

文章编号: 1000-4025(2004)10-1798-07

水葫芦苗 (*Halperstes cymbalaris*) 的生长特征研究*

周华坤, 周立, 赵新全, 刘伟, 李英年, 赵亮

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 以调查统计的方法在中国科学院海北定位站研究了高寒湿地植物水葫芦苗无性系的生长特征、形态特征以及能量分配规律。结果表明: 匍匐茎只有 1 条的水葫芦苗最多, 占 35.29%, 匍匐茎有 4 条的水葫芦苗只占 8.82%。同一水葫芦苗无性系中, 随着匍匐茎数目的增多, 分株数、间隔子数、茎总长和匍匐茎比节间重变小。分株一般在第一级最高, 末级较低; 第 1 条匍匐茎的间隔子较长。随水葫芦苗匍匐茎数目的增多, 用于无性繁殖的分株干重比例逐渐增加, 用于有性繁殖的花的干重比例下降。水葫芦苗无性系这种生长特征、形态特征以及能量分配规律是其生物-生态学特性和所处高寒湿地生境共同决定的。

关键词: 水葫芦苗; 无性系; 生长特征; 形态特征; 干重分配

中图分类号: Q945.3 **文献标识码:** A

Study of growing characteristics of *Halperstes cymbalaris*

ZHOU Hua-kun, ZHOU Li, ZHAO Xin-quan, LIU Wei, LI Ying-nian, ZHAO Liang

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

Abstract: The characteristics of clonal plant, *Halperstes cymbalaris* were studied in alpine wetland at Haibei Station by investigation and statistics in this paper. The results are as followed: *H. cymbalaris* with one stolon is the most one and its proportion is 35.29%. The proportion of *H. cymbalaris* with four stolons is only 8.82%. The ramet number, spacer number, total stolon length and specific stolon internode weight decrease with the increase of stolon number in *H. cymbalaris* clone. First ramet is always the highest while the end ramet is lower. The spacers at the 1st stolon are always long and thick. The dry weight proportion of the ramets for vegetative reproduction is increased while that of flowers for sexual reproduction is decreased with the increase of stolon number in *H. cymbalaris* clone. The growing characteristics, morphology characteristic and dry weight allocation patterns of *H. cymbalaris* clone are determined by its biological and ecological characteristics and alpine wetland habitat as well.

Key words: *Halperstes cymbalaris*; clone; growing characteristic; morphology characteristic; dry weight allocation

无性系是当前植物种群生态学研究的热点之一, 研究多集中在无性系性、生理整合、克隆生长格局和生态对策等方面, 尤其是克隆生长与繁殖的生物学意义, 已引起许多种群生物学家的极大兴趣^[1]。

高寒植被中组成群落的多数植物在高寒气候作用下, 具有无性繁殖、莲座状、植株低矮、被绒毛和丛生等一系列生态-生物学特性^[2]。高寒草甸是广布于青藏高原上的主要植被类型之一^[2], 温度限制而水分

* 收稿日期: 2003-11-13; 修改稿收到日期: 2004-03-28

基金项目: 国家“十五”科技攻关项目课题(2001BA606A-02)

作者简介: 周华坤(1974-), 男, 汉族, 青海乐都人, 在读博士生, 主要从事植物生态学研究。

相对充足, 多年生植物占优势, 植物无性繁殖的适合度高, 具有进化上的优势。随着社会和科技界日益重视全球变化对陆地生态系统影响的研究, 对湿地的研究也越来越多^[3-7], 但对青藏高原高寒湿地草甸内的无性系植物种群无性繁殖特性的研究报道并不多。

水葫芦苗 (*H. cym balaris*) 是高寒湿地内的一种典型多年生无性繁殖植物, 是高寒沼泽化草甸的主要伴生种^[8], 全草可以入药, 具有利水、消肿、祛风除湿、治疗关节炎及水肿等功效, 是青海高寒湿地中的一种重要的经济植物^[9]。为此, 我们以水葫芦苗为材料, 调查研究了水葫芦苗无性系的生长特征和形态特征, 以期对高寒湿地克隆植物生长可塑性反应、生理整合等的深入研究和这类经济植物的合理利用奠定基础, 并为青藏高原退化湿地保护和湿地生态系统健康诊断^[10]提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(海北站)综合实验场河岸湿地样地内进行。海北站地处青藏高原东北隅, 祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地, 地理位置为 37°29'~37°45' N, 101°12'~101°33' E, 平均海拔 3 200 m^[2]。该地区气候属典型的高原大陆性气候特点, 无四季之分, 仅有冷暖二季之别, 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, 太阳辐射强烈^[11]。植被类型主要有高寒灌丛、高寒草甸和高寒沼泽化草甸。其中金露梅灌丛、矮嵩草草甸和藏嵩草沼泽化湿地草甸分布较广, 为最主要的植被类型,

