

灰绿藜 (*Chenopodium glaucum*) 种子大小与数量权衡研究

--以新疆大学校园为例

段蓉骅¹ 李敬东¹ 祖丽皮亚·帕力合提¹ 周小龙^{1,2,*}

1 新疆大学生态与环境学院 2 绿洲生态教育部重点实验室 (新疆大学)

DOI:10.12238/eep.v8i3.2564

[摘要] 种子大小与数量之间的权衡(seed size-number trade-offs)是生态学中的基本原理之一,在理论生态学研究中有广泛的应用,但是迄今为止实验证据很少。为了验证这一原理,我们以灰绿藜为研究对象,在新疆大学校园内采集79株灰绿藜植株,统计其种子大小与数量,分析种子大小与数量之间的关系及种子大小与数量的性状种内变异大小。结果表明:种子大小与种子数量之间存在着显著的权衡关系($R^2=0.14, P<0.01$),灰绿藜植株要么产生大量的小种子要么产生少量的大种子。可能原因是学校建设前和绿化后的土壤养分含量没有显著变化,生长在其中的灰绿藜受到养分限制。灰绿藜种子数量的种内变异($CV=1.95$)远大于种子大小的种内变异($CV=0.91$),表明灰绿藜主要是通过改变种子数量来适应不同的环境条件以最大化的实现繁殖成功和生存延续,进而提高种群的适合度。

[关键词] 种子大小; 种子数量; 权衡; 种内变异; 灰绿藜

中图分类号: S351.1 文献标识码: A

The study on seed size-number trade-off in *Chenopodium glaucum* population—a case study from campus of Xinjiang University

Ronghua Duan¹ Jingdong Li¹ Zulipiya Paliheti¹ Xiaolong Zhou^{1,2,*}

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University

2 Key Laboratory of Oasis Ecology of Ministry of Education (Xinjiang University)

[Abstract] The seed size-number trade-off, one of the basic principle in ecology, has been widely applied in theory studies, but the experimental evidence is still rare. In order to test this principle in natural *Chenopodium glaucum* population, 79 individuals were collected in campus of Xinjiang University. Then the seed number were counted and seed size were weighted for each individual, the relationship between seed size and seed number and the intraspecific variation of seed size and number were analyzed. Our results showed that a negative linear relationship appeared between seed size and number ($R^2=0.14, P<0.01$) which indicated the trade-off existed between them. A probable reason is that the soil nutrients were not significantly increased after campus afforestation, thus the individuals of *Chenopodium glaucum* were still limited by soil nutrients. Moreover, the intraspecific variation of seed number ($CV=1.95$) was much greater than seed size ($CV=0.91$), which suggested that seed size is a stable trait, the individuals majorly changed their seed number to adapt to different environment and maximum the probability of reproductive succeed, thus increased the population fitness.

[Key words] *Chenopodium glaucum*; seed size; seed number; Trade-off; intraspecific variation

引言

权衡(trade-off)是植物生活史研究的核心思想,植物个体获得的资源是有限的,因此必须在存活、生长和繁殖方面进行最优分配。种子作为植物生活史中的特殊阶段,在维系种群的延续方面起到重要的作用^[1]。前期研究表明种子大小通常与种子的

养分含量和萌发能力直接相关^[2-3],而种子数量则关系到植物种群的扩散和繁殖成功率^[4-5]。一般而言,较大的种子通常比较小的种子有更高的萌发率和幼苗存活率^[6]。然而生产较大的种子对植物来说代价较高,因为生产一个较大的种子所需的资源比生产多个较小的种子更多^[7]。另一方面,种子数量也是植物繁殖

策略的重要因素,生产大量小种子的植物有更高的机会让至少一部分后代存活下去,因为生产大量小种子增加了种子能找到适宜的萌发和生长条件的机会^[8-9]。然而生产大量种子对植物而言也需要高昂的成本^[10]。因此不同的植物物种必须在生产少量大种子与大量小种子之间进行权衡。

