

匍匐茎草本活血丹(*Glechoma longituba*)在不同养分条件下的克隆形态

陶建平, 钟章成
(西南师范大学生命科学系, 重庆 400715)

摘要:通过人工施肥的方法,对活血丹无性系实验种群在不同养分供应情况下的形态特征进行了研究。研究结果表明:施肥可以显著改变克隆植株的形态,无性系分株产生能力增强,个体生长旺盛,匍匐茎总长增长,生物量增大,节间短,匍匐茎较粗壮;相对叶面积小,叶片厚,叶柄较粗短。在未施肥条件下,克隆植株形态表现则正好相反。养分供应的差异对叶片的形态以及根重和根量的影响较其对隔离者和叶柄的特征的影响更大。

关键词:形态反应;克隆植物;觅食行为;养分;活血丹

Morphological responses to different nutrient supply in the stoloniferous herb *Glechoma longituba*

TAO Jian-Ping ZHONG Zhang-Cheng (Department of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China)

Abstract: With artificial fertilization, the morphological responses of experimental clonal populations of *Glechoma longituba* on different nutrient supply conditions were studied. The results show that fertilization can obviously increase clonal growth. At the condition of fertilizing, the clones have powerful ability of branching, longer stolon length, bigger total biomass, shorter stolon internode length, smaller relative leaf area, thicker laminas and shorter petioles. Without fertilizing, the morphological characters are quite opposite. The variation of nutrient availability has more important influence on lamina morphological characters, root biomass and root number than that on the characters of spacer and petioles.

Key words: morphological response; clonal plant; foraging behaviour; nutrient; *Glechoma longituba*

文章编号: 1000-0933(2000)02-0207-05 中图分类号: Q14 文献标识码: A

克隆植物在自然界中广泛存在,它们不仅是自然生态系统的重要组成部分,也与人类社会生活有密切关系^[1,2]。生境异质性在自然界中的普遍存在使克隆植物在资源分布不均匀的环境中采取了不同的生态对策,以便获得最佳的资源供应^[3~11]。在实验条件下对无性系植物的形态反应及觅食行为进行研究,进而对无性系的生长、繁殖以及其适应机理进行分析的方法,是认识无性系种群的一条重要途径。本文拟通过对不同施肥处理下活血丹无性系种群生长过程中所表现出的形态差异,探讨活血丹在实验条件下的一些与觅食行为相关的形态特征。

1 研究材料及方法

1.1 研究材料

活血丹(*G. longituba*)是唇形科(Labiatae)一种具匍匐茎的多年生克隆草本植物,每株克隆有数个分株由匍匐茎相连。活血丹是一种常见的中草药,在我国分布范围很广,茎叶中含挥发油及多种药用成分,有肝胆、利尿、消炎的作用,可治疗多种炎症及脓疡^[12]。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(资助号 39330050)

收稿日期:1999-07-12 修稿日期:1998-08-20

作者简介:陶建平(1970~),男,讲师。

1.2 研究方法

1996 年 1 月 23 日在野外生境中选择 3 株较大的无性系,在实验地中进行无性繁殖,所产生的后代分株用于移栽实验。选择具有两个大小基本一致的无性系子代分株进行移栽,移栽时间为 5 月 16 日,移栽土壤为充分混合均匀的贫瘠沙土。分株成活后作 3 种施肥处理:对两个相连子代分株都施肥(以下用 N+N+表示,图 1①);对两个相连子代分株中的一个施肥,而对另一个不施肥(以下用 N+N-表示,图 1②);对两个相连子代分株都不施肥(以下用 N-N-表示,图 1③)。以上每种处理的母株均要施肥。每种处理设置 23 个重复,采用溶液施肥方式,施肥强度为 $6\text{gCO}(\text{NH}_2)_2/\text{m}^2$, $5\text{gKH}_2\text{PO}_4/\text{m}^2$, w,施肥后每隔 10d 取样 1 次。测定分株数,每分株叶面积,匍匐茎节间长度,匍匐茎总长、叶、叶柄、根、匍匐茎以及母株干重。

