

分蘖型克隆植物黍分株和基株对异质养分环境的等级反应

何维明^{1,2}, 董 鸣^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093; 2. 北京师范大学环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要:为揭示 1 年生分蘖草本黍对异质养分环境的等级反应, 比较了 4 种异质养分环境中黍分株和基株的生长、繁殖特征。在分株水平, 异质养分环境显著影响源株高度、叶面积、繁殖分配、千粒重和种子数, 而对生物量无影响; 异质养分环境显著影响分蘖株的这 6 个指标。在基株水平, 生物量、分蘖数和种子数随环境中养分总量的提高而逐渐增大, 根重比恰好相反; 繁殖分配不受异质养分环境的影响; 除一种处理外, 其它 3 种环境中的千粒重不受养分状况的影响。这些结果指示: 黍分株和基株对异质养分环境的反应具有等级性, 源株和分蘖株对相同环境的反应存在差异。

关键词:源株; 分蘖株; 基株; 养分异质性; 等级性

Ramets and Genets in the Tillering Clonal Herb *Panicum miliaceum* in Hierarchical Response to Heterogeneous Nutrient Environments

HE Wei-Ming^{1, 2}, DONG Ming^{1*} (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, the Ministry of Education of China, Beijing Normal University, Beijing 100875, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (2): 169~175.

Abstract: *Panicum miliaceum* is a tillering clonal species with profuse roots, and is widespread in northern China. The species has been regarded as an ideal plant for experiments with nutrient patches due to its rapid growth. Early June 1999, plastic boxes (18cm×18cm×30cm) were put at the center of paper boxes (42cm×35cm×30cm), and the plastic boxes and the space between the plastic boxes and the paper boxes were fully filled with a mixture of sand and compound fertilizer in various proportions. Each growth container was made up of two patches (i. e. an original patch (O) within the plastic box and a destination patch (D) in the space between the plastic box and the paper box), and the environments in the growth containers were heterogeneous. Four nutrient levels were combined into four heterogeneous nutrient environments (i. e. O2D1, O2D3, O3D2 and O3D4). Five or six seeds of *P. miliaceum* were sown at the center of each container on June 25 1999. After 65 days, the plants were harvested. The following characteristics were determined: biomass, height, leaf area, reproductive allocation, average seed weight, the number of seeds, root weight ratio, and the number of tillers per genet.

Clonal plants always consist of a hierarchical set of modules (e. g. leaves, roots, and ramets). To test the hypothesis that *P. miliaceum* can hierarchically (i. e. at the level of ramets and genets) respond to heterogeneous nutrient environments, we analyzed its growth and reproductive features at contrasting levels.

基金项目:国家重点基础研究发展规划(G2000018607)和国家杰出青年科学基金(39825106)资助

* 通讯作者 E-mail:dongming@95777.com

收稿日期:2001-04-27, 修订日期:2001-11-06

作者简介:何维明(1970~),男,四川省南溪县人,博士。主要从事植物生态学研究。

At the ramet level, heterogeneous nutrient environments had significant impacts on height, leaf area, reproductive allocation, average seed weight, and the number of seeds of an ortet, but did not affect biomass of the ortet, while biomass of individual tillers was also affected by the treatments.

At the genet level, biomass, the number of tillers per genet, and the number of seeds per genet increased with increasing total amount of nutrients in the heterogeneous nutrient environments, while root weight ratio followed the opposite direction. Reproductive allocation did not respond to heterogeneous nutrient environments. Average seed weight was not significantly affected by heterogeneous nutrient environments except for one treatment.

The above-mentioned results indicate: (1) that there are hierarchical effects of heterogeneous nutrient environments on the growth and reproductive features of *P. miliaceum*; (2) that there remain differences in the effects of heterogeneous nutrient environments on the growth and reproductive features of the ortets and tillers of *P. miliaceum* even at the same level of ramet.

