

短穗兔耳草的克隆生长特征

周华坤, 赵亮, 赵新全, 韩发, 古松, 周立

(中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001).

摘要:以调查统计的方法研究了高寒草甸匍匐茎植物短穗兔耳草 *Lagotis brachystachya* 无性系的生长特征、形态特征以及能量分配规律, 研究表明: 匍匐茎只有1条的短穗兔耳草最多, 占60.47%, 匍匐茎有4条的短穗兔耳草只占6.98%。在牧草生长盛期, 短穗兔耳草无性系的基株高度4.03 cm, 根长为9.11 cm, 叶数为7.98; 分株高度0.85 cm, 根长2.73 cm, 叶数为3.08; 匍匐茎的茎生叶数为12.54, 长度为15.14 cm, 匍匐茎比节间重为2.18 mg/cm, 粗度为0.97 mm, 不同构件的干质量呈现出基株>匍匐茎>分株>茎生叶的规律。随着匍匐茎数目的增多, 短穗兔耳草无性系的基株根长逐渐增加, 用于克隆繁殖的能量投资也有增加的趋势, 其他参数都没有明显的变化规律。

关键词:短穗兔耳草; 无性系; 生长特征; 形态特征; 干质量分配

中图分类号: Q132.1⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2006)12-0060-05

克隆植物是一个广泛存在的植物类群, 几乎存在于所有的生态系统类型中^[1]。对克隆植物生长特征的研究是克隆植物生态学的中心议题, 已引起许多种群生物学家的兴趣^[2,3]。对克隆植物生长特征的研究有助于加深我们对克隆植物的构型、无性系性、生理整合和克隆生长格局研究的理解, 并为不同生境下克隆植物的生长繁殖和形态特性, 克隆植物形态可塑性的多样性, 以及克隆植物资源利用对策的深入研究奠定基础^[3]。

目前对许多克隆植物的生长特征都有报道, 涉及不同生境下的根茎、地面匍匐茎、珠芽和鳞茎类克隆植物^[2,4-8]。高寒嵩草草甸是广布于青藏高原江河源区的主要植被类型^[9], 温度限制而水分相对充足, 多年生植物占优势, 植物克隆繁殖的适合度高, 具有进化上的优势。多年来, 对青藏高原高寒草甸地区植物种群克隆生长特性的研究报道较为零星, 研究范围也只涉及一些根茎类无性系材料^[7,10,11]和少量匍匐茎类无性系材料^[12-14], 大规模的深入研究尚未展开。短穗兔耳草 *Lagotis brachystachya* 是高寒嵩草草甸地区典型的多年生匍匐茎植物^[15], 是高寒草甸的主要伴生种, 具有很强的无性繁殖能力, 也是草场退化演替进程中出现的主要指示种^[16]。短穗兔耳草也是青藏高原高寒草甸中的一种重要经济植物, 全草入药, 是常用藏药材, 具有清肺、化瘀血、排脓的功能, 并

可治高血压、肺炎等病症^[15]。迄今为止对它的克隆繁殖特征的研究尚未见报道。为此, 以短穗兔耳草为材料, 调查研究了短穗兔耳草无性系的生长特征和形态特征, 以期对高寒草甸克隆植物的合理利用及其生长可塑性反应、生理整合等的深入研究奠定基础, 为青藏高原草地保护管理、退化草地恢复治理和生态系统健康诊断提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点 研究选在青海省果洛藏族自治州玛沁县大武乡格多牧委会进行。地理位置为34°22' ~ 34°20' N, 100°30' ~ 100°29' E, 海拔3 800 ~ 4 800 m, 平均4 120 m。该地区具有典型的高原大陆性气候特点, 无四季之分, 仅有冷暖季之别, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊, 太阳

收稿日期: 2005-11-03

基金项目: 中科院“西部之光”人才培养计划项目(cjc050175); 中科院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-339-04); 国家科技攻关计划项目(2005BA901A20); 中科院“百人计划”项目(0429091211); 青海省重点科技攻关项目(2005-N-117)

