

DOI: 10.5846/stxb201307161901

张继涛, 李秀军, 田尚衣, 陈国双. 羊草克隆种群的螺旋扩张规律. 生态学报, 2015, 35(8): 2509-2515.

Zhang J T, Li X J, Tian S Y, Chen G S. The spiral elongation rule in clonal population of *Leymus chinense*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2509-2515.

羊草克隆种群的螺旋扩张规律

张继涛¹, 李秀军¹, 田尚衣², 陈国双^{1,*}

¹ 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

² 长春师范大学, 长春 130032

摘要: 羊草是欧亚大陆草原东部区域的一个优势物种。其优势地位的取得是羊草种群年复一年不断克隆复制过程中进行螺旋扩张的结果, 其中, 每一个螺旋圆环代表一个生长季, 进而每个生长季可再分为不同的种群成长阶段, 执行不同的生存发展策略: 5月下旬—7月下旬为成熟扩张期, 羊草的成熟母株通过水平伸长根茎执行扩张策略; 7月下旬—10月下旬为幼苗占领期, 通过地下芽输出为地上子株执行占领策略; 10月下旬—来年3月下旬为羊草的休眠期; 3月下旬—4月下旬为它的生长准备期; 4月下旬—5月下旬为生长巩固期, 子株发育为成熟的母株, 完成了领地的彻底控制, 执行的是巩固策略。羊草的游击型分株和密集型分株源自于共同的母株, 二者位置相互分开, 不但可以避免内部竞争, 而且通过根茎之间的连接进行资源共享, 从而在对外竞争中始终处于优势地位, 这是羊草的克隆区隔避险策略; 羊草种群通过产生遗传异质性的种子来避免因外界环境条件巨变所造成的整体灭绝, 执行的是一种有性繁殖避险策略。羊草在既定策略基础上也表现出明显的二八规律, 即通过 80% 比例的密集型分株进行旧领地的巩固, 以 20% 比例的游击型分株进行新领地的扩张。总之, 羊草通过扩张, 占领, 巩固, 再扩张, 再占领, 再巩固, 这样的年复一年的螺旋扩张, 成为了当地的优势物种。其研究结果能为提高羊草生产力和种子产量及恢复受损草原生态系统提供十分重要的科学支持。

关键词: 生存策略; 二八规律; 羊草; 单优种群; 螺旋扩张

The spiral elongation rule in clonal population of *Leymus chinense*

ZHANG Jitao¹, LI Xiujun¹, TIAN Shangyi², CHEN Guoshuang^{1,*}

¹ Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

² Changchun Normal University, Changchun 130032, China

Abstract: *Leymus chinensis* is dominant species in eastern regions of the Eurasian Steppe. The dominant position was obtained as a result of spiral elongation for *Leymus chinensis* population through clonal growth year by year. For *Leymus chinensis* population, a spiral ring meant a growing season; furthermore, a growing season included many growth stages when they respectively experienced different growth strategies. From late May to late July it was spreading stage when mature parent shoots elongated young rhizomes, adopted elongation strategy; from late July to late October occupied stage of daughter shoots when buds come up and became daughter shoots, developed occupation strategy; from late October to next late March dormancy stage; from late March to late April prior stage of growth; from late April to late May growth and consolidation stage when daughter shoots grew and developed into mature parent shoots, firmly occupied the area, pursued consolidation strategy. Moreover, clonal spacing evading risk strategy was adopted in order to not only avoid competition between clumping shoots and spreading shoots through both of which separating in parent shoots, but also fight against outward competitors through source sharing as the interlinking of rhizomes; meanwhile sexual propagation evading risk strategy in order to avoid thorough extinction, when suffering from tremendous changes of environment, through getting

基金项目: 国家自然科学基金项目(31372369, 31270464)

收稿日期: 2013-07-16; 修订日期: 2014-10-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenguoshuang@iga.ac.cn

seeds of genetic heterogeneity of population; twenty-eighty rule through 20% spreading shoots for occupation of new area and 80% clumping shoots for occupation of previous area. Therefore, *L. chinensis* become a dominant population in the local area through its spreading, occupation, consolidation, then, spreading again, occupation again, and consolidation again. This creates a scientific backing for improving productivity of shoot and seed and also for the restoration of degraded grassland ecosystems.