Key words: genet; hierarchy; nutrient heterogeneity; ortet; tiller

文章编号:1000-0933(2002)02-0169-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

土壤养分的空间异质性普遍存在于多种尺度上^[1~3]。养分斑块,作为养分空间异质性的重要表现形式,决定土壤养分的空间分布及其可利用性^[1,2]。另一方面,养分斑块还影响植物根系的空间分布格局。例如,植株将较多的根系分布在养分丰富的斑块中^[4],黍通过改变细根长度和表面积适应异质养分环境^[5]。植物根系在空间上的拓展过程体现了它对异质分布养分的获取对策。

非克隆植物分枝间以及克隆植物分株间的生理整合作用深刻影响单个构件对所处环境的可塑性反应,如在不同等级水平上降低、增强或诱导新的可塑性反应^[6]。分蘖型克隆植物的显著特征是分株间的隔离者(spacer)高度缩短,因而分株通常紧靠在一块,基株运动和占据空间的能力低于根茎和匍匐茎克隆植物的基株。克隆分株间在形体上的相连使生长在不同小生境中的分株间能够实现物质转移,从而使分株既可发生局部反应,也可发生非局部反应^[6~8]。

随着草地退化和灌木入侵,土壤养分逐渐聚集在灌丛下的土壤中;而灌丛间的土壤养分在水流和风力等的侵蚀作用下,不断流失^[9,10]。因此,草地退化和灌木入侵的直接后果之一是土壤异质性得到增强。黍(*Panicum miliaceu* L.)是一种典型的分蘖型克隆植物,具有发达的根系;也是毛乌素沙地的一种重要经济作物。从种子萌发到结实的过程中,黍分株不断产生,根系也不断地拓展,因而分株间所处环境的养分状况常常具有差异。相连分株间的整合作用能够修饰表型可塑性,并使克隆植物在不同等级水平上的可塑性反应存在差异^[6~8],因此,推测异质养分环境对黍分株和基株的影响可能具有等级性。为了验证这个假设,作者设置了4种异质养分环境以探讨养分斑块组合和环境中养分总量对黍分株及其基株生长、繁殖的影响。

1 材料和方法

1.1 研究物种

黍(*P. miliaceu* L.)系禾本科1年生分蘖型克隆草本植物。作为一种重要的粮食作物,黍普遍栽培于我国东北、华北、西北、江苏和安徽等地,在欧洲、美洲和非洲的温带地区也有栽培;7月下旬开花,8月下旬进入成熟期;具有耐干旱、耐贫瘠的特点^[11]。

1.2 实验设计

1999年6月份,作者将塑料箱(18cm×18cm×30cm)置于纸箱(42cm×35cm×30cm)中心,用不同比例的沙、复合肥混合物填充塑料箱和环绕塑料箱以外的其余空间,随后拔出塑料箱使混合物相互接触。因此,整个生长箱由两个斑块组成,即在塑料箱内构建的初始斑块(original patch)(用O代表起始斑块)和环绕初始斑块的目标斑块(destination patch)(用D代表目标斑块)(见图1)。本实验设置4种养分水平(见表1),然后根据初始数据和目标斑块的养分水平组合成如图1所示的4种异质养分环境,分别用O2D1、O2D3、O3D2和O3D4表示。由于4种环境中的养分总量具有差异,因而形成了养分梯度,4种环境中的养

分总量状况见表 2。6 月 21 日在初始斑块中心(即小黑点处)播种 5~6 粒黍种子,出苗 3~5d 后疏苗,每个生长箱中保留 2 株大小一致的幼苗。每种处理有 10 个重复。养分异质性实验从 6 月 25 日到 8 月 30 日在中科院植物所鄂尔多斯生态站进行。

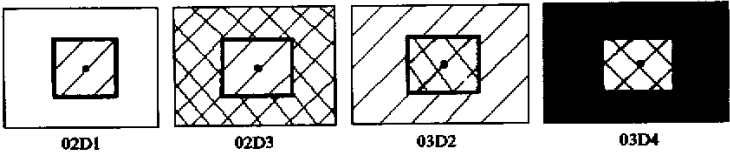


图 1 异质养分环境实验设计示意图

Fig. 1 Experimental design of heterogeneous nutrient environments

异质养分实验处理由目标斑块环绕初始斑块构成。每一处理中空白部分、斜线部分、交叉线部分和填充部分分别表示表 1 所示的养分水平 1、2、3、4。各代号中 O 代表初始斑块,D 代表目标斑块。字母后的数字代表表 1 中的养分水平。Each treatment was created by setting an original patch surrounded by a destination patch. In each treatment, the open part, hatched part, crossed part, and closed part depicted nutrient level 1, 2, 3 and 4, respectively. The N, P and K concentrations of the four nutrient levels used are shown in Table 1. The O in the codes stands for original patch, D stands for destination patch. The number following the letters are those of the nutrient levels shown in table 1

表 1 斑块中的养分水平

Table 1 Nutrient levels used in the patches				
养分浓度(μg/g)	水平 1	水平 2	水平 3	水平 4
Nutrient content	Level 1	Level 2	Level 3	Level 4
N	7.8	19.8	31.8	43.8
P	1.9	3.8	9.6	16.1
K	85.7	181.8	343.7	532.9