是青藏高原隆起形成高山冷湿气候的产物^[2]。其中湿地样地植物稀疏, 草群低矮, 地上生物量小, 种的饱和度低, 土壤湿度大, 温度低^[12], 优势植物主要有藏嵩草 (*Kobresia tibetica*)、华扁穗草 (*Blysmus sinocampressus*)、三裂叶碱毛茛 (*H. cym balaris*)、斑唇马先蒿 (*Pedicularis longiflora*) 和水葫芦苗 (*H. cym balaris*), 伴生有黑褐苔草 (*Carex atrifusca*)、青藏苔草 (*C. moorcroftii*)、早熟禾 (*Poa* spp.)、花葶驴蹄草 (*Caltha scaposa*)、天山报春 (*Pomatosace sibirica*)、海乳草 (*Glauca maritima*)、蓝白龙胆 (*Gentiana leucanelaena*)、柔软紫菀 (*Aster flaccidus*)、星状风毛菊 (*Saussurea stella*) 等植物^[2]。

1.2 植物材料

水葫芦苗 (*H. cym balaris*) 为毛茛科多年生草本植物, 具典型的横走匍匐茎^[8,9]。多分布于海拔 2 200~3 900 m 的林下、林缘湿地、河漫滩、河边、沼泽草甸和阴坡的潮湿湿地中。在我国的青海、西藏、甘肃、四川、陕西、河北、内蒙古、新疆、山东、黑龙江、吉林、辽宁等省均有分布, 亚洲和北美洲的温带地区分布较广^[8]。水葫芦苗是高寒湿地植被中的常见伴生种, 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(本研究观察到的匍匐茎最多为 5 条, 未发现 5 条以上匍匐茎的现象), 茎节上产生新的幼苗和不定根, 成为无性系分株。在自然生境中, 生长季节内常常可观察到该植物单轴分支组成的地面匍匐茎网络系统, 局部区域内其它植物种很难侵入, 一般形成单种群落。图 1 显示了水葫芦苗的简单无性系结构和营养扩散过程。

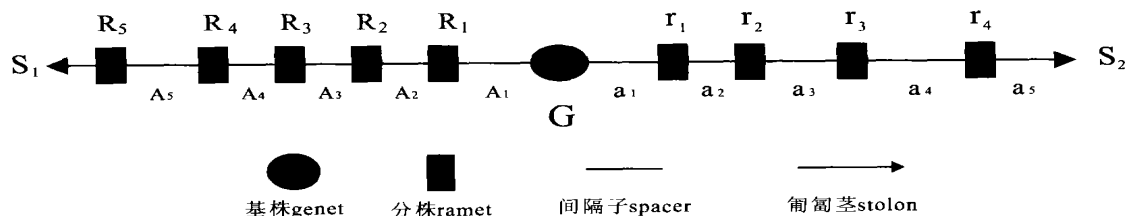


图 1 水葫芦苗的无性系结构和匍匐茎扩散图解

G 代表基株; R₁... R₅, r₁... r₄ 代表第 1、2 条匍匐茎的各个无性分株; A₁... A₅, a₁... a₅ 代表第 1、2 条匍匐茎的间隔子; S₁, S₂ 代表第 1、2 条匍匐茎。

Fig. 1 Diagrammatic clonal architecture and stolon spread in *H. cym balaris*

G Indicate genet; "R₁... R₅, r₁... r₄" indicate ramets in the 1st and 2nd stolon, respectively; "A₁... A₅, a₁... a₅" indicate spacers in the 1st and 2nd stolon, respectively; "S₁, S₂" indicate the 1st and 2nd stolon.