Key Words: survival strategy; twenty-eighty rule; *Leymus chinensis*; mono-dominant stands; spiral elongation

羊草 (*Leymus chinensis*) 是分布于欧亚大陆草原东部区域, 典型的多年生根茎型克隆生长的禾本科植物^[1-4]。作为中国北方, 特别是东北地区草原牧区及农牧交错带的优势种群及优良的牧草类型, 羊草在农牧业发展和人类赖以生存的环境影响方面发挥着重要作用^[1-3]。羊草种群的维持和繁衍是通过有性和无性繁殖两种方式来实现的。自然条件下, 其以无性繁殖(克隆繁殖)为主, 有性繁殖力弱。文献表明, 羊草的克隆繁殖过程可以理解为构件构建的过程, 即地下芽→地下新生根茎→地下根茎芽→根茎地上幼嫩子株→根茎地上成熟母株; 或地下芽→地上幼嫩子株→地上成熟母株^[5-6]。尽管这些文献通过羊草种群的季节动态变化对构件构建过程进行了表象描述, 但未能通过此种表象来深入探讨羊草的生存策略本质。研究羊草种群季节动态变化的规律本质是开展其它相关科研活动, 如外界环境条件对羊草种群影响研究的基础和出发点。为此, 本研究基于羊草种群构件构建的季节动态过程的调查, 探究了各类型芽-子株-母株间相互内在的联系及总体上的生态意义和生存策略, 从而为揭示羊草成为当地优势物种的原因提供依据。其研究结果能为提高羊草生产力和种子产量及恢复受损草原生态系统提供十分重要的科学支持。

1 材料和方法

1.1 实验材料

在东北松嫩平原, 羊草在 4 月返青, 5 月开始抽穗, 至 8 月初, 羊草完成抽穗后的开花, 授粉, 种子成熟的过程, 此后一直到生长季结束的 10 月, 羊草地上植株逐渐枯黄, 最终表面上看起来全部死亡, 但是到第 2 年的 4 月, 就是在这些枯黄死亡的羊草残茬上长出了新的羊草植株, 又开始了新一轮的生长, 按此规律常年持续生长不息^[3-4]。

为了方便研究, 引进母株和子株的概念^[7-9]: 顾名思义, 子株源于母株, 由母株地下芽生长出土形成。它不拔节, 叶片很长, 呈现莲座丛状, 又称莲座丛状苗。需特别注意的是, 尽管子株在全生长季都可产生, 但由于春夏季的幼嫩子株有在秋季拔节形成成熟母株的能力, 而秋季产生的子株却不能, 因此本研究中的子株特指秋季形成的子株。母株则是始于春季位于枯黄的残茬上的上一年秋季形成的有活性的地下芽和子株生长点, 而后萌发拔节而成。夏季阶段, 其中一部分有抽穗能力植株抽穗、开花、结实, 秋季时所有母株枯萎死亡。

根据芽和子株在母株上的位置来区分它们的类型。图 1 显示, 水平生长根茎顶芽位于根茎顶端, 最早源自于母株的基部, 能够水平生长以延长根茎, 能够弯向上生长, 形成向上生长根茎顶芽, 最后出土形成根茎顶子株; 沿着根茎存在大量的节, 它们有潜力形成根茎节芽, 最后, 一部分向上输出形成根茎节子株; 分蘖节芽位于母株基部的节上, 紧贴母株向上生长, 最后部分向上输出形成分蘖节子株。另外, 根据 Ye 等^[10]对植株功能类型的区分, 分蘖节芽和子株被称作密集型分株, 根茎顶芽、子株以及根茎节芽、子株称作游击型分株。羊草种群含有两种分株类型, 展现了一种联合的生长形式。

1.2 实验地点

试验地点位于吉林省长岭县以南 10km 处 (44°44' N, 123°44' E)。该处地形较为平坦, 土壤类型为碱化草甸土。所在地区为大陆性季风性气候, 无霜期 140d, 平均温度 4.6℃ 至 6.4℃, 月平均气温从 1 月的 -16℃ 到 7 月的 25℃ 变化, 年均降雨量 300—450 mm, 主要集中于 7—8 月。试验选择在一块约 5hm² 的人工羊草草

