

松嫩平原全叶马兰种群不同龄级分株的生长策略^{*}

杨允菲^{**} 李建东

(东北师范大学草地研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

【摘要】 全叶马兰为根蘖性多年生草本菊科植物, 种群由3个龄级无性系分株组成。在松嫩平原6月份, 是全叶马兰营养生长的旺盛期。研究表明, 分株的生长与生产力以1龄级最低, 2、3龄级依次增高。3个龄级分株的生物量分配均为茎>叶>主根。叶的生物量分配为1龄级>2龄级>3龄级, 茎和主根的均为1龄级<2龄级<3龄级。3个龄级分株总重与分株高度、分株叶重与茎重、分株主根重与枝条重之间均为幂函数异速生长规律, 主根的生物量分配则随着分株高度的增加呈线性减少。全叶马兰无性系分株的生长与分配策略是在分株幼小时将较多的物质分配给叶, 以保证物质生产器官叶的建造上, 随着分株生长逐渐将生产的物质分配到茎和主根的生长与贮藏; 分株不向主根投入较多的能量, 但在分株幼小时向主根中分配的物质相对较多, 随着分株的生长则按比例较小, 并保持相对稳定的分配比率。

关键词 全叶马兰 无性系植物 分株 生物量分配 异速生长 生长策略

文章编号 1001-9332(2003)12-2171-05 **中图分类号** Q945.3, Q948 **文献标识码** A

Growth strategies of different age classes of ramets in *Kalimeris integrifolia* population at the Songnen Plains of China. YANG Yunfei, LI Jiandong (Institute of Grassland Science, Key Laboratory for Vegetation Ecology, Ministry of Education, Northeast Normal University, Changchun 130024, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2003, 14(12): 2171~2175.

As a perennial forage, *Kalimeris integrifolia* Turcz. ex DC is a species of *Compositae* clone plant, which has a high potential in vegetative propagation by root crowns. Its population was constructed by three age classes of ramets. In the Songnen Plains, the middle ten days of June is the more vigorous vegetative growth period of the clone ramets. The results showed that the capabilities of ramet growth and production were the lowest in the 1st age class, and heightened in the 2nd and 3rd age classes. Biomass allocations were the most in stem, more in leaves, and the least in taproot of three age classes of ramets. The biomass allocation in leaves was the most in the 1st age class, more in the 2nd age class, and the least in the 3rd age class, but those in stem and in taproot were all the least in the 1st age class, lesser in the 2nd age class, and the most in the 3rd age class. The relationships between total weight and height, leaf weight and stem weight, and taproot weight and shoot weight of clone ramets were all power function, but the biomass allocation in taproot was linearly decreased with height increase in three age classes. The strategies of growth and biomass allocation of the population ramets were: 1) the biomass allocation in leaves was more in the young period to ensure the productive organ constructed continuously, and hence, more productive material was gradually allocated in stem and taproot with the growth of ramets, 2) the energy allocation of ramets was less in taproot, but the biomass allocation in taproot was relatively more in young period, and then, the prorata decreased with ramet growth, and the ratio kept relatively steady.

Key words *Kalimeris integrifolia*, Clone plant, Ramet, Biomass allocation, Allometry, Strategy of growth.

1 引言

全叶马兰(*Kalimeris integrifolia*)为根蘖性多年生菊科草本植物^[9], 在我国北方地区有广泛分布, 尤其以东北的中北部为主要分布区^[3,7]。在松嫩平原, 全叶马兰在天然草甸、草甸草原、固定沙丘、次生阔叶林的林缘草地、路边、撂荒地均广泛生长, 常形成大小不等的优势种及亚优势种群落呈镶嵌状分布, 并占据一定的生态位^[1,4,14]。

全叶马兰草质优良, 适口性好, 青草和干草各种家畜均喜食, 是一种饲用价值较高的牧草。以往对全叶马兰的研究主要在营养成分、生物学和生态学特

性^[3,7], 以及群落特征的研究^[10,11,19], 而有关其营养繁殖特性、无性系分株地下部分生活的年限及不同龄级分株的生长和生产等种群水平的定性与定量研究, 迄今尚未见报道。