表 2 4 种异质环境中的养分总量

Table 2 Total amount of nutrients used in the four heterogeneous environments				
养分总量(g) Nutrient total amount	养分梯度 Nutrient gradient			
	I	II	III	IV
	异质环境 O2D1	Heterogeneous environment O3D2	Heterogeneous environment O2D3	Heterogeneous environment O3D4
N	4.6	9.9	12.9	18.1
P	1.1	2.2	3.7	6.5
K	47.2	96.1	136.2	216.7

1.3 数据收集 作者将黍分株分成源株(ortet)和分蘖株(tiller),源株是指直接由胚发育而成的分株,分蘖株是指由源株分蘖而产生的其它分株。实验结束时调查每个基株的分蘖株数量,测量源株和分蘖株高度。收获植株并将其分成繁殖部分和非繁殖部分(包括叶、茎和根),用激光面积仪测定叶面积,将各部分放入 80℃干燥箱烘至恒重后称其干重,用电子分析天平称 1000 粒种子重。计算繁殖分配(繁殖部分干重/源株或分蘖株或基株干重)、种子数(种子干重/千粒重×1000)和根重比(根干重/基株总重)。

1.4 统计分析 用一元方差分析揭示异质养分环境对黍源株、分蘖株和基株特征的影响^[12]。若主效应显著,用 LSD 进行多重比较,确定相应指标在处理间的差异是否显著($P=0.05$)。

2 结果

2.1 分株特征

异质养分环境和环境中养分总量对黍源株生物量的影响均不显著(图 2A)。当初始斑块的养分水平相同时,目标斑块中养分水平的变化对源株高度的影响不明显,因而 O2D1 与 O2D3、O3D2 与 O3D4 中的源株高度无显著差异(图 2B)。源株叶面积和种子数随环境中养分总量的提高而增大,但两者的变化过程具有差异(图 2C、F)。例如,O2D1 的叶面积显著小于 O2D3,而两者的种子数无显著差异;O2D3 与 O3D4 的叶面积无显著差异,而两者的种子数有显著差异(图 2C、F)。源株的繁殖分配和千粒重均受斑块组合和环境中养分总量的显著影响(图 2D、E)。

黍分蘖株生物量随环境中养分总量的反应格局表现为“钟形”曲线,即增加至最大后降低;O2D1 与 O2D3、O2D1 与 O3D2、O2D3 与 O3D4 的生物量均有差异,因此分蘖株生物量受斑块组合的显著影响(图

3A)。分蘖株高度、叶面积和种子数随异质养分环境和环境中养分总量的变化格局相似,即,O2D1 中的这 3 个值显著小于 O3D2、O2D3 和 O3D4 中的相应值,而后三者的高度、叶面积和种子均无显著差异(图 3B、C、F)。分蘖株繁殖分配随环境中养分总量的提高而表现出增大趋势;初始斑块的养分水平较低时,高养分目标斑块中的繁殖分配显著大于低养分目标斑块;初始斑块的养分水平较高时,目标斑块中的养分水平对繁殖分配无影响(图 3D)。分蘖株千粒重随异质养分环境和环境中养分总量的变化趋势与生物量变化趋势相似,但千粒重的变化程度明显小于生物量(图 3E)。