1.3 取样方法与数据采集分析

2003 年 7 月下旬, 海北定位站河岸湿地样地内植物处于生长盛期, 尚无家畜采食践踏, 其中水葫芦苗处于花期, 有大量匍匐茎产生, 形成许多随机分布的水葫芦苗单种群落。分别在 34 个生长特征相近的、具有代表性的水葫芦苗单种群落中, 随机抽取 34 个水葫芦苗无性系生长个体, 并采集了有关参数, 包括匍匐茎数目、基株高度、分株数目与高度、间隔子长度与数目、花数、基株和分株的根长等, 对所收集的样本在烘箱内将匍匐茎、花、基株和分株的地上与地下部分, 在 85 °C 的恒温箱连续烘 24 h 后, 称其干重, 并进行有关分析处理。

2 结果与分析

2.1 无性系生长特征

无性系生长特征是指无性系植物的克隆生长特

表 1 水葫芦苗无性系个体数目及所占比例

Table 1 The clone number and its proportion of *H. cym balaris*

| | 无性系个体数目 Clone number | 比例 Proportion |
|--|----------------------|---------------|
| 有 0 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 0 stolon | 4 | 11.76 |
| 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 12 | 35.29 |
| 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | 10 | 29.42 |
| 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | 5 | 14.71 |
| 有 4 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 4 stolons | 3 | 8.82 |
| 总计 Total individual number | 34 | 100 |

分株是指产生于同一基株的无性系小株的集合^[3], 水葫芦苗的匍匐茎在生长过程中, 其节间向下产生不定根, 向上产生不定芽, 进而形成新株。在新分株生长初期, 依然依附于匍匐茎上通过功能整合从基株获取足够的营养, 达到成功定植和有效拓展空间的目的, 只有匍匐茎断裂后才形成独立的新个体。本文将依附在匍匐茎之上的幼苗称其为分株。表 2 显示了具有不同条数匍匐茎的水葫芦苗分株数和间隔子数目。一般情况下, 水葫芦苗第一条匍匐茎上分株数较多, 第二、第三条匍匐茎上逐渐减少。整体

征, 包括匍匐茎数量、分株数和间隔子数目等^[3]。水葫芦苗匍匐茎次序划分一般以其粗度和长度为准, 最长最粗者为第一条, 依次类推可划分为第二、第三条等, 与高寒草甸典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)^[13] 的划法一致。在随机抽查统计的 34 个无性系个体样本中, 只有 1 条匍匐茎的为最多, 共 12 个样本, 占 35.29%, 随匍匐茎条数的增加, 所占总样本数的比例明显减少, 如有 4 条匍匐茎的仅为 3 个样本, 占总样本数的 8.82% (表 1)。没有匍匐茎的水葫芦苗也较少, 仅有 4 个样本, 占 11.76%。统计分析表明, 在湿地样地, 若不计当年夏季未出现匍匐茎, 不进行无性繁殖的水葫芦苗外, 其无性系的匍匐茎数目与其样本数呈显著的负相关关系 ($r = -0.9829, P < 0.01$)。

来看, 水葫芦苗无性系的匍匐茎越多, 其上的总分株数就越多。

间隔子即连接相邻两克隆分株的横生结构, 如匍匐茎或根茎等^[1,3]。不同匍匐茎上水葫芦苗间隔子数目的变化情况与其分株数变化情况一致 (表 2), 第一条匍匐茎上间隔子数较多, 第二、第三条匍匐茎上逐渐减少。总的来看, 水葫芦苗无性系中的匍匐茎越多, 其上的间隔子总数也就越多, 这与典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜的分株数和间隔子数目变化规律相同^[13,14]。

表 2 水葫芦苗无性系的分株数目和间隔子数目

Table 2 The ramet and spacer numbers of *H. cym balaris* clone

| | 匍匐茎 Stolon | 分株数 Ramet number | 间隔子数目 Spacer number | 个体数 Individual number |
|---|-------------|------------------|---------------------|-----------------------|
| 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 第一条 1st one | 2.25 ± 0.87 | 3.75 ± 1.29 | 12 |
| | 第二条 2nd one | 3.10 ± 2.08 | 4.80 ± 2.20 | 10 |
| 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | 第一条 1st one | 1.30 ± 1.16 | 2.60 ± 1.17 | 5 |
| | 第二条 2nd one | 3.60 ± 2.07 | 4.60 ± 2.51 | |
| | 第三条 3rd one | 2.20 ± 1.30 | 3.40 ± 1.82 | |
| 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | 第一条 1st one | 0.80 ± 0.45 | 2.00 ± 0.71 | |
| | 第二条 2nd one | | | |
| | 第三条 3rd one | | | |

注: 以上数据除样本个体数外, 均表示为平均值 ± 标准差。

Note: The data in the table are average value ± standard division except sample number