原范围内进行。

1.3 实验方法

于 2009 年,用围栏围成一个 1000 m²的试验地。样地内羊草密度均匀,物种单一。在试验地内固定 4 块 (0.5 m × 0.5 m) 样方,从 2010 年 4 月下旬到 7 月下旬,每个月调查 1 次母株密度。7 月下旬到 10 月下旬,每月调查 1 次子株密度。

在 2010 年的 4 月下旬到 10 月下旬,每月在样地内的 4 块固定的样方附近挖取 4 个 1 m × 1 m × 0.3 m 的土方。去除植物材料上的土,尽量避免伤害根茎、芽和地上部分之间的连接。调查水平生长根茎顶芽、向上生长根茎顶芽、根茎节芽、分蘖节芽、根茎顶子株、根茎节子株和分蘖节子株的密度,并计算各类芽占总芽以及各类子株占总子株的比例;调查当年生长季单位面积内新产生的根茎的累计长度,称为根茎长度密度。取样过程中只调查芽长大于 1 mm 的可见芽,而那些肉眼不可见的芽则不在调查之列。

在 2009 年的 10 月下旬随机挖取 7 个 1 m × 1 m × 0.3 m 的土方,调查芽密度,子株密度。随后于 2010 年的 5 月下旬,调查所挖取的样方旁边的母株密度。

1.4 统计分析

运用 SPSS 统计软件进行资料分析(version 12.0, SPSS Inc, Chicago, IL)。使用单因素方差分析(LSD 检验)来比较每种类型芽、总母、子株密度在 2010 年的每个月之间的不同(显著水平在 $P=0.05$);调查各种类型芽占总芽、各种类型子株占总子株数的比例;运用直线回归方程来检验 2009 年 10 月下旬总芽与总子株的密度和,与第 2 年 5 月下旬的总母株密度的相关程度,同时检验总子株与第 2 年总母株的相关性。

2 结果与分析

2.1 各种类型芽数量及新生根茎长度的季节动态

如图 2 所示,4 月下旬—5 月下旬期间无水平生长根茎顶芽,只有向上生长根茎顶芽、根茎节芽和分蘖节芽存在。这 3 种存在的芽到此期结束,即 5 月下旬时密度下降到 0,表明它们全部输出为地上母株。5 月下旬—7 月下旬,水平生长根茎顶芽开始大量产生,其所在根茎开始扩展,至该期结束它们的数量和长度都达到峰值,同时 5、6 月份不产生其它 3 种类型芽。进入 7 月下旬—10 月下旬,水平生长根茎顶芽的数量急剧下降到 0,相应的它所扩展的新根茎长度趋于平稳,而另 3 种芽数量总体呈现上升趋势。

2.2 秋季形成的芽和子株与来年母株的关系

回归分析显示(图 3),2009 年 10 月下旬总芽与总子株密度的和与 2010 年 5 月下旬时的母株密度存在显著的正相关关系,而且总子株密度与总母株密度之间也存在显著正相关,表明春季时母株来源于上一年秋季的子株和芽,并且子株为主要来源。也就是说,从 10 月下旬至来年的 3 月左右,秋季的子株和芽经历漫长的冬季处于休眠状态,而后到 4 月份处于生长准备阶段,直到 5 月下旬发育为成熟的母株。

2.3 母株及各种类型子株的季节动态

4 月下旬—5 月下旬,羊草母株数量急剧达到峰值(图 4),表明经过漫长的冬季休眠后,上一年秋季(10 月下旬)形成的地下芽(图 2)和子株,在春季迅速输出为母株。5 月下旬—7 月下旬,羊草母株密度趋于平稳(图 4),这是由于此阶段羊草只大量产生水平生长根茎顶芽,它们只水平生长,不输出为子株,而另 3 种芽只