种子大小与数量之间的权衡关系有着久远的研究历史。许多著名的生态学理论都涉及种子大小与数量之间的权衡,如r-K对策^[11], CSR策略^[12]和LHS框架^[13]。近几十年来,种子大小与数量权衡理论被广泛应用于理论生态学研究之中。例如Smith和Fretwell等研究了资源可利用性对不同生长环境中植物决策的影响,指出子代的适合度与亲代投入的资源量成正相关,但是产生较大或较小种子就会促使可以生育的种子数量削减或增多,因为植物生殖过程的总资源是固定的,所以必须在数量与大小之间找到平衡点^[14];在随后的研究中Eyal Ben-Hur和Ronen Kadmon通过竞争-拓植权衡模型解释了竞争物种的共存^[15]。此外,种子大小与数量的权衡还受到植物种类的影响^[15]。不同种类的植物在种子大小与数量的权衡上可能存在差异,这反映了它们在适应环境过程中的不同策略和选择。与此同时,种内变异也会对种子大小与数量的权衡关系产生影响。同一物种(或种群)的不同个体之间存在着普遍的性状差异,并且对环境变化有着不同的适应策略,从而提高该物种(或种群)的整体适合度^[16-17]。前期研究表明,种子大小是功能性状中较为稳定的性状,因此我们推断植物主要通过改变种子数量来适应环境以提高种群适合度。

综上所述,先前关于种子大小与数量权衡关系的研究大多集中在理论模型,但迄今为止实验证据仍然很少。而且先前的实验研究主要关注于特定环境之中(尤其是物种多样性较低的群落之中)种子大小与数量之间的关系^[18-19],对同一物种不同种群间种子大小与数量之间的权衡关系研究很少。此外前期研究均认为资源限制是决定种子大小与数量权衡的前提条件,但是实验证据仍然缺乏,这可能与在野外实验中资源限制很难量化有关。

灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)为藜科藜属一年生草本植物,在我国西北有着广泛的分布^[20]。作为入侵物种灰绿藜会对农田与果园作物产生危害,但是作为群落演替的先锋物种灰绿藜经常生长于弃耕地、农田边和绿化带等干扰强烈的区域,可以为防风固沙作出贡献。此外灰绿藜的种子成熟后不易脱落,且不同植株间种子数量变化较大,是研究种子大小与数量关系的理想植物。本研究以灰绿藜为研究对象,在新疆大学校园里采集不同居群中的79个植株,获取每个植株的种子大小与种子数量数据。我们拟回答如下问题(1)种子大小与数量之间的权衡关系是否存在于灰绿藜种群中?(2)灰绿藜种群中种子大小与种子数量这两个性状的种内变异大小如何?

1 材料和方法

1.1研究区概况。本研究所有植株均采集于新疆大学红湖校区和博达校区。这两个校区均位于新疆维吾尔自治区乌鲁木齐市。乌鲁木齐市地处东经86° 37' 33"~88° 58' 24",北纬42° 45' 32"~45° 00' 00",市区平均海拔大约800m,属中温带大陆性

干旱气候,年平均气温6.6℃,年平均降水量为194mm,年蒸发量约为1600mm;土壤主要有灰漠土、风沙土、盐碱土和荒漠土等。

新疆大学红湖校区地处乌鲁木齐齐天山区,于1950年建校,因为年代久远大部分区域为人工绿化植被。新疆大学博达校区位于乌鲁木齐市水磨沟区,属于乌鲁木齐市郊丘陵地带,该区域土壤类型多为灰漠土,周边植被类型主要为温性荒漠草原。

1.2种子采集与处理。在2023年9月下旬到10月下旬之间,在新疆大学博达校区与红湖校区的不同区域进行种子采集。我们挑选种子成熟但尚未开始脱落的灰绿藜植株,测量其自然高度后将整株植物剪下装入信封中,在实验室风干后,以植株为单位手工分离种子并记录种子个数,随后用电子秤称种子质量,精确到0.0001g。

同时采用土钻法在博达校区建设前以及建设后的人工绿化样地的多个样点各采集0~20cm表层土壤用于土壤理化性质与土壤含水量测定。测定的土壤指标有土壤含水率、土壤有机质、土壤总氮、土壤总磷,其中土壤有机质含量的测定方法为重铬酸钾外加热法,土壤含水量采用烘干法测定,土壤总氮用凯氏定氮法测定,土壤总磷用碱熔-钼锑抗分光光度法测定^[21]。

1.3数据分析。首先,我们定义种子大小为每一粒种子的质量(即一个植株的所有种子称重后的结果除以这个植株的种子个数),种子数量则为每一株植株上的所有种子的个数。随后,将种子大小和数量数据进行对数转换以满足正态性与方差齐性,使用线性回归(linear regression)来分析种子大小与数量之间的关系。同时计算种子大小和数量的变异系数(Coefficient of variation, CV=SD/mean),并对种子大小与数量数据进行描述统计分析,主要参数包括平均值、标准差、最大值、最小值、偏度、峰度。最后使用非参数检验(Wilcoxon test)以比较博达校区建设前后的土壤理化数据之间是否存在差异。