作者简介: 周华坤(1974-), 男, 青海乐都人, 副研究员, 博士, 主要从事草地生态学 research。

E-mail: qzhkhk1974@yahoo.com.cn

辐射强烈,日照平均值在 2 500 h 以上,年总辐射量为 629.9~623.8 kJ/cm²。年均温在 0℃以下,全年无绝对无霜期。年降水量为 420~560 mm,多集中在 5—10 月。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,表层和亚表层土壤中的有机质含量丰富。矮嵩草草甸为该地区主要的冬春草场。建群种为矮嵩草 *Kobresia humilis*,主要的伴生种有:小嵩草 *K. pygmaea*、二柱头蔗草 *Scirpus distigmaticus*、垂穗披碱草 *Elymus nutans*、早熟禾 *Poa* spp.、异荆茅 *Stipa aliena*、短穗兔耳草、矮火绒草 *Leontopodium nanum*、细叶亚菊 *Ajania tenuifolia*、兰石草 *Lancea tibetica*、美丽凤毛菊 *Saussurea superba*、三裂叶碱毛茛 *Halerpestes tricuspis* 等。

1.2 植物材料 短穗兔耳草为玄参科多年生草本植物,是一种典型的匍匐茎型莲座状植物^[15]。多分布于海拔 2 300~4 500 m 的高山草原、河滩草地、沟边及柏树林空地。在我国的青海、西藏、甘肃、四川等省均有分布。根多数,簇生,肉质,匍匐茎紫红色,可达 30 cm 以上,直径 1~2 mm。叶基生,肉质,莲座状,花期 5—6 月。适口性中等,家畜均采食。短穗兔耳草是高寒草甸的常见伴生种,具有很强的无性繁殖能力,幼苗生长到一定时期后,从其直立茎基部节上产生侧向生长 1 条或数条匍匐茎,茎节末端上产生新的幼苗和不定根,成为无性系分株,匍匐茎上分布有若干对称茎生叶。在自然生境中,生长季节内常常可观察到该植物呈放射状的地面匍匐茎网络系统,局部区域内其他植物种很难侵入,一般形成单种群落。

1.3 取样方法与数据采集分析 2002 年 8 月下旬选择一块未退化的典型高寒嵩草草甸作为研究样地(50 m×50 m),按照随机步长法分别选取 43 个短穗兔耳草无性系样本,并采集调查基株和分株的株高、根长、叶数、分株数目、匍匐茎数目、匍匐茎长度和粗度,以及茎生叶数等,对所收集的样本按匍匐茎、茎生叶、基株和分株的地上与地下部分依次分开,在 85℃的恒温箱连续烘 24 h 后,称其干质量,并用 SPSS 统计软件进行有关分析。

2 结果与分析

2.1 具有不同匍匐茎的无性系样本及其比例 在随机抽查统计的 43 个无性系个体样本中,只有 1 条匍匐茎的样本最多,共 26 个,占 60.47%。随匍匐茎条数的增加,所占比例减少,其中具有 4 条匍匐茎的短穗兔耳草仅为 3 个样本,占总样本数的 6.98%(表 1),尚未发现具有 5 条或 5 条以上匍匐茎的样本。无匍匐茎的短穗兔耳草也较少,仅有 6 个样本,只占 13.95%。统计分析表明,若不计当年秋季出现匍匐茎并进行克隆繁殖的短穗兔耳草外,其无性系的匍匐茎数目与其样本数呈显著的负相关关系($r = -0.7961$, $P < 0.05$)。

由于研究旨在探讨高寒草甸中短穗兔耳草无性系的克隆生长特征,故下面仅对具有匍匐茎、并有一定样本量的短穗兔耳草无性系参数进行有关分析说明。

2.2 基株和分株 调查研究显示,在牧草生长的旺盛期,未退化高寒草甸中短穗兔耳草无性系基株的平均高度为 4.03 cm,平均根长为 9.11 cm,平均叶数为 7.98(表 1)。具有 2 条或 4 条匍匐茎的短穗兔耳草基株高度明显高于具有 1 条或 3 条匍匐茎的,基株根长随短穗兔耳草匍匐茎数目的增加而增加,且差异显著(表 1)。短穗兔耳草无性系的基株叶数目无明显规律可循,差异也不显著(表 1)。8 月下旬,短穗兔耳草处于生长旺盛期,绝大多数匍匐茎末端都有成功定植的分株幼苗,未退化高寒草甸中的短穗兔耳草无性系分株的平均高度为 0.85 cm,平均根长为 2.73 cm,平均叶数为 3.08(表 1)。具有不同匍匐茎的短穗兔耳草无性系分株的高度、根长和叶数差异不显著,都没有明显的变化规律(表 1)。