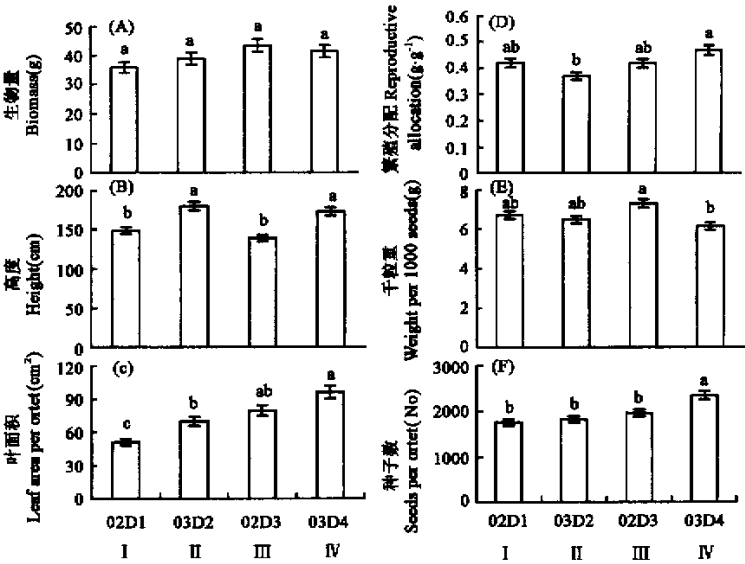


图 2 源株的(A)生物量、(B)高度、(C)叶面积、(D)繁殖分配、(E)千粒重和(F)种子数

Fig. 2 Mean values (± 1 SE, $n=10$) of (A) biomass, (B) height, (C) leaf area per ortet, (D) reproductive allocation, (E) weight per 1000 seeds, and (F) seeds per ortet at the ortet level

数据为平均值 ± 1 SE ($n=10$). 误差线上相同字母表示无差异 ($P=0.05$). O2D1、O3D2、O2D3 和 O3D4 分别代表 4 种异质养分环境, I、II、III 和 IV 分别代表异质养分环境中养分总量. The bars sharing the same letter(s) are not significantly different ($P=0.05$). O2D1, O3D2, O2D3 and O3D4 stand for four heterogeneous nutrient environments; I, II, III and IV represents the total amount of nutrients in the four environments, respectively

2.2 基株特征

黍基株生物量、分蘖数和种子数均随环境中养分总量的提高而逐渐增大,不过三者 在变化细节上仍然存在明显差异,如 O2D3 与 O3D4 在生物量、分蘖数和种子数方面都具有明显差异;斑块组合对生物量、分蘖数和种子数有显著影响,如 O2D1 与 O2D3, O3D2 与 O3D4 在这 3 个指标方面都具有差异(图 4A、C、F)。根重比随环境中养分总量的提高而逐渐降低,同时也受斑块组合的显著影响(图 4B)。异质养分环境和环境中养分总量对繁殖分配的影响均不显著(图 4D)。虽然 O2D1、O3D2 和 O3D4 中的养分分布和可利用性存在差异,但三者的千粒重却相同(6.3 g);O2D3 的养分可利用性并不是最高,但其千粒重(7.2 g)显著大于其它 3 种处理中的千粒重(图 4E)。

3 讨论

万方数据

就实验设置的 4 种异质养分环境而言,O2D1 与 O2D3、O3D2 与 O3D4 中初始斑块的养分水平相同,而

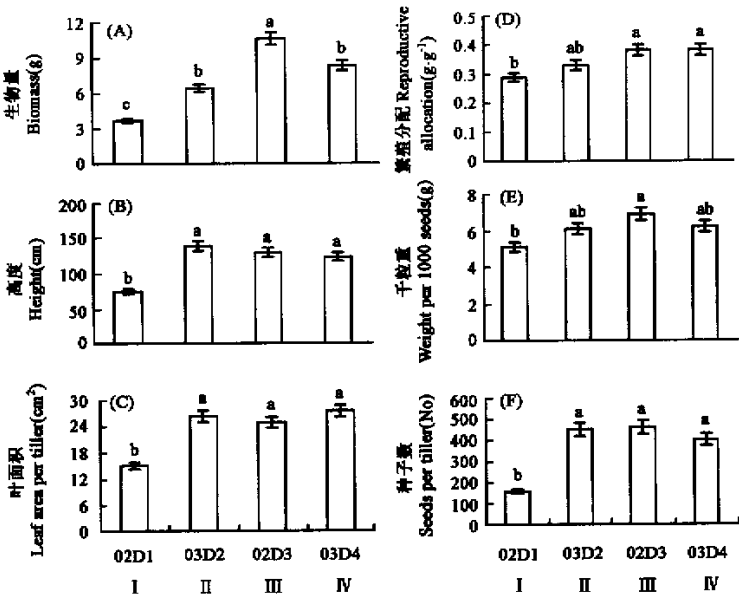


图3 分蘖株的(A)生物量、(B)高度、(C)叶面积、(D)繁殖分配、(E)千粒重和(F)种子数

Fig. 3 Mean values (± 1 SE, $n=10$) of (A) biomass, (B) height, (C) leaf area per tiller, (D) reproductive allocation, (E) weight per 1000 seeds, and (F) seeds per tiller at the tiller level

数据为平均值 ± 1 SE ($n=10$). 误差线上相同字母表示无差异 ($P=0.05$). O2D1、O3D2、O2D3、O3D4 和 I、II、III、IV 的含义如图 2. The bars sharing the same letter(s) are not significantly different ($P=0.05$). The codes of O2D1, O3D2, O2D3, O3D4, I, II, III, and IV are as in figure 2