2.2 无性系形态特征

无性系形态特征指无性系植物的克隆形态特征, 包括基株高度、匍匐茎总长、匍匐茎比节间重(单位长度匍匐茎重量)、分株高度和各级间隔子长度等^[1, 3]。

具有不同匍匐茎的水葫芦苗无性系的基株高度变化无规律可循(表 3)。

由表 3 可以看出, 第一条匍匐茎较长, 第二、第三条匍匐茎逐渐变短。有 2 条匍匐茎的水葫芦苗其

第一条匍匐茎最长, 达 24.93 cm; 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗其匍匐茎有长有短, 其中, 第一条长 23.30 cm, 第三条最短, 只有 8.52 cm。

第一条匍匐茎的匍匐茎比节间重最大, 第二、第三条匍匐茎上依次减小(表 3)。匍匐茎比节间重与匍匐茎长度变化间相关性显著 ($r = 0.9094, P < 0.05$), 具 3 条匍匐茎的水葫芦苗其匍匐茎比节间重与匍匐茎长度变化间相关极显著 ($r = 0.9946, P < 0.01$)。

表 3 水葫芦苗无性系的基株高度、匍匐茎总长和匍匐茎比节间重

Table 3 The genet height, total stolon length and specific stolon internode weight of *H. cym balaris* clone

| | 匍匐茎 Stolon | 基株高度 Genet height (cm) | 匍匐茎总长 Total stolon length (cm) | 匍匐茎比节间重 Specific stolon internode weight (mg · cm ⁻¹) | 个体数 Individual number |
|---|---------------|------------------------------|--------------------------------------|--|-----------------------------|
| 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 第一条 1st one | 1.54 ± 0.72 | 17.08 ± 6.62 | 1.06 ± 0.70 | 12 |
| 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | 第一条 1st one | 2.12 ± 1.18 | 24.93 ± 10.04 | 1.37 ± 0.41 | 10 |
| | 第二条 2nd one | | 11.47 ± 6.20 | 1.13 ± 0.41 | |
| 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | 第一条 1st one | | 23.30 ± 10.66 | 1.31 ± 0.46 | |
| | 第二条 2nd one | 1.70 ± 0.95 | 15.06 ± 7.66 | 1.07 ± 0.30 | |
| | 第三条 3rd one | | 8.52 ± 2.05 | 0.94 ± 0.36 | |

注: 以上数据除样本个体数外, 均表示为平均值 ± 标准差。

Note: The data in the table are average value ± standard division except individual number

各条匍匐茎上, 一般以第一级无性分株为最高, 而后依次下降, 偶有例外, 如具 2 条匍匐茎的水葫芦苗, 第一条匍匐茎上的分株变化不规律(表 4)。各条

匍匐茎上末级无性分株的高度较低, 均未超过 1.00 cm, 这与鹅绒委陵菜无性系^[13]有所不同。

表 4 水葫芦苗无性分株的高度

Table 4 The clonal ramet height of *H. cym balaris* clone (cm)

| 无性分株顺序 Ramet ordination | 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 12) <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 10) <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | | 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 5) <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | | |
|----------------------------|--|---|----------------------|--|----------------------|----------------------|
| | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第三条匍匐茎 3rd stolon |
| 1 级 1st order | 1.20 ± 0.24 | 0.75 ± 0.35 | 1.30 ± 1.06 | 1.32 ± 0.69 | 2.20 ± 1.30 | 0.80 ± 0.45 |
| 2 级 2nd order | 0.56 ± 0.25 | 0.99 ± 1.13 | 0.50 ± 0.16 | 0.85 ± 0.39 | 0.80 ± 0.46 | - |
| 3 级 3rd order | 0.54 ± 0.06 | 0.76 ± 0.45 | 0.40 ± 0.00 | 0.83 ± 0.75 | 0.70 ± 0.36 | - |
| 4 级 4th order | 0.45 ± 0.00 | 0.85 ± 0.47 | - | 0.60 ± 0.26 | - | - |
| 5 级 5th order | - | 0.43 ± 0.15 | - | 0.50 ± 0.14 | - | - |
| 末级 End order | 0.45 ± 0.00 | 0.70 ± 0.00 | 0.40 ± 0.00 | 0.50 ± 0.14 | 0.70 ± 0.36 | 0.80 ± 0.45 |

注: 以上数据均表示为平均值 ± 标准差。

Note: The data in the table are average value ± standard division

匍匐茎各级间隔子的长度变化没有明显的规律, 平均而言, 第一条匍匐茎的间隔子较第二条、第三条长一些, 各条匍匐茎的末级间隔子较长(表 5)。

水葫芦苗基株根长明显大于各级无性分株的根长, 无性分株上产生的不定根受环境因子, 特别是受

所处的土壤坚实度、土壤含水量、土壤温度影响较大, 所以根长变化显示出无规律性(表 6)。水葫芦苗无性系的根长和有根分株数均大于鹅绒委陵菜无性系^[13, 14], 说明了它对湿生环境较好的适应性, 这与它的生物-生态学特性及其所处湿地生境有关。