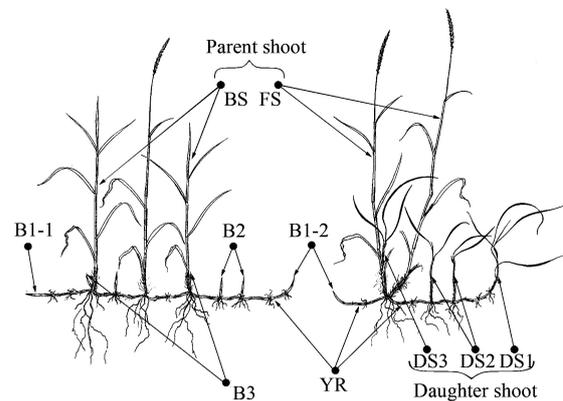


图 1 羊草的形态图

Fig.1 General morphology of *Leymus chinensis*

B1-1: 水平生长根茎顶芽 horizontal apical rhizome bud; B1-2: 向上生长根茎顶芽 vertical apical rhizome bud; B2: 根茎节芽 axillary rhizome bud; B3: 分蘖节芽 axillary shoot bud; DS1: 根茎顶子株 daughter apical rhizome shoot; DS2: 根茎节子株 daughter axillary rhizome shoot; DS3: 分蘖节子株 daughter axillary shoot; YR: 新根茎 young rhizome; FS: 抽穗母株 parent flowering shoot; BS: 营养母株 parent vegetative shoot