植物在不同的环境^[5,6,12,13,17,20], 以及不同的生育期具有不同的生长与分配策略^[2,8,16,18]。本文通过对天然割草场在全叶马兰旺盛生长期的调查与测定, 就全叶马兰种群中不同龄级无性系分株的高生长量, 分株生产量, 以及分株叶、茎、主根生物量分

^{*} 国家自然科学基金资助项目(30070137, 39770536)。

^{**} 通讯联系人。

2002-06-06 收稿, 2003-05-30 接受。

配,各数量性状的相互关系进行了定量分析,籍以揭示全叶马兰种群不同龄级无性系分株的生长与物质分配对策,为无性系植物繁殖多样性及其种群生态学的深入研究积累资料.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

本项研究是在松嫩平原南部、吉林省长岭种马场、东北师范大学草地生态研究站进行.地理位置为 44°38'N, 123°41'E 附近.该区属于温带半湿润、半干旱气候^[11].

研究样地选设在羊草割草场全叶马兰镶嵌分布的亚优势种群聚地段,小群落的优势种为羊草(*Leymus chinensis*),常见的伴生种有拂子茅(*Calamagrostis epigios*),芦苇(*Phragmites communis*),五脉山黧豆(*Lathyrus quinquerivius*),寸草苔(*Carex duriuscula*),蒙古蒿(*Artemisia mongolica*),华北鸦葱(*Scorzonera albicaulis*)等.全叶马兰小群落以十几平方米至几百平方米不等的面积呈斑块状镶嵌分布于羊草割草场中,土壤为草甸土.进入生长季的中前期,群落的总盖度在 70% 以上.根据取样时的群落调查,全叶马兰种群的无性系分株密度为 172~316 个·m².

2.2 研究方法

2000 年 6 月中旬,在羊草割草场全叶马兰种群为亚优势种的小群落内做单位面积取样.取样时,注意在小群落中部,全叶马兰分株生长和分布都比较一致的地方设置样方.样方面积为 50 cm × 50 cm,10 次重复.将每个样方的全叶马兰分株连同直根一并挖出,按样方分别装袋.回室内逐样方逐分株划分年龄级别,对样方做单个分株测定.为了统一标准,在根颈的分株分生处剪断,测量分株高度,从根颈处向下剪至 5 cm 主根段,与茎、叶分置,按测定先后顺序编号.在 80 ℃ 下烘至恒重,逐分株逐项称重.全叶马兰有 3 个年龄级,分株多为单生型,少部分为基部分枝的双生型,个别为 3 生型.从一致性考虑,每个龄级测定 30 个单生型分株.为了减少人为因素,逐样方全部作为测定样本,直到各龄级测足 30 个分株,共用了 3 个样方的样本.至于对全叶马兰无性系分株的年龄划分标准及其种群的年龄结构等内容将在另文报道.

将全部测得数据做统计分析,用最大值和最小值来反映观测样本的实际大小范围;用平均数(M)代表样本各性状整体水平特征;用标准差(SD)反映样本的绝对变异性;用变异系数(CV)反映样本的相对变异性^[15].对不同龄级分株的物质积累与高度的关系,以及不同龄级分株的异速生长建立了量化描述模型.

3 结果与分析

3.1 不同龄级分株的数量性状

在松嫩平原的 6 月中旬,正时全叶马兰营养生长的旺盛时期,该生育期不同龄级无性系分株的数

量性状的统计结果见表 1.由表 1 可以看出,全叶马兰各龄级的数量性状普遍呈 1 龄级显著小于 2、3 龄级,除主根重在 3 个龄级均达到 $P<0.05$ 显著水平外,其它数量性状 2、3 龄级均差异不明显($P>0.05$).从龄级间和龄级内的变异系数看,除主根重外,其它均呈龄级间的变异系数为最小,反映了龄级内变异度大于龄级间.而龄级内的变异系数除了主根重以 1 龄级为最大,并随着龄级的增加而减小,其它均以 2 龄级的变异系数最大,3 龄级最小,由此反映了在松嫩平原的生长季前期,全叶马兰种群 1 龄级分株的生长与生产力均低于 2、3 龄级;各性状在 2 龄级内分株的数量波动最大,但 3 龄级则波动最小.

