *Ecology*, **56**: 742–746.
- Tremmel DC, Bazzaz FA. 1995. Plant architecture and allocation in different neighborhoods: Implication for competitive success. *Ecology*, **76**: 262–271.
- Wang JW, Yu D, Wang Q. 2008. Growth, biomass allocation, and autotranslocation responses to root and shoot competition in *Myriophyllum spicatum* as a function of sediment nutrient supply. *Aquatic Botany*, **89**: 357–364.
- Weiner J, Thomas SC. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, **47**: 211–222.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **6**: 207–215.
- Wilson JB. 1988. A review of evidence on the control of root: shoot ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, **61**: 433–449.

作者简介 黎磊,男,1985年生,博士。主要从事植物种群生态学和理论生态学研究。E-mail: leeland2007@163.com

责任编辑 王伟