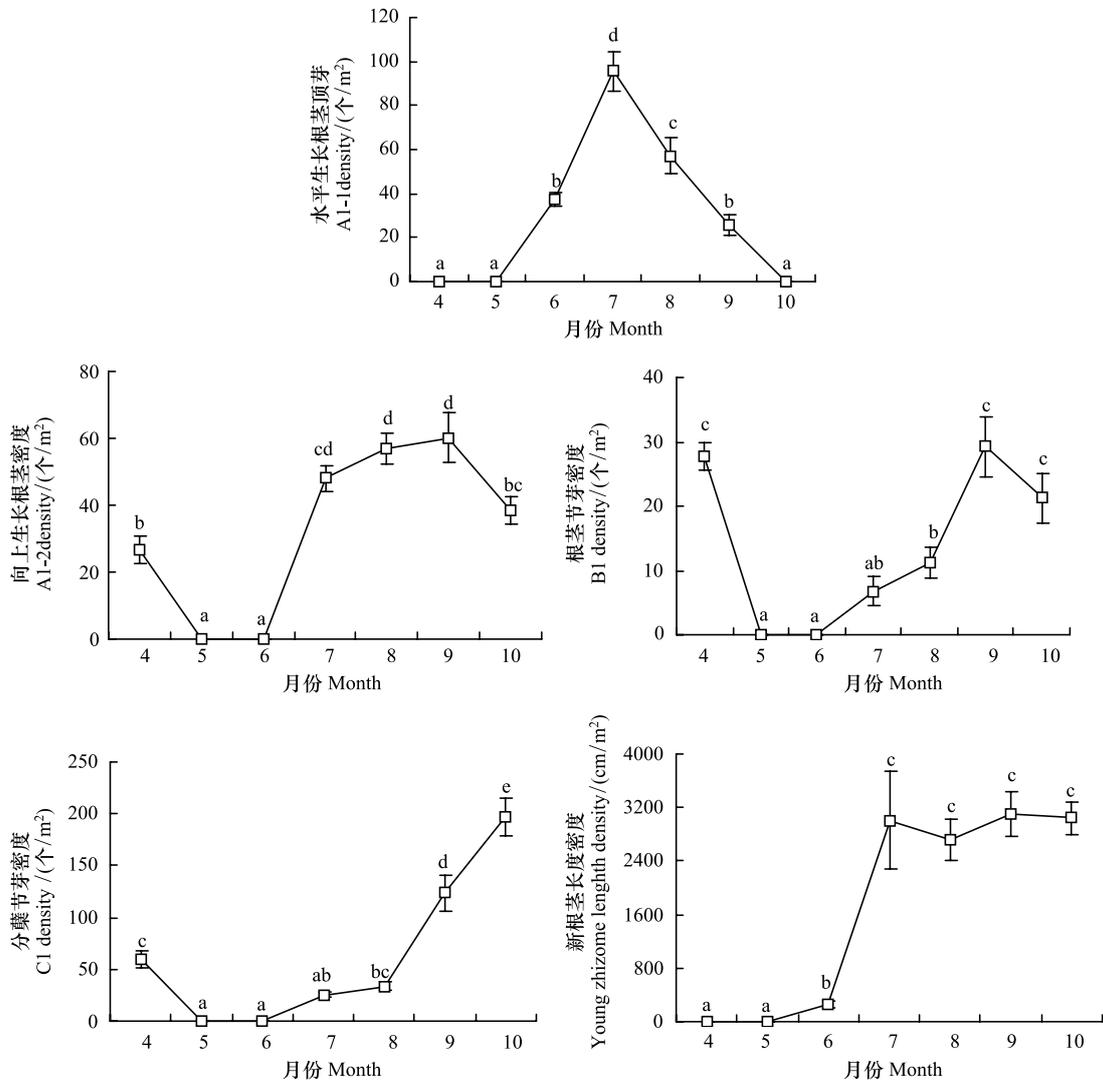


图2 各种类型芽与新生根茎长度密度的季节动态变化

Fig.2 Monthly variations in the densities of A1-1, A1-2, B1, C1 and young rhizome length

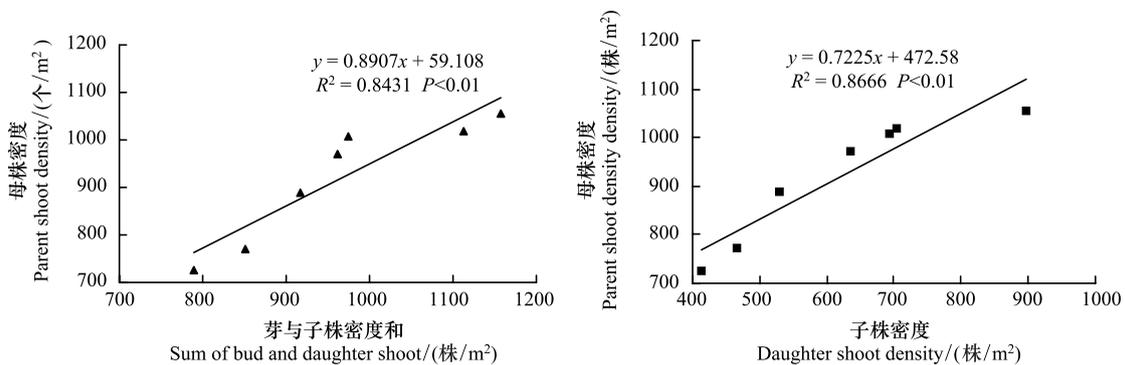


图3 2009年10月下旬总子株与地下芽库的密度和与2010年5月下旬时母株密度之间的线形关系,以及2009年10月下旬总子株与2010年5月下旬总母株的相关关系

Fig.3 Relationships between the sum of bud and daughter shoot density in late October 2009 and the parent shoot density in late May 2010; between the daughter shoot density in late October 2009 and the parent shoot density in late May 2010

有少量产生,它们的输出对母株密度的影响不大(图2)。7月下旬—10月下旬,母株逐渐枯黄,而子株开始大量产生,其数量显著上升(图4),这是向上生长根茎顶芽、根茎节芽和分蘖节芽这3种向上生长的芽共同输出的结果。

2.4 各种类型芽和子株比例的季节动态

4月下旬—5月下旬的芽为上一年秋季没有输出为植株的芽,而5月下旬—10月下旬的芽为当年产生的,其中,水平生长根茎顶芽的比例急剧下降到0,相反分蘖节芽却急剧上升的最高,而向上生长根茎顶芽,根茎节芽的数量比较稳定,10月下旬时,向上生长根茎顶芽+根茎节芽(即游击型芽)所占比例为20%左右,分蘖芽(密集型芽)比例为80%左右(图5)。

子株的产生只发生在7—10月下旬,总体来看,游击型分株比例约为20%,密集型分株占80%(图5)。

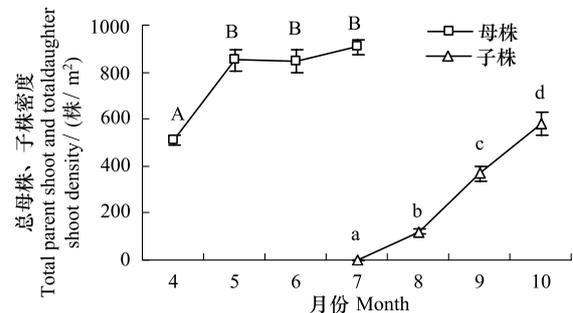


图4 总母、子株密度的季节动态变化

Fig.4 Monthly variations in the densities of total parent shoot and total daughter shoot