3.2 不同龄级分株的生物量分配

植物的生长需要营养物质的供应,从功能的角度划分,叶是营养物质的生产器官,茎是营养物质的输导和贮藏器官,主根具有养分输导和贮藏以及固着支撑植株的多重作用.不同龄级全叶马兰无性系分株在叶、茎、主根中生物量分配见表 2.尽管统计检验的结果为全叶马兰 3 个龄级分枝叶、茎、主根的生物量分配均处于相同水平($P>0.05$),但全叶马兰各龄级分株均有着共同的变化趋势,即生物量的分配以茎重的比例最大,3 个龄级平均达 44.91%;叶重的比例次之,3 个龄级平均达 39.03%;主根重

表 1 全叶马兰种群分株的数量特征及各龄级间显著性检验
Table 1 Quantitative characters and significance test (ST) among age classes of ramets in *Kalimeris integrifolia* population

性状 Item	年龄 Age(yr)	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 5% 1%	ST	标准 差 SD	变异系数 CV (%)
分株高 Height of ramet	1	30	41.5	12.3	28.15	a	A	7.29	25.90
	2	30	49.0	15.0	32.71	b	B	9.95	30.42
	3	30	47.0	18.0	33.77	b	B	7.49	22.18
	平均 Mean	3	33.77	28.15	31.54			2.99	9.48
叶重 Weight of leaves	1	30	0.30	0.04	0.1550	a	A	0.0662	42.71
	2	30	0.55	0.03	0.2407	b	B	0.1517	63.02
	3	30	0.41	0.07	0.2310	b	B	0.0863	37.35
	平均 Mean	3	0.2407	0.1550	0.2089			0.0469	22.45
茎重 Weight of stem	1	30	0.34	0.04	0.1707	a	A	0.0808	47.33
	2	30	0.62	0.02	0.2770	b	B	0.1731	62.49
	3	30	0.52	0.08	0.2933	b	B	0.1127	38.42
	平均 Mean	3	0.2933	0.1707	0.2469			0.0666	26.97
主根重 Weight of taproot	1	30	0.11	0.01	0.0566	a	A	0.0319	56.36
	2	30	0.17	0.01	0.0777	b	B	0.0385	49.55
	3	30	0.17	0.04	0.1027	c	B	0.0273	26.58
	平均 Mean	3	0.0566	0.1027	0.0790			0.0231	29.24
枝条重 Weight of shoot	1	30	0.63	0.08	0.3253	a	A	0.1425	43.38
	2	30	1.17	0.05	0.5177	b	B	0.3206	59.18
	3	30	0.93	0.15	0.5243	b	B	0.1967	32.70
	平均 Mean	3	0.5243	0.3253	0.4558			0.1130	24.93
分株总重 Total	1	30	0.73	0.10	0.3819	a	A	0.1657	43.81
	2	30	1.30	0.06	0.5953	b	B	0.3523	61.93
	3	30	1.05	0.22	0.6270	b	B	0.2050	37.52
	平均 Mean	3	0.6270	0.3819	0.5347			0.1330	24.79

表 2 全叶马兰种群不同龄级分株的生物量分配

Table 2 Biomass allocations of ramets of different age classes in *Kalimeris integrifolia* population

项目 Item	1 龄级 1 age		2 龄级 2 age		3 龄级 3 age		平均 Mean	
	M ± SD	CV	M ± SD	CV	M ± SD	CV	M ± SD	CV
叶 Leaf (%)	41.11 ± 6.25	15.21	39.72 ± 5.34	13.44	36.27 ± 3.52	9.70	39.03 ± 2.49	6.38
茎 Stem (%)	43.97 ± 5.33	12.12	44.96 ± 6.20	13.79	45.79 ± 4.99	10.90	44.91 ± 0.91	2.03
主根 Taproot (%)	14.92 ± 6.08	40.75	15.32 ± 6.42	41.91	17.94 ± 6.73	37.52	16.06 ± 1.64	10.21
分株总重 Total	100		100		100		100	

的比例最小,3 个龄级平均仅为 16.06%,反映了在松嫩平原全叶马兰种群营养生长旺盛时期的 6 月中旬,各龄级分株的茎中已有了较多物质积累.从各组分在不同龄级间的变化看,叶重的比例以 1 龄级为最大,并且随着龄级的增加呈减小趋势;而茎重和主根重的比例则均以 1 龄级为最小,并且随着龄级的增加呈增大趋势,由此反映出地上枝条是随着龄级生物量的增加而向茎中分配的比例不断增加.