1.3 数据处理

文中所有数据在微机上进行 ANOVA 分析,平均数作 DUNCAN 多重比较,并用字母标记法表示。

2 结果

不同施肥处理下的无性系植株的形态特征在匍匐茎、根、叶以及生物量等方面均有不同表现(表 1)。

2.1 分株产生

N+N+处理的一级分株和二级分株产生率显著高于 N-N-处理的分株产生率($P<0.05$),N+N-处理的分株产生率介于上述两种处理之间。3 种施肥处理的一级分株累计产生过程见图 2。N+N-处理的施肥子代分株(N+)的分株产生能力同未施肥子代分株(N-)的分株产生能力不存在显著差异。

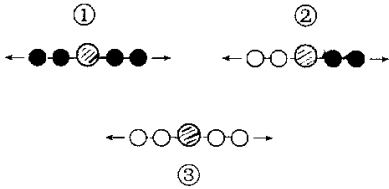


图 1 施肥处理示意图

Fig. 1 Illustration of fertilization

→匍匐茎伸展方向 Direction of stolon growth
←●→施肥的母株 Fertilized parent ramet
●●施肥的子代分株 Fertilized daughter ramets
○●未施肥的子代分株 Unfertilized daughter ramets

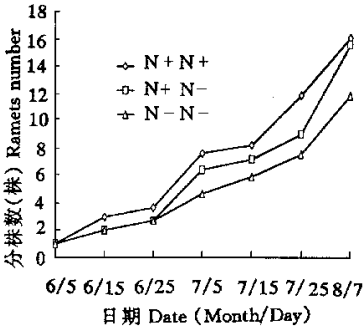


图 2 不同施肥处理下一级分株累计产生曲线

Fig. 2 Ramets production accumulative curves in different nutrient supply

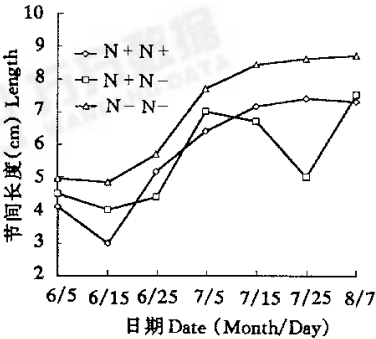


图 3 不同施肥处理下匍匐茎节间动态

Fig. 3 Dynamics of internodes in different nutrient supply

到末次收割(8月7日),总共产生一级分株 426 株,其中 N+N+处理为 161 株,N+N-处理为 145 株,N-N-处理为 120 株。N+N+处理的平均一级分株数为 16.1 株,显著高于 N-N-处理的 12.0 株($P<0.01$)。总共产生的二级分株数为 318 株,其中 N+N+为 147 株,N+N-为 135 株,而 N-N-处理仅为 36 株。N+N+和 N+N-的平均二级分株数为 18.4 株和 13.5 株,均显著高于 N-N-处理的 4.5 株($P<0.05$)。

万方数据

2.2 匍匐茎特征

在3种施肥处理条件下,随着无性系的生长,一级匍匐茎节间长度都有伸长的趋势。每次收割中,3种处理的一级匍匐茎节间长度都是N—N—处理为最长,其次为N+N—处理,而N+N+处理的最短(图3)。末次收割结果表明,虽然一级和二级匍匐茎总长表现为N+N+>N+N—>N—N—,但N+N+和N+N—的一级和二级匍匐茎节间长度却显著短于N—N—的匍匐茎节间长度($P<0.01$)。

生物量对匍匐茎的分配百分数在N+N+,N+N—,N—N—这3种不同施肥处理间无显著差异,其平均值分别为24.5%,23.34%、23.92%。单位重量匍匐茎长在3种处理间也无显著差异,其最大值出现在N—N—处理中,为0.415cm/mg,其次是N+N+和N+N—,分别为0.349cm/mg和0.338cm/mg。N—N—处理的匍匐茎节间最长而生物量分配却最少,匍匐茎表现出细长柔弱的形态,而N+N+和N+N—处理的情况则正相反,匍匐茎表现出粗短壮实的形态。