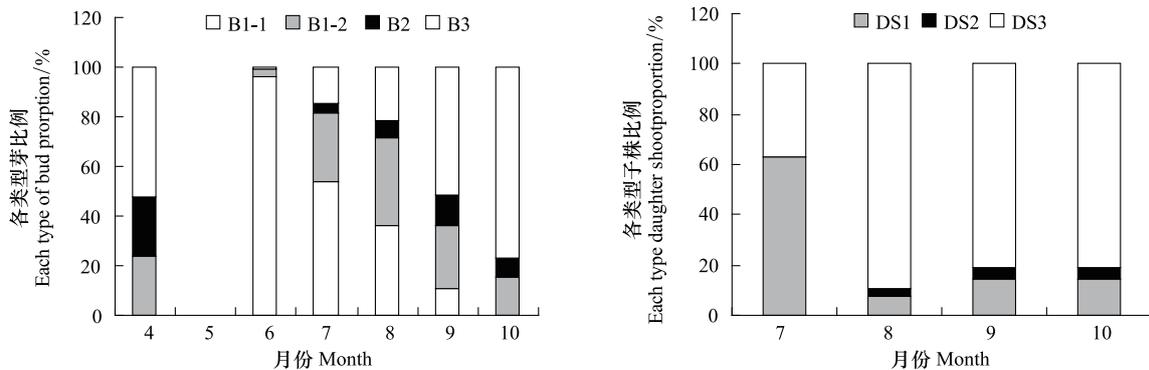


图5 芽比例和子株比例的季节动态变化

Fig.5 Monthly variations in bud proportion and daughter shoot proportion

B1-1: 水平生长根茎顶芽 horizontal apical rhizome bud; B1-2: 向上生长根茎顶芽 vertical apical rhizome bud; B2: 根茎节芽 axillary rhizome bud; B3: 分蘖节芽 axillary shoot bud; DS1: 根茎顶子株 daughter apical rhizome shoot; DS2: 根茎节子株 daughter axillary rhizome shoot; DS3: 分蘖节子株 daughter axillary shoot

2.5 小结

如上文所述,根据羊草种群成长过程中的不同特点将其分为以下几个时期:把5月下旬—7月下旬称为成熟扩张期,7月下旬—10月下旬称为幼苗占领期,10月下旬—来年3月下旬称为休眠期,3月下旬—4月下旬称为生长准备期,4月下旬—5月下旬称为生长巩固期,按照这些时期来分析羊草种群的季节动态变化,便于掌握羊草种群在成长过程中的某些规律。

3 讨论

3.1 羊草螺旋扩张规律的发现

通过前文的结果和分析发现,羊草种群在年复一年不断克隆复制过程中总体上表现为螺旋扩张规律。螺旋扩张规律概念广义上是指事物从简单到复杂、从低级到高级的发展不是直线式的,而是近似于螺旋的曲线,即由自身出发,仿佛又回到自身,实现由低级到高级的辩证运动,其基本方向、总趋势是前进的、上升的,是一个螺旋式或波浪式的曲折前进的过程。

具体到羊草的螺旋扩张规律,不是指在地域上以螺旋线轨迹进行的扩张,而是指以时间为自变量,根茎扩张后的长度为因变量表达出来的抽象概念,也就是说,每一年扩张后的结果,作为下一年扩张的起点,持续进

行这种行为,从而实现了螺旋式的跨越发展。

羊草的螺旋扩张具体表现在每一生长季完成一个螺旋环,此过程中,羊草种群在不同阶段执行不同的种群成长策略,这完全符合于资源分配理论^[11],即在总体资源有限的情况下,向某一性状或行为投入资源过多,必然会减少甚至停止对其它性状和行为的投入,这样有利于羊草高效有序的完成一个生命活动周期。我们将羊草在种群成长过程中总体上的表现用螺旋扩张规律图直观的表达出来(图6)。