2 结果与分析

2.1灰绿藜种子大小与数量之间关系。线性回归结果表明灰绿藜种群的种子大小与数量之间存在显著的负线性回归关系($R^2=0.14$, $P<0.01$),即随着种子产生数量的增加种子的大小逐渐降低,该结果表明种子大小与种子数量之间存在权衡关系(图1)。

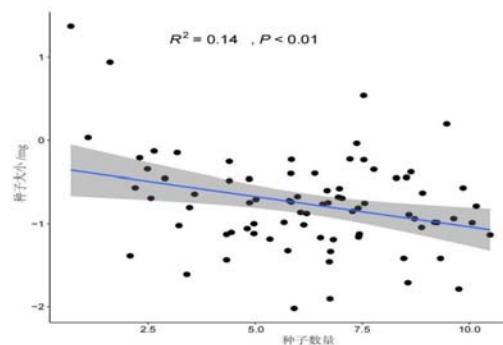


图1 灰绿藜种群种子大小与数量之间关系

2.2灰绿藜种子大小与数量的种内变异。灰绿藜种子大小与数量的数据分布特征表明,相较于种子大小,种子数量具有更低

的偏斜度(种子大小4.39, 种子数量2.82)更低的峰度(种子大小23.51, 种子数量8.48)和更大的变异系数(种子大小0.91, 种子数量1.95)(表1, 图2)。该结果表明相较于种子大小而言, 种子的数量在不同个体之间的变化更大。

表1 灰绿藜种子大小与数量的数据分布特征

统计变量	种子大小/mg	种子数量
最小值	0.13	2
最大值	3.95	35698
均值	0.57	3356
中位数	0.47	681
标准差	0.52	6535
偏斜度	4.39	2.82
峰度	23.51	8.48
变异系数	0.91	1.95

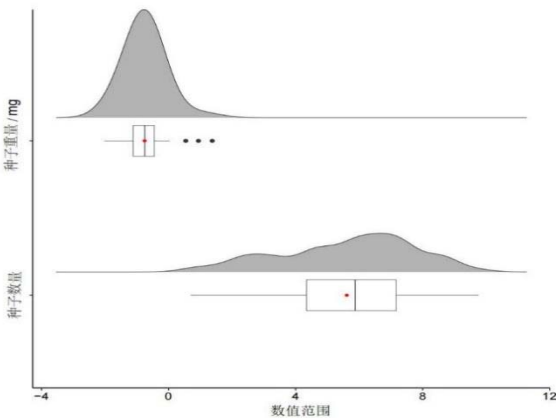


图2 灰绿藜种子大小与数量的数据分布特征

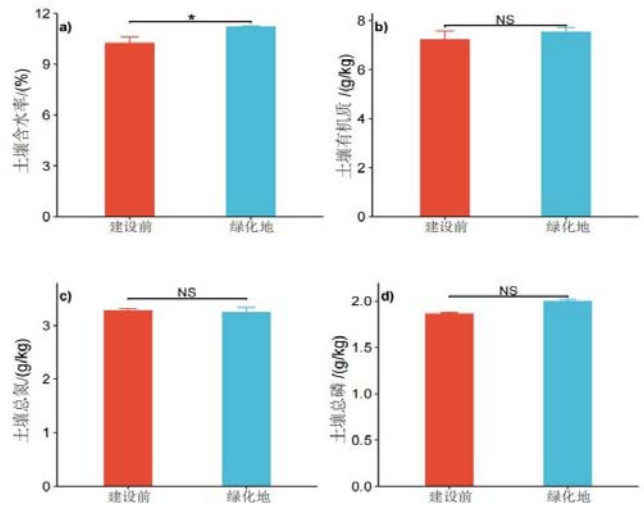


图3 新疆大学博达校区建设前和绿化后的土壤指标变化

注：*表示 $P < 0.05$, 差异显著；NS表示差异不显著。

2.3博达校区建设前后土壤理化性质的变化。我们分析新疆大学博达校区建设前与绿化后的土壤数据, 发现人工绿化显著

提高了土壤含水率, 但是对表征土壤养分含量的三个指标(土壤有机质、土壤总氮和土壤总磷)影响不大(图3)。这可能是因为博达校区为新建校区(2021年投入使用), 绿化的时间较短, 土壤中的养分积累尚不充分。

