

DOI: 10.5846/stxb201505060938

王沫竹,董必成,李红丽,于飞海.根茎型植物扁秆荆三棱对光照强度和养分水平的生长响应及资源分配策略.生态学报,2016,36(24): - .
Wang Mozhu, Dong Bicheng, Li H L, Yu F H. Growth and biomass allocation responses to light intensity and nutrient availability in the rhizomatous herb *Bolboschoenus planiculmis*. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): - .

根茎型植物扁秆荆三棱对光照强度和养分水平的生长响应及资源分配策略

王沫竹,董必成,李红丽*,于飞海

北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083

摘要:自然界中光照和养分因子常存在时空变化,对植物造成选择压力。克隆植物可通过克隆生长和生物量分配的可塑性来适应环境变化。尽管一些研究关注了克隆植物对光照和养分因子的生长响应,但尚未深入全面了解克隆植物对光照和养分资源投资的分配策略。以根茎型草本克隆植物扁秆荆三棱(*Bolboschoenus planiculmis*)为研究对象,在温室实验中,将其独立分株种植于由2种光照强度(光照和遮阴)和4种养分水平(对照、低养分、中养分和高养分)交叉组成的8种处理组合中,研究了光照和养分对其生长繁殖及资源贮存策略的影响。结果表明,扁秆荆三棱的生长、无性繁殖及资源贮存性状均受到光照强度的显著影响,在遮阴条件下各生长繁殖性状指标被抑制。且构件的数目、长度等特征对养分差异的可塑性响应先于其生物量积累特征。在光照条件下,高养分处理的总生物量、叶片数、总根茎分株数、长根茎分株数、总根茎长、芽长度、芽数量等指标大于其他养分处理,而在遮阴条件下,其在不同养分处理间无显著差异,表明光照条件可影响养分对扁秆荆三棱可塑性的作用,且高营养水平不能补偿由于光照不足而导致的生长能力下降。光照强度显著影响了总根茎、总球茎及大、中、小球茎的生物量分配,遮阴条件下,总生物量减少了对地下部分根茎和球茎的分配,并将有限的生物量优先分配给小球茎。总根茎的生物量分配未对养分发生可塑性反应,而随着养分增加,总球茎分配下降,说明在养分受限的环境中球茎的贮存功能可缓冲资源缺乏对植物生长的影响。在相同条件下,根茎生物量对长根茎的分配显著大于短根茎,以保持较高的繁殖能力;而总球茎对有分株球茎的生物量分配小于无分株球茎,表明扁秆荆三棱总球茎对贮存功能的分配优先于繁殖功能。研究为进一步理解根茎型克隆植物对光强及基质养分环境变化的生态适应提供了依据。

关键词:生物量分配;克隆植物;球茎;构件等级;可塑性;根茎

Growth and biomass allocation responses to light intensity and nutrient availability in the rhizomatous herb *Bolboschoenus planiculmis*

WANG Mozhu, DONG Bicheng, LI Hongli*, YU Feihai

School of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: In natural habitats, plants often experience selective pressure caused by temporal and spatial variation in light and nutrient availabilities, and clonal plants possess potential added capacity to respond to environmental changes via phenotypic plasticity and biomass allocation. Although many previous studies have focused on the effects of light and nutrient availability on plant growth and reproduction, few have explicitly tested for adaptive plasticity to resource allocation in clonal plants in response to light and nutrient levels. We conducted a greenhouse experiment on the rhizomatous, clonal plant *Bolboschoenus planiculmis* to investigate the effects of light intensity and nutrient availability on its growth, asexual reproduction, and resource storage strategies. The experiment incorporated two levels of light intensity (full daylight and

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(TD-JC-2013-1);国家自然科学基金项目(31200313, 31470475)