表1 不同养分供应状况下的活血丹无性系特征(平均值±标准差)

特征 Characters	N+N+	处理 Treatments N+N—	N—N—	P
一级匍匐茎总长 ^① (cm)	145.7±39.64	133.9±37.38	129.8±24.78	ns
二级匍匐茎总长 ^② (cm)	223.7±139.3	221.8±116.4	131.6±35.10	ns
一级匍匐茎节间长 ^③ (cm)	7.4±0.56 ^b	7.5±0.77 ^b	8.7±0.77 ^a	* *
二级匍匐茎节间长 ^④ (cm)	7.05±1.20 ^b	7.31±0.70 ^b	8.99±1.15 ^a	* *
叶柄长 ^⑤ (cm)	6.64±0.26 ^b	6.75±0.67 ^{ab}	7.20±0.29 ^a	*
叶 数 ^⑥	43.8±19.22 ^a	44.8±20.43 ^a	26.8±5.60 ^b	*
单叶面积 ^⑦ (cm ²)	12.72±1.30	13.60±2.59	11.92±2.44	ns
总叶面积 ^⑧ (cm ²)	577.12±292.58	671.58±299.52	323.79±110.04	ns
母株生物量 ^⑨ (mg)	34.6±4.03 ^c	59.2±12.76 ^b	76.6±18.08 ^a	* *
子代分株总生物量 ^⑩ (mg)	2570.2±1419.6	2610.6±1284.2	1418.6±423.57	ns
叶干重 ^⑪ (mg)	1340.2±622.01 ^a	1297.1±635.70 ^b	674.5±227.88 ^c	*
叶柄干重 ^⑫ (mg)	446.0±224.69	449.6±203.09	287.9±95.02	ns
匍匐茎干重 ^⑬ (mg)	676.3±483.82	687.8±376.19	337.4±111.67	ns
根干重 ^⑭ (mg)	107.7±63.96 ^b	176.1±111.55 ^a	118.8±42.54 ^b	*
叶片重/总生物量 ^⑮ (%)	53.37±3.46 ^a	49.49±2.45 ^{ab}	47.01±3.61 ^b	*
叶柄重/总生物量 ^⑯ (%)	17.87±1.57	17.73±2.05	20.55±3.99	ns
匍匐茎重/总生物量 ^⑰ (%)	24.58±3.76	25.34±2.44	23.92±3.75	ns
根重/总生物量 ^⑱ (%)	4.16±0.67 ^b	7.42±0.36 ^a	8.50±1.7 ^a	*
叶面积 cm ² /叶片干重 mg ^⑲	0.430±0.024 ^b	0.469±0.035 ^{ab}	0.483±0.039 ^a	*
匍匐茎长 cm/匍匐茎重 mg ^⑳	0.349±0.081	0.338±0.060	0.415±0.105	ns
叶柄长 cm/叶柄重 mg ^㉑	0.614±0.094	0.651±0.129	0.667±0.146	ns

①Primary stolon length ②Second stolon length ③Primary stolon internode length ④Second stolon internode length ⑤Petiole length ⑥Number of leaves ⑦Area of Single leaf ⑧Area of total leaves ⑨Parent ramet biomass ⑩Daughter ramet biomass ⑪Dry weight of laminas ⑫Dry weight of petioles ⑬Dry weight of stolons ⑭Dry weight of roots ⑮Lamina biomass/Total biomass ⑯Petiole biomass/Total biomass ⑰Stolon biomass/Total biomass ⑱Root biomass/Total biomass ⑲lamina area/lamina biomass ⑳Stolon length/Stolon biomass ㉑Petiole length/Petiole biomass