2.3 匍匐茎 匍匐茎的形态特征不仅影响克隆分株在空间上的放置格局,而且也是资源获取过程的重要形态学性状之一。在牧草生长的旺盛期,未退化高寒草甸中的短穗兔耳草无性系匍匐茎的平均茎生叶数为 12.54,平均长度为 15.14 cm,匍匐茎比节间重平均为 2.18 mg/cm,平均粗

度为 0.97 mm(表 1)。随着短穗兔耳草无性系匍匐茎比节间重和粗度的变化不显著,没有明显变化匍匐茎数目的增加,匍匐茎的茎生叶数、长度、匍匐规律(表 1)。

表 1 短穗兔耳草无性系的生长特征参数

	有 1 条匍匐茎 的短穗兔耳草	有 2 条匍匐茎 的短穗兔耳草	有 3 条匍匐茎 的短穗兔耳草	有 4 条匍匐茎 的短穗兔耳草	平均
样本数(个)	26	4	4	3	
比例(%)	60.47	9.30	9.30	6.98	
基株高度(cm)	3.46 ^a	4.80 ^b	3.60 ^a	4.27 ^b	4.03±0.62
基株根长(cm)	8.03 ^a	8.88 ^a	9.20 ^{ab}	10.33 ^b	9.11±0.95
基株叶数	7.85 ^a	6.50 ^a	7.25 ^a	10.33 ^b	7.98±1.66
分株高度(cm)	1.42 ^a	1.13 ^a	1.12 ^a	0.85 ^b	1.13±0.23
分株根长(cm)	3.06 ^a	2.69 ^a	3.05 ^a	2.73 ^a	2.88±0.20
分株叶数	4.67 ^a	3.57 ^b	3.64 ^b	3.08 ^b	3.74±0.67
茎生叶数	12.48 ^a	10.50 ^{ab}	14.91 ^{ac}	12.25 ^a	12.54±1.81
匍匐茎长度(cm)	16.14 ^a	12.81 ^b	16.56 ^a	15.05 ^a	15.14±1.68
匍匐茎比节间重(mg/cm)	2.37 ^a	1.83 ^b	2.49 ^a	2.02 ^{ab}	2.18±0.30
匍匐茎粗度(mm)	1.01 ^a	0.88 ^a	1.09 ^a	0.88 ^a	0.97±0.10
基株地上干质量(mg)	214.2 ^a (45.6 ^a)	185.3 ^a (39.6 ^a)	209.3 ^a (34.3 ^a)	437.0 ^b (42.7 ^a)	261.45±117.71 (40.55±4.83)
基株地下干质量(mg)	172.6 ^a (36.8 ^a)	179.0 ^a (38.3 ^a)	167.5 ^a (27.5 ^a)	352.0 ^b (34.3 ^a)	217.78±89.61 (34.23±4.78)
基株干质量(mg)	386.8 ^a (82.4 ^a)	364.3 ^a (77.9 ^a)	376.8 ^a (61.8 ^b)	789.5 ^b (77.0 ^a)	479.35±206.97 (74.78±8.97)
分株地上干质量(mg)	17.2 ^a (3.7 ^a)	24.0 ^a (5.1 ^b)	35.8 ^b (5.9 ^b)	36.0 ^b (3.5 ^a)	28.25±9.26 (4.55±1.15)
分株地下干质量(mg)	23.3 ^a (5.0 ^a)	26.0 ^a (5.6 ^a)	3.0 ^b (10.3 ^b)	64.3 ^c (6.3 ^a)	29.15±25.58 (6.80±2.39)
分株干质量(mg)	40.5 ^a (8.7 ^a)	50.0 ^a (10.7 ^a)	98.8 ^b (16.2 ^b)	100.3 ^b (9.8 ^b)	72.40±31.60 (11.35±3.34)
匍匐茎干质量(mg)	38.2 ^a (8.2 ^a)	47.0 ^a (10.0 ^a)	123.7 ^b (20.3 ^b)	121.7 ^b (11.9 ^a)	82.65±46.39 (12.60±5.35)
茎生叶干质量(mg)	3.2 ^a (0.7 ^a)	6.5 ^a (1.4 ^b)	10.3 ^b (1.7 ^b)	13.0 ^b (1.3 ^b)	8.25±4.29 (1.28±0.42)
无性系干质量(mg)	468.7 ^a	467.8 ^a	609.6 ^b	1 024.0 ^c	642.53±262.90