全叶马兰为根蘖性植物^[6],其根系特点是具有垂直的短主根,有明显主根的区段在 5 cm 左右,再向下则肉质化呈细线形多向性水平生长,并纵横交错成网状.这些细线形水平根在秋季可产生不定芽,或长出地面形成秋季分株,或潜伏地下越冬翌年春季形成分株.因为根为多年生,所以不同龄级主根养分积累的时间不同.由不定芽在春季形成的 1 龄级分株,其主根仅在本生长季发生木质化加粗生长,主根短细,致使 5 cm 主根段所占的生物量比率最小.而 2 龄级和 3 龄级主根已经历了 2~3 个生长季的物质积累,主根增粗、增长,致使 5 cm 主根段所占的生物量比例呈逐龄级增加趋势.

当然,植物在不同生育期不仅总是要不断调整其生长和营养物质的分配策略,而且也遵循生长与物质分配相协调原则.植物体各数量性状协调性,是完全可以定量刻画.

3.3 不同龄级分株的物质积累与高度的关系

植株的增高和有机物质的增重都属于生长范畴.经统计分析,全叶马兰种群 3 个龄级无性系分株总重与分株高度存在着极显著的正相关关系,即随着分株高度的增加,各龄级分株总重均呈幂函数增长.而主根重比率与分株高度存在极显著的负相关关系,即随着分株高度的增加,各龄级主根重比率均呈直线下降(图 1).由图 1 内拟合的方程参数可以看出,随着分株高度的增加,分株总重的增长速率以 2 龄级最快,幂值 $b = 2.2355$;3 龄级次之, $b = 1.3347$;1 龄级最小, $b = 1.1291$.而主根重比率的减小速率则以 2 龄级最小,3 龄级最大,1 龄级略高于 2 龄级,其参数的生物学意义是在松嫩平原全叶马兰种群营养生长旺盛时期的 6 月中旬,分株高度每增加 1 cm,1 龄级主根重比率将减小 0.4688%,2 龄级减小 0.4488%,3 龄级减小 0.7344%.由此反映