表 5 水葫芦苗无性系间隔子的长度

Table 5 The spacer length of *H. cym balaris* clone (cm)

| 间隔子顺序 Spacer ordination | 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 12) <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | | 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 10) <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | | 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 5) <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | | |
|----------------------------|--|----------------------|---|----------------------|--|----------------------|--|
| | 第 1 条匍匐茎 1st stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第三条匍匐茎 3rd stolon | |
| 1 级 1st order | 4.33 ± 1.86 | 5.79 ± 2.24 | 4.29 ± 1.62 | 5.42 ± 2.14 | 4.90 ± 2.21 | 4.34 ± 1.63 | |
| 2 级 2nd order | 4.78 ± 1.59 | 4.74 ± 1.18 | 4.46 ± 1.95 | 5.03 ± 2.33 | 3.15 ± 1.12 | 4.93 ± 1.20 | |
| 3 级 3rd order | 5.19 ± 1.61 | 5.29 ± 1.61 | 5.52 ± 1.85 | 5.80 ± 2.70 | 5.53 ± 0.86 | 1.20 ± 0.00 | |
| 4 级 4th order | 4.53 ± 1.77 | 5.00 ± 1.54 | 2.83 ± 1.04 | 4.00 ± 2.81 | 4.33 ± 3.13 | - | |
| 5 级 5th order | 3.43 ± 1.72 | 5.80 ± 1.39 | - | 5.30 ± 1.84 | 4.30 ± 0.14 | - | |
| 6 级 6th order | 1.20 ± 0.00 | 5.93 ± 0.38 | - | 5.45 ± 3.04 | - | - | |
| 7 级 7th order | - | 4.47 ± 3.16 | - | 4.30 (1.84) | - | - | |
| 8 级 8th order | - | 5.80 ± 0.00 | - | - | - | - | |
| 末级 End order | 3.61 ± 2.07 | 4.28 ± 2.28 | 3.77 ± 1.84 | 5.50 ± 2.84 | 4.40 ± 2.51 | 4.28 ± 2.11 | |

注: 以上数据均以平均值 ± 标准差表示

Note: The data in the table are average value ± standard division

表 6 水葫芦苗无性系的根长

Table 6 Root length of *H. cym balaris* clone (cm)

| | 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 12) <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 10) <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | | 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 (n= 5) <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | | | |
|---------------|---|---|-------------------------|--|-------------------------|-------------------------|---|
| | | 第一条 1st stolon order | 第二条 2nd stolon order | 第一条 1st stolon order | 第二条 2nd stolon order | 第三条 3rd stolon order | |
| 基株 Genet | 8.67 ± 4.58 | 8.37 ± 3.67 | | 11.30 ± 6.50 | | | |
| 1 级 1st order | 2.76 ± 1.77 | 4.39 ± 1.32 | 2.82 ± 1.73 | 3.50 ± 2.77 | 4.35 ± 4.03 | 4.90 ± 3.99 | |
| 2 级 2nd order | 1.87 ± 1.69 | 3.53 ± 1.98 | 1.50 ± 0.91 | 4.75 ± 2.19 | 2.03 ± 1.92 | - | |
| 分株 Ramet | 3 级 3rd order | 1.80 ± 2.12 | 3.68 ± 0.62 | 0.50 ± 0.00 | 4.50 ± 0.00 | 1.33 ± 0.72 | - |
| 4 级 4th order | 4.50 ± 0.00 | 4.90 ± 0.71 | - | 1.20 ± 0.42 | - | - | |
| 5 级 5th order | - | 1.50 ± 0.00 | - | 0.30 ± 0.00 | - | - | |
| 6 级 6th order | - | 0.40 ± 0.00 | - | - | - | - | |