注:表中数据均表示为平均值,括号内的数据为占无性系总干质量(mg)的比例,单位为%。同行不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

2.4 生物量 随着短穗兔耳草无性系匍匐茎数目的增加,不同构件和整个无性系的干质量都有增加的趋势,差异显著(表1),但规律性不如鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*^[13] 和水葫芦苗 *Halerpestes cymbalaris*^[14] 明显,而且不同构件的干质量呈现出基株>匍匐茎>分株>茎生叶的规律(表1)。当短穗兔耳草无性系的匍匐茎数目小于4时,分株、匍匐茎和茎生叶的干质量比例随着无性系匍匐茎数目的增加而增加,而基株干质量比例则随着无性系匍匐茎数目的增加而降低,变化都不显著(表1),可以看出,随着短穗兔耳草无性系匍匐茎数目的增加,用于克隆繁殖的能量投资都有增加的趋势。

3 讨论

克隆植物生长特性的生态功能是多方面的,克隆生长赋予了克隆植物相当大的拓展能力^[17]。短穗兔耳草的分株在生理等方面完全独立以前,通过匍匐茎相互连接在一起成一网络系统,呈现出典型的游击式克隆生长格局^[18]。其克隆生长一方面使基株死亡风险降低,另一方面使整个短穗兔耳草无性系占据大面积生境成为可能,有利于对资源的摄取和利用。短穗兔耳草无性系因克隆生长而具有的这种拓展性,使其在植物群落中的竞争力很强^[16]。所以,高寒草甸生境中短穗兔耳草无性系表现出的克隆生长特征本身就可能具有一定的生态适应意义。

匍匐茎草本植物光资源获取结构(叶片)的空间放置是匍匐茎和叶柄等共同实现的^[12]。基株和分株的高度可反映资源获取结构的空间放置状态。与水葫芦苗相比,短穗兔耳草的基株和分株的高度较大(表1),与鹅绒委陵菜类似,这可能与不同生境下的植物群落特征有关。水葫芦苗所处的湿地植物群落中植物稀疏,种间竞争弱,尤其对光资源的摄取没有太多种间相互抑制,这间接限制了水葫芦苗分株高度的表达,而短穗兔耳草和鹅绒委陵菜所处的典型嵩草草甸中植物密集,丰富度大,种间资源竞争激烈,促使了分株高度的表达,这同时在较大的根长参数中得以体现(表1)。短穗兔耳草无性系的各个匍匐茎有长有短(表1),这反映了匍匐茎作为典型

的克隆器官,能把末端的分株安置在微生境中适当的微斑块上,以利于无性系内各分株对光照、水分和土壤养分等资源的获取。短穗兔耳草无性系分株的高度(表1)和分株干质量(表1)有所不同与分株被安置的微环境差异有关,这也表明环境异质性下,短穗兔耳草有一定的可塑性反应潜力,这已在鹅绒委陵菜和水葫芦苗中得到证实^[13,14]。

短穗兔耳草匍匐茎干质量在整个无性系中占8.0%~20.3%(表1),表明匍匐茎除作为克隆整合过程中营养物质、资源等输送的通道外,作为一种克隆器官是具有储藏功能的^[5],它的储藏功能在帮助植物克服环境的时间异质性方面具有一定作用,这类同于高寒草甸其他匍匐茎克隆植物^[13,14]。在自然环境条件相对恶劣的青藏高原,无性系的死亡风险将会更大。按照克隆植物基株的风险分摊原理^[1],基株将风险分摊给更多的无性分株,方可降低死亡概率,提高适合度。随着短穗兔耳草无性系的匍匐茎数目增多,其末端的累计分株数目增多(表1),使无性系的死亡风险降低。这一情况也在表1中无性系各构件的能量投资格局中得到证实,随着无性系的匍匐茎数目增多,通过有效的克隆整合,基株干质量比例降低,用于繁殖的匍匐茎和分株的干质量比例却在增加,这将促进整个无性系的有效生存和繁殖扩展。