收稿日期:2015-05-06; **网络出版日期:**2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lihongli327@163.com

shade) with four levels of nutrient availability (control, low, medium and high nutrient). Clonal growth, asexual reproduction, and resource storage were significantly decreased by shading. Plastic responses in the number and size of modules seemed to precede responses in biomass accumulation. Under full light, total biomass; numbers of leaves, rhizome ramets, and long rhizome ramets; total rhizome length; and length and number of buds were greater at the highest nutrient level than at the other three nutrient levels. Under shading, nutrient level did not affect these traits, indicating that low light intensity can constrain responses to nutrients, and that high nutrient levels cannot compensate for lack of light. Allocation to total rhizomes, and to each of three size classes of corms was also significantly affected by light intensity. When light was limited, plants allocated less mass to rhizomes and large and medium corms but maintained allocation to small corms. Nutrient level did not affect allocation to total rhizomes, but the allocation to corms decreased with increasing nutrients, suggesting that the storage function of corms may serve to buffer the effects of nutrient shortage on future growth. Under the same conditions, the total rhizome biomass allocated more resources to long rhizomes than to short rhizomes to maintain a relatively high reproductive ability. Further, total corm mass allocated more resources to corms without ramets than to corms with ramets, suggesting that the storage function of the corm was given priority over its function in asexual reproduction. This study increases our understanding of the ecological significance of adaptive responses of rhizomatous clonal plants to environmental changes.

Key Words: biomass allocation; clonal plant; corm; module hierarchy; plasticity; rhizome

植物生长不仅受到自身遗传物质的控制,还受生物或非生物因素的影响^[1-2],其中,光照和养分对植物生理和形态具有重要作用,并可进一步影响种间关系及物种分布^[3],因而被认为是影响植物个体、物种共存、种群繁衍及群落动态乃至生态系统结构和功能的关键因素^[3-4]。然而在自然界中,光照和养分因子存在时空上的变化,对植物造成了一定的选择压力。

光照是植物生存的主要能量来源,可通过光合作用影响植物生长、发育及进化^[5-6]。自然条件下,植物对光照强度的时空变化能够采取避荫或争光等适应策略^[7-10]。例如,生长于灌丛或林缘下层的一些植物可通过改变其形态结构及生理代谢等来逃避遮阴以获取光照,且不同光照下的植物可采取不同策略适应光照条件变化,其中改变对不同功能器官的生物量分配格局是其适应策略之一^[8,10-11]。

土壤有效养分含量也是影响生态系统结构要素的重要属性之一,对植物生长具有重要作用^[1,12]。植物地下器官对土壤养分资源较为敏感,特别是根系对养分获取的有效性直接受到了资源水平的影响^[1,13],养分充足时,根系生长旺盛,并可加强对营养离子的吸收率^[12]。且植物可通过生物和非生物过程竞争土壤中的矿质营养,并改变各部分的生物量积累及分配格局以适应土壤养分变化,从而最大限度获取土壤中的养分资源^[1,14-15]。

克隆植物具有无性繁殖、克隆整合、克隆可塑性等特有的生活史性状^[16],并可采取相应的响应策略以适应不同生境,因此其广泛存在于自然界中,并成为生态系统的重要组成部分^[17-18]。植物克隆性主要体现在大量的、多种类型的营养繁殖习性中^[16],而根茎、球茎等克隆器官具有资源贮存功能,可为克隆分株的萌芽和发育提供养分^[1,16],是分株产生的媒介及营养供给库,因此其形态及生理特征决定了克隆植物潜在的克隆性^[1]。生物量分配格局是克隆植物重要的形态特征之一,贯穿于克隆植物的整个生活史^[1,19]。当生长于不同资源水平的生境时,克隆生长及不同克隆器官构件的生物量分配格局可对资源水平及环境条件变化发生可塑性反应,促使植物发展相应的适应策略,以有效利用资源^[3,20-26]。例如,克隆植物对光照资源的“搜寻”主要由地上部分的株苗系统实现^[27],分枝强度、节间长、叶柄长等决定克隆构型的指标及克隆器官的生物量分配格局等均可反映植株对光照强度变化的适应^[3,8,28-29]。因此,克隆植物表型及生物量分配可塑性变化可反映植株在不同资源水平下的适应性生长繁殖及资源贮存策略。目前,虽然有关于光照和养分对克隆植物克隆生长特性影响的研究^[30-32],但多关注部分器官表型或生物量分配对资源异质性的适应性响应,并未深入揭示不同资源