目标斑块的养分水平具有差异(图 1)。在 O2D1 和 O3D2 中,黍根系是从高养分斑块进入低养分斑块,而在 O2D3 和 O3D4 中恰好相反。就每种环境中养分总量而言, $O2D1 < O3D2 < O2D3 < O3D4$ (表 2)。因此,黍植株在分蘖和根系拓展过程中,不同处理下基株生长环境中的养分空间分布和可利用性存在明显差异。

克隆植物具有明显的等级性,如构件、分株和基株^[13]。在分株水平,源株与分蘖株在生物量、高度、叶面积、繁殖分配、千粒重和种子数 6 个方面均具有差异(图 2 和图 3)。这些差异表明,源株和分蘖株的生长和繁殖特征对相同养分环境的反应格局存在差异。就生物量、繁殖分配、千粒重和种子数而言,源株、分蘖株和基株间也均存在不同程度的差异(图 2、图 3 和图 4),因此相同实验处理对黍分株和基株的影响具有差异。换言之,在分株水平上产生的明显效应可能在基株水平上不明显,相反,在基株水平上产生的明显效应并不一定在分株水平上出现。因此,本文结果支持了引言中的假设。即,异质养分环境对分蘖型克隆植物黍生长和繁殖特征的影响具有等级性。分株间的生理整合作用对根茎或匍匐茎克隆植物不同水平上的可塑性影响存在差异^[6~8]。目前对异质环境等级效应的研究主要集中在根茎和匍匐茎克隆植物,而对分蘖型克隆植物的研究很有限。选择作用也具有等级性^[13],因而克隆植物对异质环境的等级反应可以为选择过程提供更加丰富的选择素材。

资源分配反映植株对不同资源的利用策略^[14]。根重比随异质养分环境的变化结果(图 4B)指示,黍基株是通过增大根系生物量分配、增强根系吸收养分的潜在能力而补偿环境中养分可利用性的降低。另一方面,根重比的变化格局还暗示,养分总水平的提高对基株地上部分生物量分配有促进作用。O2D1 和 O3D2 的分蘖数分别为 3 和 3(图 4C)。这表明,当初始斑块的养分水平相同时,分蘖数量主要受目标斑块中养分水平的影响。这种现象在 Humphrey 等^[15]的类似研究中已经被发现。此外,环境中养分总量的提

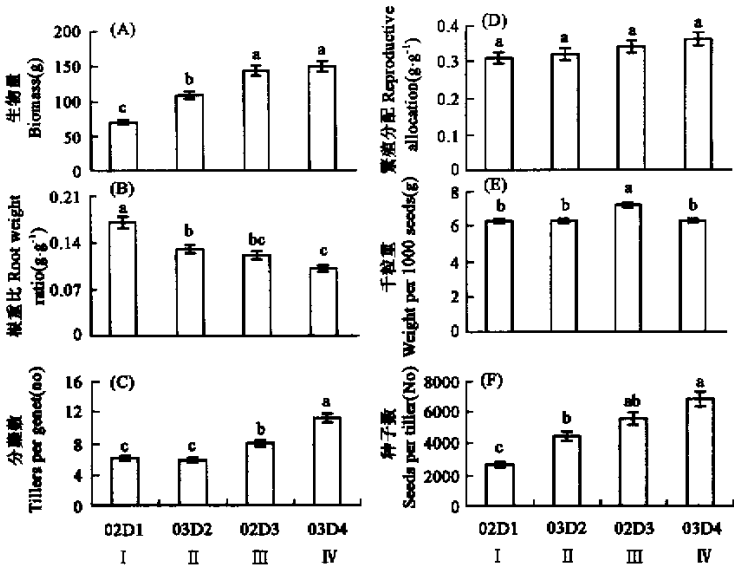


图4 基株的(A)生物量、(B)根重比、(C)分蘖数、(D)繁殖分配、(E)千粒重和(F)种子数

Fig. 4 Mean values (± 1 SE, $n=10$) of (A) biomass, (B) root weight ratio, (C) tillers per genet, (D) reproductive allocation, (E) weight per 1000 seeds, and (F) seeds per genet at the genet level

数据为平均值 ± 1 SE ($n=10$). 误差线上相同字母表示无差异 ($P=0.05$). O2D1、O3D2、O2D3、O3D4 和 I、II、III、IV 的含义如图2. The bars sharing the same letter(s) are not significantly different ($P=0.05$). The codes of O2D1, O3D2, O2D3, O3D4, I, II, III, and IV are as in figure 2