显著性水平 Significant level ns= $P>0.05$, * = $P<0.05$, * * = $P<0.01$

2.3 叶的特征

3 种不同施肥处理下叶的发育动态见图 4。分株叶面积随分株的生长而增加,3 种施肥处理中,N+N+处理的分株叶面积最大。单叶面积变化规律性较差。对末次收割的叶的特征进行显著性检验表明,分株叶面积和单叶面积在 3 种处理间不存在显著差异。N+N+和 N+N-处理的平均叶数要显著多于 N-N-处理的平均叶数。叶柄的平均长度随植株的生长而增加,其中以 N-N-处理的增长最为显著,N+N+处理的增长幅度较小。末次收割结果表明,N-N-处理下的叶柄长度显著大于 N+N+处理下的叶柄长度($P<0.05$)。

N+N+处理中,生物量对叶片的配置百分数为 53.37%,显著大于 N-N-处理的生物量配置百分数 47.1% ($P<0.05$)。单位重量叶面积表现出与生物量配置相反的情况,N-N-处理的值为 $0.483\text{cm}^2/\text{mg}$,显著大于 N+N+处理的 $0.430\text{cm}^2/\text{mg}$ ($P<0.05$)。总生物量对叶柄的配置百分数在 3 种处理中以 N-N-处理最大,为 20.5%。其次是 N+N+和 N+N-处理,分别为 17.87%和 17.73%,三者之间不存在显著差异。单位重量叶柄长也是 N-N-处理最大,为 $0.667\text{cm}/\text{mg}$,其次是 N+N-处理为 $0.651\text{cm}/\text{mg}$,最小的是 N+N+处理,为 $0.614\text{cm}/\text{mg}$,三者之间也无显著差异。

3 结论及讨论

可塑性和觅食行为是克隆植物在异质性环境中的两个重要表现。克隆植物的可塑性不仅表现在形态上,而且也表现在生物量配置上^[13]。目前,关于可塑性研究的报道很多,不同物种甚至是取自不同环境的相同物种对同一外界刺激都可能产生不同的形态反应^[7]。觅食行为主要是指克隆植物的分株在空间上的拓展行为,这种行为有利于基株对异质性分布资源的利用^[3,8,11],它同植物的形态可塑性是紧密联系的。在异质环境中,植物通过改变其个体或构件的形态以适应植物获取最佳利益的需要。因此,形态可塑性和觅食行为的最终目的都是促进植物对必需资源最大限度的获取。

施肥条件下,活血丹每基株分株数增多,匍匐茎总长增长,生物量较大,节间缩短,匍匐茎粗壮,叶片较厚,叶面积相对较小,个体生长壮实茂盛;而在未施肥状况下,无性系个体生长瘦小羸弱,形态上表现出相反的特征。活血丹植株在两种相反环境中相异的形态反应使个体既能有效占有有利生境,又能迅速逃离不利生境,这种可塑性反应在个体对有利生境的搜寻过程中有重要意义。研究发现,无性系植株形态对光照^[9,15]以及水分^[4]供应的差异也表现出同养分供应差异相似的反应。