水平下克隆植物生长、营养繁殖及养分贮存功能的变化规律,因此,需深入开展相关研究以进一步理解克隆植物在不同资源条件下的资源分配和生态适应策略。

本研究以广泛分布于我国的莎草科荆三棱属多年生根茎型草本克隆植物扁秆荆三棱 (*Bolboschoenus planiculmis*) 为研究对象,将扁秆荆三棱独立分株种植于由 2 种光照强度和 4 种养分水平组成的 8 种处理中,研究光照和养分变化对扁秆荆三棱生长繁殖及资源贮存策略的影响,从而进一步理解根茎型克隆植物对环境变化的生态适应,拟回答以下科学问题:(1)扁秆荆三棱的生长性状对光照和养分的可塑性响应如何?(2)扁秆荆三棱克隆繁殖性状和资源贮存性状对光照和养分的可塑性响应如何?(3)扁秆荆三棱对克隆繁殖与克隆存储的资源分配方式如何?资源分配方式对光照和养分梯度的响应如何?

1 材料与方法

1.1 实验材料

扁秆荆三棱 (*Bolboschoenus planiculmis*), 异名为扁秆藨草 (*Scirpus planiculmis*), 是莎草科荆三棱属的多年生根茎型克隆植物, 可通过根茎进行无性繁殖, 也可通过产生种子进行有性繁殖^[17], 具有地下球茎, 为主要的营养贮存器官, 但生育期内也可产生分株。扁秆荆三棱植株高度可超过 1 m, 叶片扁平, 宽 2—5 mm。多分布于水分条件良好的环境, 如河岸、沼泽、稻田等, 广泛分布于我国东北、内蒙古、山西、河北、河南、山东、江苏、浙江、云南、甘肃、青海、新疆、北京等地, 在日本和朝鲜也有分布^[33]。

1.2 材料采集及实验设计

本实验以北京市昌平区沙河县北沙河河岸带的扁秆荆三棱种群为实验材料, 2010 年 5 月, 沿北沙河河岸选取 8 个样点, 每个样点间隔 10—15 m, 在各样点设立一个 25 cm × 25 cm 样方, 小心挖掘出样方内的所有扁秆荆三棱分株后, 带到北京林业大学林业科技股份有限公司温室内进行培养。

2010 年 6 月, 选取 64 株长势和高度相似的扁秆荆三棱分株进行实验, 分别种植于 64 个长、宽和高分别为 37.5、27.5 和 14.0 cm 的塑料盒中心。盒内装有由营养土与河沙按 1:1 体积比例均匀混合而成的基质, 深度为 12 cm 左右。其中营养土的有机质、总氮和总磷含量分别为 $(116.3 \pm 11.5) \text{ mg/g}$ 、 $(7.16 \pm 0.28) \text{ mg/g}$ 、 $(3.13 \pm 0.09) \text{ mg/g}$ (平均值±标准误差, $N = 3$, 下同)。河沙的有机质、总氮和总磷含量分别为 $(1.40 \pm 0.07) \text{ mg/g}$ 、 $(0.065 \pm 0.003) \text{ mg/g}$ 、 $(0.64 \pm 0.02) \text{ mg/g}$ 。

实验采用双因素实验设计, 包括光照 (2 个水平) 和养分 (4 个水平) 两个因素, 共 8 个处理, 每个处理设置 8 个重复, 完全随机排列。2 个光照水平分别为温室内自然光照处理 (Light) 和用遮阴网 (购自北京同创公司) 进行遮光 70% 的遮阴处理 (Shade)。遮阴网仅改变光照强度, 而不改变光质^[34]。4 个养分水平为每周添加 200 ml 浓度分别为 0 g/L、0.25 g/L、1.0 g/L 和 4.0 g/L 的花多多复合肥 (营养比例为氮:磷:钾 = 1:1:1 的基本配方, 加上世界专利的 M-77 微量元素组合), 分别标记为对照 (Control Check, CK), 低养分处理 (Low Nutrient, LN), 中养分处理 (Medium Nutrient, MN), 高养分处理 (High Nutrient, HN)。