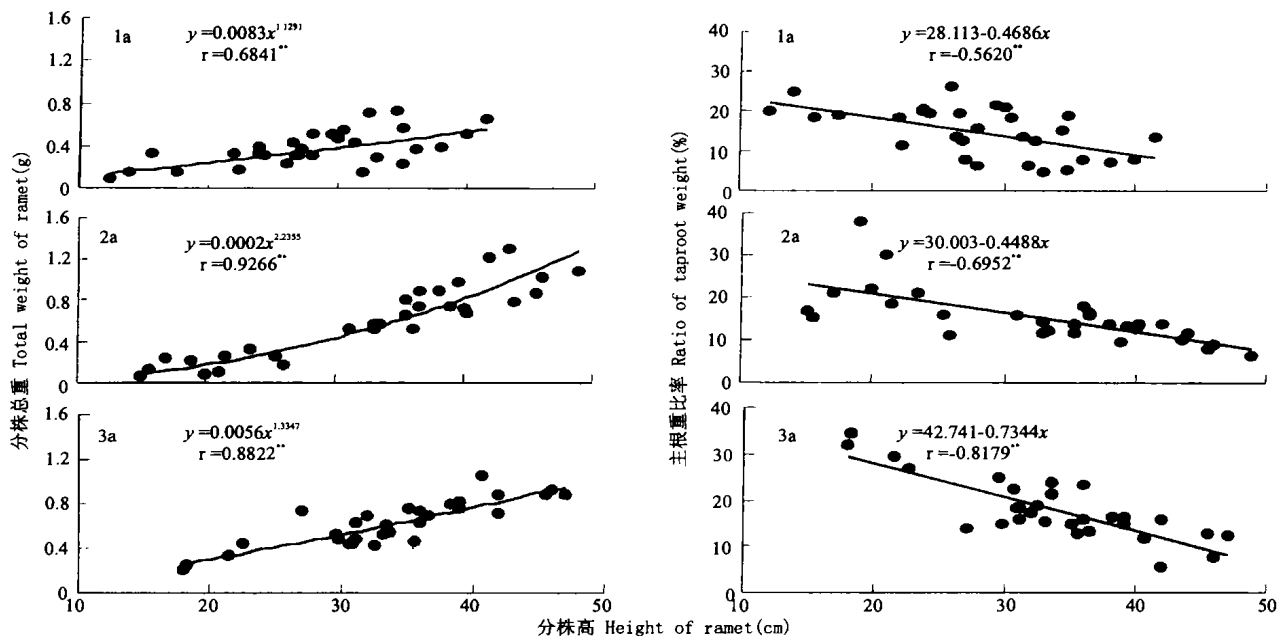


图 1 全叶马兰种群不同龄级分株总重和主根重比率与分株高度的关系

Fig.1 Relationships between total weight, ratio of taproot weight and height of ramets of different age classes in *Kalimeris integrifolia* population.

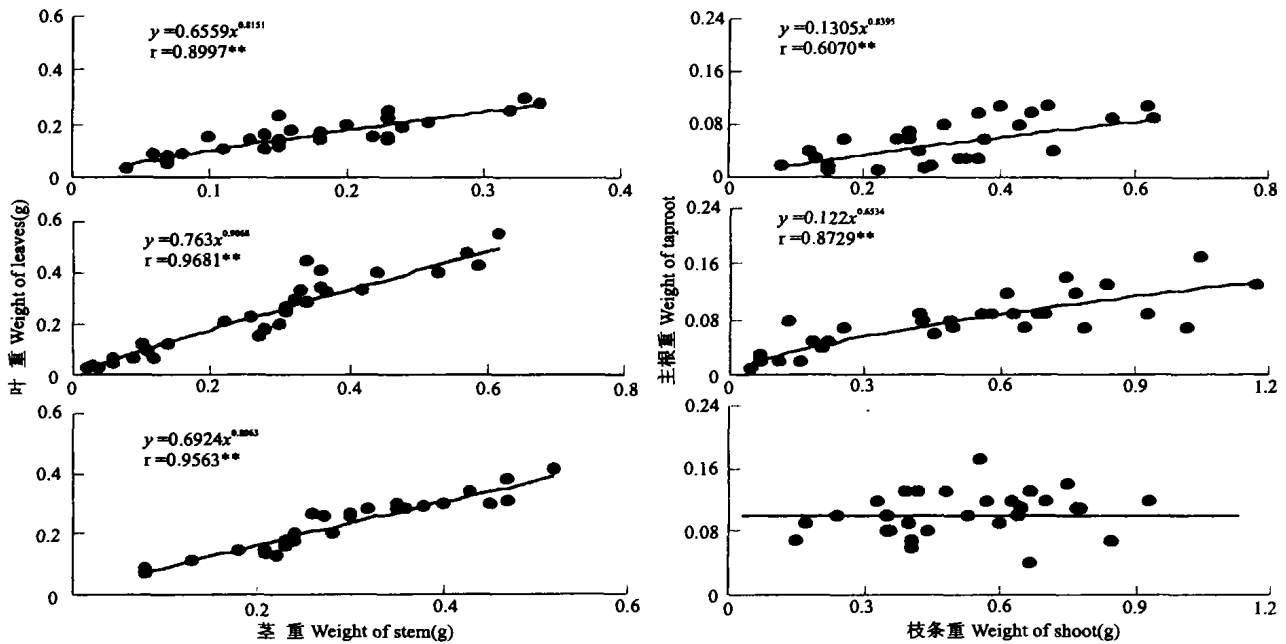


图2 全叶马兰种群不同龄级分株叶重与茎重及主根重与枝条重的关系

Fig. 2 Relationships between weight of leaves and stem, and weight of taproot and shoot of ramet of different age classes in *Kalimeris integrifolia* population.