施肥处理对活血丹植株根生长的影响较大,而对地上部分影响较小。在越贫瘠的土壤中,根量越大,这

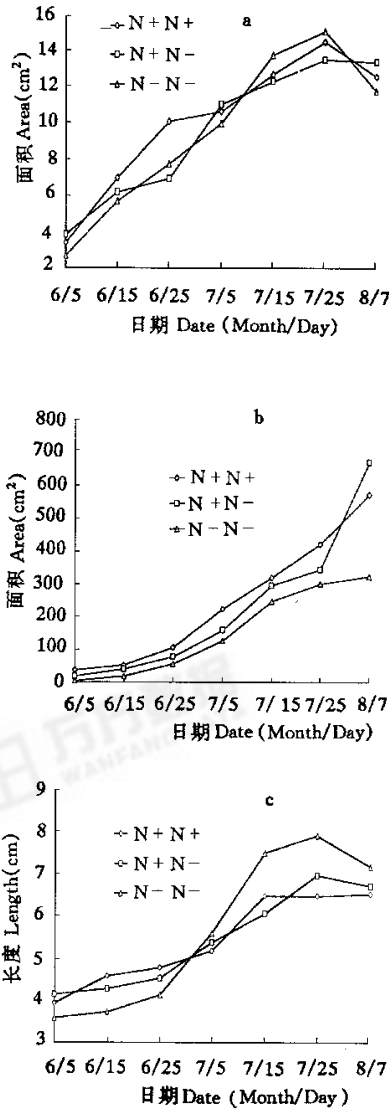


图 4 不同施肥处理下叶动态特征

Fig. 4 Dynamics of leaves in different nutrient supply a. 单叶面积 Area of single leaf b. 总叶面积 Area of total leaves c. 叶柄长 Petiole length.

是同植株在贫瘠生境中对资源获取的效率相关联的,是个体觅食行为的一种表现。 $N+N-$ 处理中根的特征更接近于 $N-N-$ 处理中根的特征,而匍匐茎和叶的特征则更接近于 $N+N+$ 处理下的匍匐茎和叶的特征,这表明,植株个体各个器官对相同外界刺激会产生不同的反应。

$N+N-$ 处理同 $N+N+$ 处理之间不管是在觅食行为上还是在生长状况上都未表现出显著差异,这表明,在 $N+N-$ 的施肥分株($N+$)和未施肥分株($N-$)之间存在极密切的生理联系。一方面,矿物质、光合产物和激素可以通过相连的匍匐茎相互运输,使有利生境中的资源得到最大限度的利用,另一方面, $N+$ 分株与 $N-$ 分株由于有匍匐茎相连而在生长上存在补偿效应,其结果是使 $N+$ 分株和 $N-$ 分株的生长都得到加强,整个植株的生长状况明显好于 $N-N-$ 处理中植株的生长状况。这种生理联系和形态可塑性相结合,使分株在异质生境中具有相似的形态和置放格局,这既有利于觅食行为的进行,也大大提高了基株的稳定性^[8,11]。

参考文献

[1] 王昱生. 关于无性系植物种群整合作用研究的现状及其应用前景. 生态学杂志,1994,**13**(2):57~60.

[2] 刘庆,钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. 生态学杂志,1995,**14**(3):40~45.

[3] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为. 植物学报,1996,**38**(10):828~835.

[4] 刘庆,钟章成. 斑苦竹无性系生长与水分供应及其对策的研究. 植物生态学报,1996,**20**(3):245~354.

[5] 王昱生. 羊草无性系植物种群觅养生长格局与资源分配的研究. 植物生态学报,1995,**19**(4):293~301.

[6] Sutherland W J. The foraging tactics of plants. *Oikos*,1998,**52**:239~244.

[7] de Kroon H and Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plant: the foraging concept reconsidered. *J. Ecol.*, 1995,**83**:143~152.

[8] Dong M, During H J and Werger M G A. Morphological responses to nutrient availability in four clonal herbs. *Vegetation*,1996,**123**:183~191.

[9] Lovett Doust. Population dynamics and local specialization in clonal perennial (*Ranunculus repens*) III. response to light and nutrient supply. *J. Ecol.*, 1987,**75**:555~568.

[10] Slade A J and Hutchings M J. The effect of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.*, 1987,**75**:639~650.

[11] 董鸣. 异质生境中的植物克隆生长:风险分摊. 植物生态学报,1996,**20**(6):543~548.

[12] 《药用志》编写组. 浙江药用植物志(下册). 杭州:浙江科技出版社,1980. 1084~1085.

[13] Dong M. Plasticity in morphological and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*,1994,**70**:99~106.

[14] Schmid B. Clonal growth in grassland perennial: II. growth form and fine-scale colonizing ability. *J. Ecol.*, 1985,**73**:809~818.

[15] Slade A J and Hutchings M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.*, 1987,**75**:639~650.