3 讨论

3.1种子大小与数量权衡存在于灰绿藜种群之中。前期的研究表明种子大小与数量权衡在维持群落水平物种共存中起到重要作用。众多理论研究表明种子大小与数量权衡在促进植物物种繁殖成功与种群维持中起到重要作用^[6,19], 与此同时在稀疏植物群落中开展的研究也证明种子大小与数量权衡关系的存在^[22-23]。同时在特定生境中的研究也表明种子大小与数量权衡关系存在于种群水平上, 如汪洋等以风毛菊为研究对象, 发现低光照和低营养处理下, 种子大小和数量出现权衡关系, 环境胁迫加剧了花序、种子大小和数量之间的权衡。这种权衡关系使其能够对外界环境的变化作出响应, 通过改变繁殖对策提高其适合度^[22]。董全民等发现长期放牧改变了矮生嵩草(*Kobresia humilis*)种子大小与数量之间的权衡, 矮生嵩草可以通过增加种子大小和数量对繁殖策略进行优化, 从而提高了后代的近地竞争力和适应度^[23]。与上述研究类似, 我们的研究结果表明灰绿藜种子大小与种子数量之间存在权衡关系, 大部分植株要么产生数量较多的小种子, 要么产生数量较少的大种子(图1)。我们的研究在自然种群中证实了种子大小与数量的权衡关系存在。

前期研究表明种子大小与数量之间出现权衡关系的前提条件为受到资源限制^[24]。在本研究中, 我们分析了新疆大学博达校区建设前与绿化后的土壤理化性质, 发现绿化后除土壤含水率外, 其余表征养分条件的三个指标土壤有机质、土壤总氮与土壤总磷均未发生显著变化(图3)。博达校区的本底土壤为灰漠土, 属于养分较为贫瘠的土壤, 因此生长在新疆大学校园里的灰绿藜受到土壤养分的限制。此外, 灰绿藜的生长环境多为绿化带, 乔木与灌木的遮阴作用也使其受到光资源的限制。因此在资源限制的条件下, 灰绿藜植株需要在种子大小与数量之间做出权衡。

3.2灰绿藜种子数量的种内变异大于种子大小。植物在适应环境过程中, 会产生诸多适应性特征以适应环境、维持生长, 而这些性状特征的变异可以在多个尺度发生^[25]。种子大小与种子数量作为度量植物繁殖特征的两个重要性状, 其种内变异大小对于调节种群繁殖策略具有重要作用。研究结果表明相对于种子大小而言, 种子数量的种内变异更大, 这说明种子数量具有较高的可塑性。当环境条件改变时, 灰绿藜植株主要通过调节种子数量来调节繁殖策略, 进而提高种群适合度。

作为植物生活史中的一个关键性特征, 种子大小与植物性状和生态因子有关。种子质量与种子的散布能力、种子的散布方式、土壤中种子的数量等植物学和群落学性状有关, 另外众多生态因子如降雨、温度、坡向、海拔、光强和干扰等都影响种子的大小。此外前期研究表明种子大小是一个比较稳定的性状, 不同物种的种内变异都处于比较小的幅度内, 这可能是由于在长期的进化过程中植物适应环境的结果^[26-28], 如果改变种子大

小则植物的萌发特性、幼苗生长特性等均需要发生改变,需要耗费较多能量并承担较高风险。因此相较于改变种子大小,灰绿藜采取改变种子数量的策略来适应环境,在本研究中种子数最少的植株上仅两粒种子,而种子数量最多的植株上产生高达35698粒种子,种子数量上的高变异性可能是灰绿藜能够适应多变的环境成为广布种的重要原因。

4 结语

本研究以一年生植物灰绿藜为研究对象,通过野外与室内实验获取种子大小与数量数据,分析种子大小与数量这两个性状之间的关系以及种内变异大小。我们的结果证明灰绿藜种群的种子大小与数量之间存在权衡关系,大多数的灰绿藜植株只能产生大量的小种子或者少量的大种子。种子数量的种内变异程度远大于种子大小,因此灰绿藜植株采用调节种子数量的方式来适应不同的生长环境。

[课题信息]