了3个龄级分株在物质积累和养分分配与分株的高生长上均存在着内在的协调性联系,以及相同的规律性变化。

3.4 不同龄级分株的异速生长规律

异速生长是指生物体各部分器官的不均匀和不成比例的生长,是将生长中整体与部分,或部分与部分之间作对应研究。经统计分析,全叶马兰3个龄级无性系分株的叶与茎之间,以及1、2龄级分株的主根重与枝条重之间均为幂函数变化(图2)。由图2中的拟合方程参数可以看出,随着分株茎重的增加,分株叶重的增长速率以2龄级最大,幂值 $b = 0.9068$;3龄级次之, $b = 0.8963$;1龄级最小, $b = 0.8151$ 。而分株主根重随着枝条重的增长速率以1龄级最大,幂值 $b = 0.8395$;2龄级最小, $b = 0.6534$;3龄级则未表现出明显的相关性($P > 0.05$)。前者反映了全叶马兰种群无性系分株在各龄级的叶和茎的异速生长具有较稳定一致的规律性,后者反映了随着年龄的增加,主根重的增长速率减小,至3龄级,不同枝条重的无性系分株,其主根重均较为相近。

4 讨 论

植物的生长量和生产量属于数量性状。植物的数量性状既有遗传基础,也表现出一定的环境饰变。如果把全叶马兰分株在营养生长的旺盛期,各性状在龄级间和龄级内波动的大小视为生长可塑性,则

各龄级内不同分株的生长可塑性要大于种群整体水平龄级间的生长可塑性;在3个龄级内,3龄级分株相对整齐,生长可塑性较小。

全叶马兰种群3个龄级分株,叶的生物量分配为1龄级>2龄级>3龄级,茎和主根的均为1龄级<2龄级<3龄级。如果把3个龄级生物量分配的变化视为一个生长过程,这种变化趋势可以反映出全叶马兰枝条在叶和茎的物质生产与养分积累上具有一定的分配策略,即在枝条幼小时要将较多物质分配给叶的建造上,以保证充分的物质生产。全叶马兰在营养生长旺盛期的分配原则是优先建造叶器官,再逐渐将生产的物质分配到茎和主根的生长与贮藏。

全叶马兰种群3个龄级无性系分株总重均随着分株高度的增加呈幂数形式增长,主根重比率则随着分株高度的增加呈现直线下降。这些定量关系既反映了全叶马兰种群无性系分株生长与分配的内在联系,也蕴涵着某些分株生长与分配的策略问题。尤其是主根生物量分配的负相关关系,反映了在分株幼小时,向主根中分配的物质较多,但随着分株的生长,其分配的比率则按比例减小。经统计检验,主根重比率在3个龄级间均处于相同的水平,意味着全叶马兰种群无性系分株一直不对主根投入较多的能量,并终生保持其相对稳定的分配水平。

全叶马兰种群3个龄级无性系分株的叶重均随

着分株茎重的增加呈幂函数增长,但主根重仅 1、2 龄级随分株枝条重呈幂数增长,3 龄级则未表现明显的相关性。这些定量关系既反映了全叶马兰种群无性系分株的叶和茎,主根与枝条的异速生长具有较稳定一致的规律,也蕴涵着某些分株生长与分配的策略问题。尤其是主根重在 1、2 龄级随枝条重的变化趋势,以及 3 龄级的相对恒定性,意味着 1 龄级分株要向主根投入较多的能量,2 龄级分株向主根投入的能量减缓,3 龄级分株不再向主根投入能量。