注: 表中根长数据均以平均值 ± 标准差表示

Note: The data of root length in the table are average value ± standard division

表 7 水葫芦苗无性系的花数目与花干重及其所占比例

Table 7 Number, dry mass and its proportion of *H. cym balaris* flower

| 无性系匍匐茎数目 Stolon number of clone | 基株花数 Flower number of genet | 基株花干重 Dry mass of genet flower (mg) | 基株花重/基株总生物量 Ratio of genet flower dry mass and total genet dry mass (%) | 基株花重/无性系总生物量 Ratio of genet flower dry mass and total clone dry mass (%) |
|------------------------------------|--------------------------------|--|--|---|
| 0 | 1.50 ± 0.58 | 6.75 ± 4.92 | 10.98 ± 4.88 | 10.98 ± 4.88 |
| 1 | 0.92 ± 0.79 | 4.33 ± 3.26 | 4.97 ± 4.50 | 4.18 ± 3.73 |
| 2 | 0.50 ± 0.53 | 3.00 ± 3.71 | 3.28 ± 4.35 | 1.97 ± 2.60 |
| 3 | 0.60 ± 0.89 | 4.00 ± 6.16 | 2.79 ± 5.35 | 1.16 ± 2.02 |
| 4 | 1.67 ± 1.53 | 8.67 ± 7.77 | 2.62 ± 2.51 | 1.02 ± 1.74 |

注: 以上数据除无性系匍匐茎数外, 均表示为平均值 ± 标准差

Note: The data in the table are average value ± standard division except stolon number of *H. cym balaris* clone

2.3 无性系的花

水葫芦苗上的花都出现在无性系的基株上或当年不出现匍匐茎的样本上。具有 4 条匍匐茎的水葫芦苗拥有的花最多, 其次为没有匍匐茎的水葫芦苗, 其它水葫芦苗无性系的花较少。花的平均干重也以具 4 条和 0 条匍匐茎的水葫芦苗较大, 其它较小(表 7)。随匍匐茎数目的增加, 基株花干重与基株总生物量和无性系总生物量的比率均逐渐下降(表 7), 说明随水葫芦苗无性系的无性繁殖能力增强, 则有性繁

殖能力下降, 对应的能量投资随之下降。除了无匍匐茎的样本外, 有匍匐茎的水葫芦苗无性系的花占基株生物量和无性系生物量的比例都小于 5.00%, 说明了高寒湿地环境下水葫芦苗有性繁殖能力相对低下的特点。

2.4 无性系的能量投资格局

任何生物的能量均有其合理分配, 并通过这种能量使用的协调来促进自身的有效生存与繁殖。植物的能量或干物质分配的空间复合格局也可称为

“生活史对策”^[15]。大多数学者用干重来度量生物的能量分配格局,也有用热量来度量的。表 8 反映了水葫芦苗不同构件部分的干重分配情况。

由表 8 可以看出,随着水葫芦苗匍匐茎数目的增多,基株地上、地下部分的干重逐渐增加,占无性系总干重的比例有下降趋势;无性系分株地上、地下

部分的干重变化与基株一致,逐渐增加,所占比例与基株有所不同,是逐渐增加的。同一无性系中各匍匐茎所占干重及其比例有下降规律。随着匍匐茎数目增多,无性系的总干重逐渐增大,匍匐茎的总干重也逐步增加,而其比例在具 2 条匍匐茎的无性系样本中最大。

表 8 水葫芦苗无性系不同构件的干重分配

Table 8 The dry mass allocation to different modules of *H. cym balaris* clone (g)

| | 有 1 条匍匐茎的水葫芦苗 (n=12) <i>H. cym balaris</i> with 1 stolon | 有 2 条匍匐茎的水葫芦苗 (n=10) <i>H. cym balaris</i> with 2 stolons | | 有 3 条匍匐茎的水葫芦苗 (n=5) <i>H. cym balaris</i> with 3 stolons | | |
|---------------------------------------|--|---|---------------------------|--|---------------------------|---------------------------|
| | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第一条匍匐茎 1st stolon | 第二条匍匐茎 2nd stolon | 第三条匍匐茎 3rd stolon |
| 基株地上干重 Genet above-ground dry mass | 0.047 ± 0.032 (40.87) | 0.064 ± 0.036 (28.44) | | 0.074 ± 0.046 (27.61) | | |
| 基株地下干重 Genet below-ground dry mass | 0.040 ± 0.028 (34.78) | 0.056 ± 0.030 (24.89) | | 0.070 ± 0.082 (26.12) | | |
| 基株干重 Genet dry mass | 0.087 ± 0.050 (75.65) | 0.12 ± 0.062 (53.33) | | 0.144 ± 0.125 (53.73) | | |
| 分株地上干重 Ramet above-ground dry mass | 0.0077 ± 0.0075 (6.70) | 0.022 ± 0.036 (9.78) | 0.0083 ± 0.0082 (3.67) | 0.022 ± 0.019 (8.20) | 0.011 ± 0.0064 (4.10) | 0.0060 ± 0.0068 (2.23) |
| 分株地下干重 Ramet below-ground dry mass | 0.0047 ± 0.0031 (4.09) | 0.020 ± 0.031 (8.89) | 0.0048 ± 0.0047 (2.11) | 0.024 ± 0.031 (8.96) | 0.0053 ± 0.0059 (1.97) | 0.0035 ± 0.0021 (1.31) |
| 分株干重 Ramet dry mass | 0.012 ± 0.0092 (10.79) | 0.042 ± 0.066 (18.67) | 0.013 ± 0.012 (5.78) | 0.046 ± 0.048 (17.16) | 0.016 ± 0.011 (5.97) | 0.0095 ± 0.0090 (3.54) |
| 匍匐茎干重 Stolon dry mass | 0.016 ± 0.009 (13.56) | 0.036 ± 0.025 (16.00) | 0.014 ± 0.010 (6.22) | 0.026 ± 0.013 (9.70) | 0.019 ± 0.0096 (7.09) | 0.0078 ± 0.0031 (2.91) |
| 无性系干重 Clone dry mass | 0.115 ± 0.056 | 0.225 ± 0.144 | | 0.268 ± 0.162 | | |