新疆维吾尔自治区自然科学基金(2024D01C33)养分富集条件下天山高寒草地群落构建机制。

[参考文献]

- [1]Harper JL, Lovell PH, Moore KG (1970) The Shapes and Sizes of Seeds[J].Annu Rev Ecol Syst 1:327-356.
- [2]Westoby M,Leishman M,Lord J(1996)Comparative ecology of seed size and dispersal[J].Phil Trans R Soc Lond B 351:1309-1318.
- [3]Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M (2000) The evolutionary ecology of seed size[J].In. Wallingford: CABI,31-57.
- [4]Parciak W(2002a)Environmental variation in seed number, size,and dispersal of a fleshy-fruited plant[J].Ecology83:780-793.
- [5]Parciak W (2002b) Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant:consequences for seedling establishment[J].Ecology 83:794-808.
- [6]Foster SA (1986)On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis[J]. Bot Rev 52:260-299.
- [7]Geritz SAH (1995) Evolutionarily Stable Seed Polymorphism and Small-Scale Spatial Variation in Seedling Density[J].Am Nat 146:685-707.
- [8]Baker HG(1972)Seed Weight in Relation to Environmental Conditions in California[J].Ecology 53:997-1010.
- [9]Venable DL,Lawlor L(1980)Delayed germination and dispersal in desert annuals:Escape in space and time[J].Oecologia 46:272-282.
- [10]Madsen JD(1991) Resource allocation at the individual plant level[J].Aquat Bot 41:67-86.
- [11]Getz WM(1993) Metaphysiological and evolutionary dynamics of populations exploiting constant and interactive resources:R-K selection revisited[J].Evol Ecol 7:287-305.
- [12]Grime JP (1974)Vegetation classification by referen-

ce to strategies[J].Nature 250:26-31.

[13]Westoby M(1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J].Plant and Soil 199:213-227.

[14]Smith,CC.& Fretwell, SD.(1974).The optimal balance between size and number of offspring[J].The American Naturalist,108(962),499-506.

[15]Ben-Hur E, Kadmon R(2015) An experimental test of the relationship between seed size and competitive ability in annual plants[J].Oikos124:1346-1353.

[16]Noto,A.& Shurin,J.(2015).Population variation affects interactions between two California salt marsh plant species more than precipitation[J].Oecologia,1-8.

[17]Li,H.,Yu,K.,Ratajczak,Z.,Nippert,J.B.,Tondrob,D.,Xu, D.et al.(2016).When variability outperforms the mean: trait plasticity predicts plant cover and biomass in an alpine wetland[J].Plant Soil,1-15.

[18]Leishman MR,Westoby M(1994).The Role of Seed Size in Seedling Establishment in Dry Soil Conditions--Experimental Evidence from Semi-Arid Species[J].J Ecol 82:249.

[19]Parker VT, Ingalls SB(2022)Seed size - seed number trade-offs: influence of seed size on the density of fire-stimulated persistent soil seed banks[J].American J of Botany 109:486-493.

[20]蒋刚强,曾幼玲,张富春.灰绿藜的组织培养与快速繁殖[J].植物生理学通讯,2007,43(2):328.

[21]鲍士旦.土壤农化分析(第三版)[M].北京:中国农业出版社,2000.

[22]汪洋,杜国祯,郭淑青.风毛菊花序、种子大小和数量之间的权衡:资源条件的影响[J].植物生态学报,2009,(4):681-688.

[23]董全民,赵新全.放牧方式影响高寒草地矮生嵩草种子大小与数量的关系[J].植物生态学报,2022,46(9):1018-1026.

[24]余梅生,钟雨辰,余世成.片段化生境中木本植物种子大小对幼苗存活的影响[J].浙江林业科技,2021,41(02):47-52.

[25]Messier, Julie McGill, Brian J Lechowicz, Martin J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology[J].Ecology Letters,2010.

[26]Silvertown J(1989)The paradox of seed size and adaptation[J].Trends Ecol Evo 4:24-26.

[27]Dong B-C,Kleunen M van,Yu F-H(2018)Context-Dependent Parental Effects on Clonal Offspring Performance[J].Front Plant Sci 9:1824.

[28]于顺利,陈宏伟,李晖.种子重量的生态学研究进展[J].植物生态学报,2007,(06):989-997.

作者简介:

段蓉骅(2003--),女,汉族,甘肃秦安人,本科,研究方向:生物多样性。