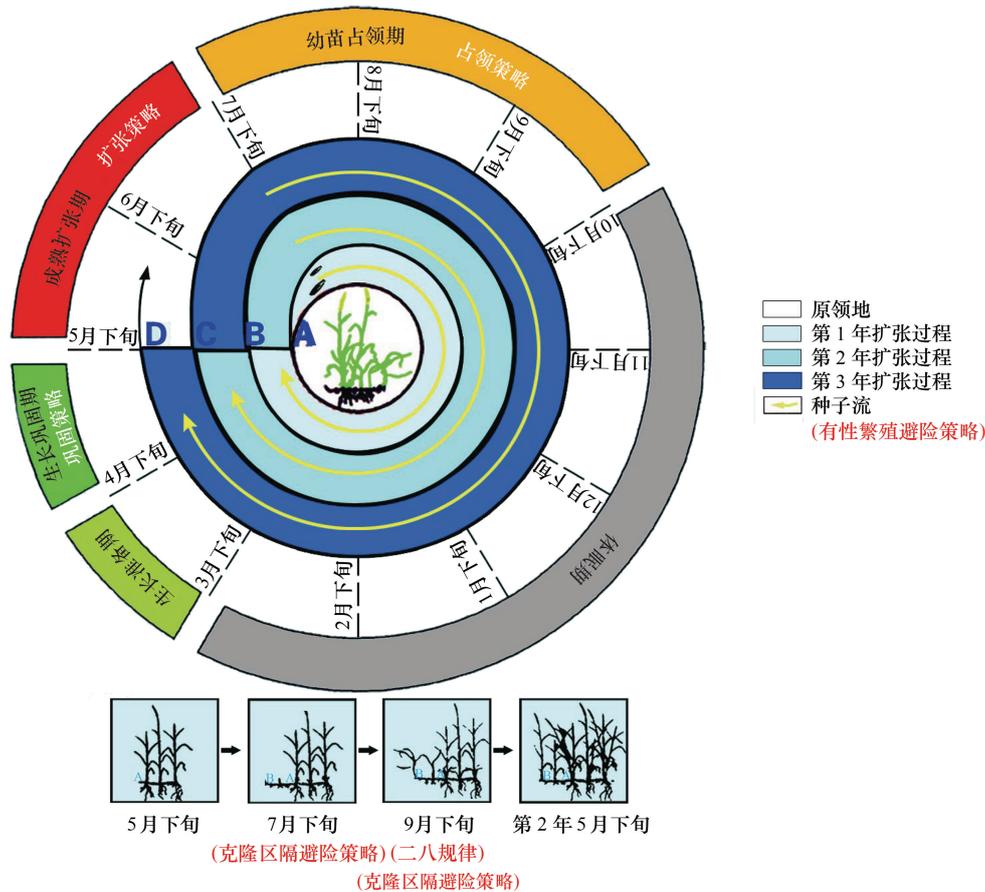


图6 羊草的螺旋扩张规律图

Fig.6 The chart in spiral and elongation rule of *Leymus chinensis*.

3.2 羊草螺旋扩张规律图的探讨

从成熟扩展期开始,羊草已经完全发育为成熟的母株,它们以少部分能量进行有性生殖(抽穗率只有8%—10%,结实率只有1%—2%)^[3,12-13],大部分能量用于根茎在地域上的横向扩展(图3),执行扩张策略;进入幼苗占领期,羊草停止了横向扩展,地下的芽向地上输出为子株,其中不管是分蘖节芽在原占领地域上的输出(形成密集型分株),还是在地域横向扩展后的根茎顶芽、根茎节芽的输出(形成游击型分株),它们都在执行占领策略。由于此时子株还十分幼小,所以这种占领是否成功还得取决于下一阶段,即来年春季的成熟巩固期时羊草的行为。在成熟巩固期阶段,这些子株茎顶生长点开始生长,拔节,发育为约1m左右的成熟的母株,由于他们数量众多,且占有空间优势,比其他植物争夺到更多的光能;同时,地下部分的所有根茎上的节处都生有大量的根,比其他植物争夺到更多的水分和矿质营养。因此,此阶段羊草已经发挥了优势作用,并成功占据了领地,称之为巩固策略。总之,羊草通过扩展,占据,巩固,再扩展,再占据,再巩固,年复一年的执行螺旋扩张规律,成为了当地的优势物种。

除了上述羊草生长策略外,其还表现为分配比例的规律性特征。例如,幼苗占领期,羊草的密集型分株比例为80%,游击型分株比例为20%,这种比例的形成是有它的存在意义的。密集型分株是由分蘖节芽发育而