参考文献:

- [1] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊[J]. 植物生态学报, 1996, 20(6): 543-548.
- [2] 胡宝忠, 刘娣. 无性系植物种群的研究进展[J]. 草业科学, 1999, 16(3): 62-67.
- [3] 王艳红, 王珂, 邢福. 匍匐茎草本植物形态可塑性、整合作用与觅食行为研究进展[J]. 生态学杂志, 2005, 24(1): 70-74.
- [4] Stuefer J F, Huber H. The role of stolen internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina*[J]. Ecology Letters, 1999, 2(3): 135-139.
- [5] Dong M, Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cyndon dactylon*, a grass species

- forming stolons and rhizomes[J]. *Oikos*, 1994, 70: 99-106.
- [6] Hartnett D C, Bazzaz F A. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental population of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis* [J]. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 429-443.
- [7] 朱志红, 李希来, 乔有明, 等. 克隆植物矮嵩草在放牧选择压力下的风险分散对策研究[J]. *草业科学*, 2004, 21(12): 62-68.
- [8] 李希来, 杨元武, 张静, 等. 不同退化程度“黑土滩”高山嵩草克隆生长特性[J]. *草业学报*, 2003, 12(3): 51-56.
- [9] 周兴民. 中国嵩草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [10] 单保庆, 杜国桢, 刘振恒. 不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄芩的克隆生长[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 46-51.
- [11] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同海拔梯度上黄芩的克隆生长特征[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(10): 1805-1809.
- [12] 沈振西, 陈佐忠, 王彦荣, 等. 退化与未退化土壤鹅绒委陵菜的克隆生长特征[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(8): 1332-1336.
- [13] 周华坤, 周兴民, 周立, 等. 鹅绒委陵菜的生长特征[J]. *西北植物学报*, 2002, 22(1): 9-17.
- [14] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 水葫芦苗的生长特征研究[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(10): 1798-1804.
- [15] 郭本兆. 青海经济植物志[M]. 西宁: 青海人民出版社, 1987.
- [16] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理[J]. *生态学杂志*, 2003, 22(5): 51-55.
- [17] Cook R E. Growth and development in clonal plant population[A]. *Population biology and evolution of clonal organisms*[C]. New Haven: Yale university press, 1985. 259-296.
- [18] 刘庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念[J]. *生态学杂志*, 1995, 14(3): 40-45.

Characteristics of clonal growth of *Lagotis brachystachya*

ZHOU Hua-kun, ZHAO Liang, ZHAO Xin-quan, HAN Fa, GU Song, ZHOU Li

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China)

Abstract: The characteristics of clonal plant, *Lagotis brachystachya* were studied in alpine meadow by investigation and statistics in this paper. The results are as follows. *L. brachystachya* with one stolon is the most one and its proportion is 60.47%. The proportion of *L. brachystachya* with four stolons is 6.98%. During growing season of alpine meadow, the height, root length and leaf number of *L. brachystachya* genet is 4.03 cm, 9.11 cm, and 7.98, respectively. The height, root length and leaf number of *L. brachystachya* ramet is 0.85 cm, 2.73 cm, and 3.08, respectively. The leaf number on the stolon, stolon length, specific stolon internode weight and stolon thickness of *L. brachystachya* clone is 12.54, 15.14 cm, 2.18 mg/cm and 0.97 mm, respectively. The dry mass of different modules shows the pattern as below: genet > stolon > ramet > leaf on the stolon. The root length of genet is decreased and the energy allocation for clonal reproduction has the decreasing trend with the increase of stolon number in *L. brachystachya* clone. The variations of other parameters of *L. brachystachya* clone haven't obvious patterns.

Key words: *Lagotis brachystachya*; clone; growing characteristics; morphology characteristic; dry mass allocation