注:表中数据均表示为平均值 ± 标准差,()内的数据为占无性系总生物量的比例(%)。

Note: The data in the table indicate average value ± standard division. The data in the “()” are the proportions of different modules to total dry mass of clone.

3 讨论

按朱志红等^[15]提出的克隆植物结构等级的概念,水葫芦苗无性系的结构等级依次为叶和花、分株、基株,为 3 级结构。水葫芦苗以其发达的匍匐茎(表 3)来维持种群的生存并扩展其生存空间,分株在生理等方面完全独立以前,通过其典型的克隆器官(匍匐茎)相互连接在一起形成一网络系统,是典型的游击型克隆植物。间隔子连接相邻两克隆分株,保证了基株和分株以及分株间的营养输送,达到了功能有效整合的目的。水葫芦苗无性系的间隔子长度在各个匍匐茎上有所不同(表 5),这反映了间隔子作为典型的克隆器官,能把各“供养点”,即获取主要资源的分株安置在微生境中适当的微斑块上^[3],以利于无性系内各分株对资源(如光照、土壤养分和水分等)的获取,具有确定分株和资源获取结构的空间位置的功能。随着水葫芦苗无性系的匍匐茎数目增多,其上的分株数、间隔子数目都增多(表 2),这就使无性系的死亡风险降低,符合克隆植物基株的风险分摊原理^[17]。水葫芦苗以无性繁殖为主的繁殖方式以及类同于鹅绒委陵菜^[13]的能量分配模式(表 7、8),

允许其以最有效的方式开发利用资源并适合其生长空间,这也是它的生物-生态学特性及对特定的生态条件长期适应进化的结果。

水葫芦苗的匍匐茎干重在整個无性系中所占比例较大,达 13.56% ~ 22.22% (表 8),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,作为一种克隆器官同样具有储藏的功能^[17],它的储藏功能在帮助水葫芦苗克服环境的时间异质性方面具有一定作用。

克隆植物获取必需资源的资源获取结构不仅通过水平方向上的克隆生长放置在水平空间内,而且通过垂直方向上的营养生长放置在垂直空间内。匍匐茎草本植物光资源获取结构(叶片)的空间放置是由横向间隔子和竖向间隔子(如叶柄)实现的^[19]。无性分株的高度可反映竖向间隔子的作用。水葫芦苗各条匍匐茎上无性分株的高度较低(表 4),与矮嵩草草甸内典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜无性分株^[13]有所不同,可能与不同生境下植物群落特征有关,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。

在不同土壤基质下和不同生境下匍匐茎植物往往具有较大的形态可塑性^[19],如鹅绒委陵菜^[14,20]。研究表明,水葫芦苗生长的高寒湿地较其它生境(滩地、山坡等)而言,植被层中植物稀疏,种的饱和度低,土壤湿度大,而且受家畜的采食与践踏干扰强烈^[11]。当地牧民往往将河岸湿地当作家畜过道,草群承受的放牧压力较重,这为典型克隆繁殖植物种群

的拓展和定居造成了较大的外界环境选择压力,也为表型可塑性的表达提供了条件。近年来全球气候明显干暖化,湿地开始退化萎缩^[7],青藏高原的湿地也不例外^[4,5],所以应加强在不同干扰背景下,对水葫芦苗等高寒湿地克隆植物的形态可塑性反应和生理功能整合等的研究,可为今后湿地健康诊断等提供参考依据。