参考文献

- 1 Ba L(巴 雷), Wang D-L(王德利), Liu Y(刘 颖), et al. 2002. An analysis on competition and coexist patterns of *Aneurolepidium chinense* and main companion species. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 13(1): 50~54 (in Chinese)
- 2 Chang J(常 杰), Ge Y(葛 滢), Fu H-L(傅华琳), et al. 1998. Study on the morphoecology of leaves of the main species in the evergreen broad leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca*. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 15(6): 59~64 (in Chinese)
- 3 Chen S-H(陈世骥), Zhang H(张 昊), Wang L-Q(王立群), et al. 2001. The Root Systems of Plants on the Grasslands in Northeast China. Changchun: Jilin Univesity Press. 407~409 (in Chinese)
- 4 Cong P-T(丛沛桐), Yan T-F(颜廷芬), Zhou F-J(周福军), et al. 1999. The study on ecological niche overlap relations of several populations on *Leymus* community in Northeast Plains. *Bull Bot Res* (植物研究), 19(2): 213~219 (in Chinese)
- 5 Dong M(董 鸣). 1999. Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*. *Acta Bot Sin* (植物学报), 41(2): 194~198 (in Chinese)
- 6 Dong M(董 鸣), Zhang S-M(张淑敏), Chen Y-F(陈玉福). 2000. Clonal plasticity in responses to nutrient availability in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*. *Acta Bot Sin* (植物学报), 42(5): 518~522 (in Chinese)
- 7 Jia S-X(贾慎修). 1989. Forage Floras of China. Vol. 2. Beijing: Agriculture Press. 263~264 (in Chinese)
- 8 Li D-X(李德新), Bai W-X(白文明), Xu Z-X(许志信). 1997. A study on population dynamics and the growth analysis of the *Stipa breviflora*. *Grassland Chin* (中国草地), (6): 25~28 (in Chinese)
- 9 Li J-D(李建东). 1979. A study on the basic life forms of herbaceous plants on the northeast grasslands. *J Jilin Normal Univ* (Nat Sci) (吉林师范大学学报(自然科学版)), 11(2): 143~155 (in Chinese)
- 10 Li J-D(李建东), Zheng H-Y(郑慧莹). 1988. On the relation between vegetation and environment in southern the Songnen Plains. *Acta Bot Sin* (植物学报), 30(4): 420~460 (in Chinese)
- 11 Li J-D(李建东), Zheng H-Y(郑慧莹). 1997. The Saline Grassland Restoration and the Biological Ecological Mechanisms on the Songnen Plains. Beijing: Science Press. 7~17 (in Chinese)
- 12 Ma W-L(马万里), Zhong Z-C(钟章成). 1998. Morphological adaptability of clonal herb *Iris japonica* to changed light condition. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学), 9(1): 23~26 (in Chinese)
- 13 Tao J-P(陶建平), Zhong Z-C(钟章成). 2000. Morphological responses to different nutrient supply in the stoloniferous herb *Glechoma longituba*. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 20(2): 207~211 (in Chinese)
- 14 Wang D-L(王德利), Zhang B-T(张宝田), Zhu L(祝 玲). 1995. Studies on niches of *Leymus chinensis* population on grasslands in the Northeastern China. *J Northeast Normal Univ* (Nat Sci) (东北师范大学学报(自然科学版)), 27(1): 86~92 (in Chinese)
- 15 Yang Y-F(杨允非), Zheng H-Y(郑慧莹), Li J-D(李建东). 1998. Methods of study on age structure of clonal population in rhizome type grass. *J Northeast Normal Univ* (Nat Sci) (东北师范大学学报(自然科学版)), 30(1): 49~53 (in Chinese)
- 16 Yang Y-F(杨允非), Li J-D(李建东), Zheng H-Y(郑慧莹). 1997. Vegetative propagation characters of clonal populations of *Hierochloa glabra* in Songnen Plain. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学), 8(6): 571~574 (in Chinese)
- 17 Yu F-H(于飞海), Dong M(董 鸣), Zhang C-Y(张称意), et al. 2002. Phenotypic plasticity in response to salinity gradient in a stoloniferous herb *Halerperthes ruthenica*. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 26(2): 140~148 (in Chinese)
- 18 Zhang C-H(张春华), Yang Y-F(杨允非). 2001. Strategy of reproductive allocation and seed production on reproductive ramets in *Carex duriuscula* populations in the Songnen Plains of China. *Acta Pratacul Sin* (草业学报), 10(2): 7~13 (in Chinese)
- 19 Zheng H-Y(郑慧莹), Li J-D(李建东). 1999. The Saline Vegetation and Its Restoration on the Songnen Plains. Beijing: Science Press. 142~178 (in Chinese)
- 20 Zhang S-M(张淑敏), Chen Y-F(陈玉福), Dong M(董 鸣). 2000. Clonal plasticity in responses to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophylla*. *Acta Bot Sin* (植物学报), 42(1): 89~94 (in Chinese)

作者简介 杨允非,女,1956年生,硕士,教授,生态学博士生导师,主要从事植物种群生态学、草地生态学、湿地生态学、恢复生态学研究,发表论文 90 余篇。Tel: 0431-5268994, E-mail: yangyf@nenu.edu.cn