高对基株生物量、分蘖数和种子数都有明显的促进作用(图4A、C、F)。

繁殖分配、千粒重和种子数是影响植物适合度的直接因素。繁殖分配反映繁殖生产能力的潜在大小^[8]。千粒重反映种子质量,与种子活力有关,并影响幼苗的生长和存活^[16]。种子数反映繁殖产量的大小。繁殖分配随异质养分环境的变化(图2D、图3D、图4D)表明,异质养分环境虽然对基株的繁殖分配无影响,但可改变繁殖分配在源株和分蘖株间的再分配。千粒重和种子数随异质养分环境的变化(图2E、F、图3E、F、图4E、F)则表明,基株千粒重和种子数受源株的影响较大,而受分蘖株的影响相对较小。生长特征是影响适合度的间接因素。基株生物量越大,在环境中的竞争能力就越强。环境变化对黍源株生物量的影响很小,而对分蘖株生物量的影响较大。因此,环境变化主要是通过对分蘖株的影响进而提高基株生物量。繁殖与生长密切相关,共享有限资源,繁殖分配反映繁殖过程与生长过程之间的权衡策略^[16]。基株生物量和繁殖分配对异质养分环境的差别反应(图4A、D)表明,繁殖器官生物量与基株生物量成正相关。种子大小与种子数量之间也具有权衡策略,它体现了植物对不同环境的适应对策^[16]。本文结果证实了这一观点。种子大小与出苗率、幼苗存活率等成正相关,在干旱或竞争性生境中,植物的种子通常较大^[17]。在本实验中,异质养分环境对黍种子大小的影响相对较小。基株生物量、繁殖分配、千粒重和种子数随异质养分环境的变化(图4A、D、E、F)指示:基株适合度趋向于随环境中养分总量的提高而增大。此外,源株叶面积随养分总量的提高而逐渐增大(图2C),这有利于黍源株增大捕获光资源的潜在面积。

参考文献

[1] Svesson B, Callaghan T V. Small-scale vegetation pattern related to the growth of *Lycopodium annotinum* and variations in its micro-environment. *Vegetatio*, 1988, **76**: 167~177.

- [2] Berendse F, de Kroon H, Braakhekke W G. Acquisition, use, and loss of nutrients. In: Pugnaire F I, Valladares F eds. *Handbook of Functional Plant Ecology*. New York: Marcel Dekker, Inc. 1999, 315~329.
- [3] Farley R A, Fitter A H. The response of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *J Ecol.*, 1999, **87**: 849~859.
- [4] Kleijn D, van Groenendael J M. The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *J Ecol.*, 1999, **87**: 873~884.
- [5] Mordelet P, Barot S, Abbadie L. Root foraging strategies and soil patchiness in a humid savanna. *Plant Soil*, 1996, **182**: 171~176.
- [6] Alpert P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecol.*, 1999, **141**: 99~106.
- [7] Turkington R, Hamilton R S, Gliddon C. Within population variation in localized and integrated responses of *Trifolium repens* to biotically patchy environments. *Oecologia*, 1991, **86**: 183~192.
- [8] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia*, 1995, **101**: 282~288.
- [9] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, **77**: 364~374.
- [10] Reynolds J F, Virginia R A, Kemp P R, *et al.* Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecol Monogr.*, 1999, **69**: 69~106.
- [11] Editorial Board For Flora of China(中国植物志编辑委员会). *Flora of China* (in Chinese), Vol 10(3). Beijing: Science Press, 1990, 202.
- [12] SAS. *SAS/STAT Guide for Personal Computer*. 6th Edition. Cary: SAS Institute Inc., 1985, 67~78.
- [13] Eriksson O, Jerling L. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. van Groenendael J, de Kroon H. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990, 79~94.
- [14] Bazzaz F A. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. In: Bazzaz F A, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. San Diego, CA: Academic Press, 1997, 1~37.
- [15] Humphrey L, Pyke D A. Clonal foraging in perennial wheatgrasses: a strategy for exploiting patchy soil nutrients. *J Ecol.*, 1997, **85**: 601~610.
- [16] Bewley J D, Black M. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. New York: Plenum Press. 1994.
- [17] Andersson S. Seed size as a determinant of germination rate in *Crepis tectorum* (Asteraceae): evidence from a seed burial experiment. *Can. J. Bot.*, 1996, **74**: 568~572.