参考文献

- [1] HU B ZH(胡宝忠), LIU D(刘 娣). Advances in ecological research of clonal plant population[J]. *Practical Science* (草业科学), 1999, 16(3): 62- 67 (in Chinese).
- [2] 周兴民 中国嵩草草甸[M] 北京: 科学出版社, 2001.
- [3] HE C Q(何池全), ZHAO K Y(赵魁义), YU G Y(余国营). Advance in the reproductive strategies and ecological adaptability of the clonal plants in wetlands[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 1999, 18(6): 38- 46 (in Chinese).
- [4] HE C Q(何池全), ZHAO K Y(赵魁义), ZHAO ZH C(赵志春). Wetlands pasture degeneration mechanism and its sustainable utilization in Roige Plateau[J]. *Grassland of China* (中国草地), 2000, 22(6): 11- 16 (in Chinese).
- [5] CHEN G C(陈桂琛), HUANG ZH W(黄志伟), LU X F(卢学峰), PENG M(彭 敏). Characteristics of wetland and its conservation in Qinghai Plateau[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2002, 24(3): 254- 259 (in Chinese).
- [6] HUANG ZH W(黄志伟), PENG M(彭 敏), CHEN G C(陈桂琛), SHI P(史 萍), ZHOU G Y(周国英). The spatial distribution patterns and dynamics of some wetland dominant plants of the Qinghai Lake[J]. *Chinese Journal of Applied Environment Biology* (应用与环境生物学报), 2001, 7(2): 113- 116 (in Chinese).
- [7] 赵魁义 中国湿地生物多样性研究与持续利用[A]. 中国湿地研究[C]. 长春: 吉林科学技术出版社, 1995: 48- 54.
- [8] 刘尚武 青海植物志(第1卷)[M]. 西宁: 青海人民出版社, 1997: 67- 369.
- [9] 郭本兆 青海经济植物志[M]. 西宁: 青海人民出版社, 1987.
- [10] CUI B SH(崔保山), YANG ZH F(杨志峰). Characteristics of temporal and spatial scale of wetland ecosystem health[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, 14(1): 121- 125 (in Chinese).
- [11] LI YN(李英年). Climate brief introduction of Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences[J]. *Development of Research Nework for Natural Resources, Environment and Ecology*, (资源生态环境网络研究动态), 1998, 9(3): 30- 33 (in Chinese).
- [12] LI YN(李英年), ZHAO X Q(赵新全), WANG Q X(王勤学), GU S(古 松), DU M Y(杜明远). The comparison of community biomass and environment conditions of five vegetation types in alpine meadow of Haibei, Qinghai Province[J]. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 2003, 21(3): 257- 264 (in Chinese).
- [13] ZHOU H K(周华坤), ZHOU X M(周兴民), ZHOU L(周立), SHEN Z X(沈振西), LI YN(李英年). Growing characteristics of *Potentilla anserina*[J]. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica* (西北植物学报), 2002, 22(1): 9- 17 (in Chinese).
- [14] ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周 立), LIU W(刘 伟), YAN ZL(严作良), ZHAO X Q(赵新全). The comparison of morphological character of *Potentilla anserina* in two habitats[J]. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica* (西北植物学报), 2002, 22(6): 1406- 1414 (in Chinese).
- [15] YONG X K(雍学葵), ZHANG L Q(张利权). Studies on reproduction ecology of *Scirpus mariqueter* population[J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)* (华东师范大学学报(自然科学版)), 1992, 4: 94- 99 (in Chinese).
- [16] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王 刚), ZHAO SL(赵松岭). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1994, 14(1): 40- 45 (in Chinese).
- [17] DONG M(董 鸣) Plant clonal growth in heterogeneity habitat: risk spreading[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1996, 20(6): 543- 548 (in Chinese).
- [18] DONG M, KROON H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes[J]. *Oikos*, 1994, 70: 99- 106.
- [19] DONG M(董 鸣), ZHANG S M(张淑敏), CHEN Y F(陈玉福). Plasticity in response to nutrient availability in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica*[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2000, 42(5): 518- 522 (in Chinese).
- [20] SHEN Z X(沈振西), ZHOU X M(周兴民), CHEN Z Z(陈佐忠), WANG Y R(王彦荣), ZHOU H K(周华坤). Clonal growth of stoloniferous herb *Potentilla anserina* on degraded and non-degraded soil[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, 14(8): 1332- 1336 (in Chinese).