来的,它们直接位于母株的基部,可直接获得母株的营养,生成子株所需成本较低;而游击型分株的形成是需要投入大量成本的,包括根茎扩展运动时所需能量成本,还有形成根茎所需结构成本。正如资源分配理论所述,羊草母株所产生的总能量是有限的,所以只能通过最优化的能量分配比例才能实现羊草生存机会的最大化,经过自然选择作用,其它分配比例的植株是不合理的,逐步被淘汰,而最终这种二八比例得以保存,表明它是最佳的分配比例。因此,将其简称为羊草种群成长的“二八规律”。

尽管羊草表现出上述生长发育规律,使种群得以发展壮大,但其生长发育过程也面临着种内和种间竞争以及遭受病虫害,洪水,持续干旱等外部极端环境危害的风险^[14-16]。因此羊草实行避险策略予以规避,即克隆区隔避险和有性繁殖避险。克隆区隔避险策略中,克隆是指羊草母株完全复制出密集型分株和游击型分株,区隔是指通过母株的生殖分配使二者相互分开,各拥有自己的地域,避免进行内部相互竞争,但这种分开不是彻底分割而是两者通过根茎之间的连接进行资源共享,比临近物种争夺到更多的阳光、水、营养等资源,从而在种间竞争中始终处于优势地位^[2]。有性繁殖避险是指羊草通过种子规避风险。通常情况下,一个羊草种群主要通过克隆繁殖来繁衍,因此它们的遗传物质几乎完全相同,易遭受突发恶劣环境条件的危害,造成整个种群的集体灭绝。为了弥补这个弱点,羊草在成熟扩展期同时进行有性生殖,产生种子。这些种子成熟后,凋落到地上,绝大部分处于一种休眠状态,少部分来年春季时,发芽,生长发育为母株,称为实生苗^[3]。它们在整个羊草种群中的存活几率很小,不足 1%^[8, 15],但就是这些少量的实生苗加上那些未发芽的羊草种子,由于遗传物质存在异质性,所以在外界条件发生巨变,羊草几乎整体死亡的情况下,很可能通过它的与众不同的适应性而存活下来,可以继续进行无性繁殖的种群成长策略,达到重新繁荣的效果。

参考文献 (References):

- [1] De Kroon H, Bobbink R. Clonal plant dominance under elevated nitrogen deposition, with special reference to *Brachypodium pinnatum* in chalk grassland.// De Kroon H, Van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: 359-379.
- [2] Wang Z, Li L, Han X G, Dong M. Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chinensis* at ramet population level? *Acta Oecologica*, 2004, 26(3): 255-260.
- [3] 祝廷成.羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004: 20-89.
- [4] Wang Z W, Xu A K, Zhu T C. Plasticity in bud demography of a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* L. in response to soil water status. *Journal of Plant Biology*, 2008, 51(2): 102-107.
- [5] 张继涛, 徐安凯, 穆春生, 王俊锋. 羊草种群各类地下芽的发生、输出与地上植株的形成、维持动态. *草业学报*, 2009, 18(4): 54-60.
- [6] Zhang J T, Mu C S, Wang D L, Wang J F, Chen G X. Shoot population recruitment from a bud bank over two seasons of undisturbed growth of *Leymus chinensis*. *Botany*, 2009, 87(12): 1242-1249.
- [7] Harper J L. *Population Biology of Plants*. New York: Academic Press, 1977.
- [8] Benson E J, Hartnett D C, Mann K H. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairieplant populations. *American Journal of Botany*, 2004, 91(3): 416-421.
- [9] Hendrickson J R, Briske D D. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, 1997, 110(4): 584-591.
- [10] Ye X H, Yu F H, Dong M. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany*, 2006, 98(1): 187-191.
- [11] Levins R. *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- [12] 杨允菲, 李建东. 不同利用方式对羊草繁殖特性的影响及其草地更新的分析. *中国草地*, 1994, (5): 34-37.
- [13] 张春华, 杨允菲, 李建东. 不同干扰条件下羊草种群营养繁殖的研究. *草业科学*, 1995, 12(6): 61-62, 67-67.
- [14] Olson B E, Richards J H. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos*, 1988, 51(3): 374-382.
- [15] Dalglish H J, Hartnett D C. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: a test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 81-89.
- [16] Klimešová J K, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration—a literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8(3): 115-129.