实验从 6 月 14 日开始, 于 9 月 24 日收获。实验期间, 每隔 2—3 d, 向每个盒子内缓慢喷洒适量自来水, 以保持土壤湿润。实验过程中, 温室内的平均温度为 23.6℃, 平均湿度为 73.8%。

1.3 数据收集

实验收获时, 排除死亡植株的数据, 最终收获了 52 个植株 (克隆片段)。将各植株分为地上部分和地下部分, 并从地下部分分出根茎和球茎。将根茎分为长根茎和短根茎, 其中长度可测量的根茎定义为长根茎, 长度很短、仅有几毫米的根茎定义为短根茎; 将生长于根茎的分株 (即为总根茎分株) 分为长根茎分株和短根茎分株, 其中生长于长根茎上的分株定义为长根茎分株 (Long Rhizome Ramets, LRR), 短根茎上的分株为短根茎分株 (Short Rhizome Ramets, SRR)。将未长出分株的根茎定义为芽, 其长度即为芽长。将植株球茎分为有分株球茎和无分株球茎, 其中有分株球茎上已生长出分株, 而无分株球茎则无分株生长; 再根据无分株球茎的大小, 将其分为大球茎 (直径 > 2 cm)、中球茎 (直径 0.5—2 cm)、小球茎 (直径 < 0.5 cm) (图 1)。统计每个盒子内

扁秆荆三棱植株的分株高(最高的分株高度)、叶片数、分株数(分为总根茎分株数、长根茎分株数、短根茎分株数)、根茎数(分为总根茎数、长根茎数、短根茎数)、总根茎长、芽长度、芽数量、球茎数(分为总球茎数、有分株球茎数、无分株球茎数、大球茎数、中球茎数、小球茎数)。之后,将收获的各部分植物材料洗净,放置在70℃烘箱内烘干72h,测定生物量。

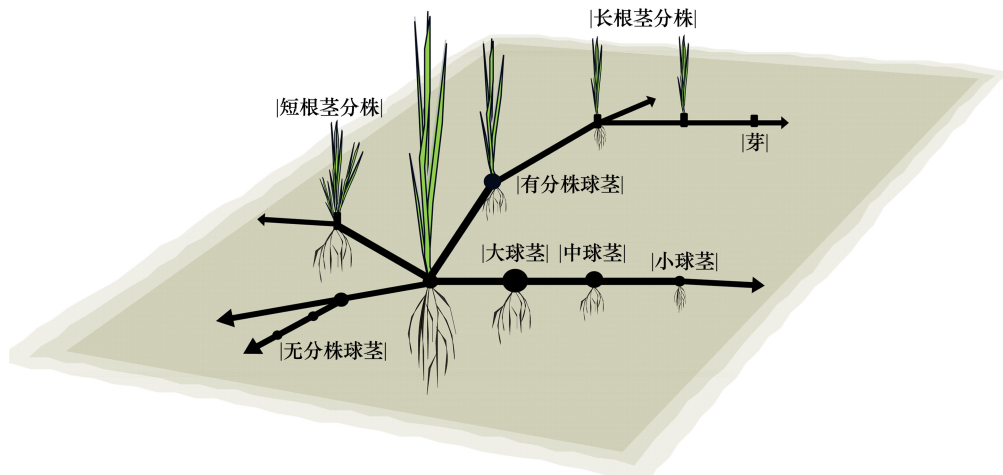


图1 扁秆荆三棱各部分示意图

Fig.1 Diagram of each part of *Bolboschoenus planiculmis*

1.4 数据分析

将测得的数据分为以下几组:(1)生长指标,(2)无性繁殖指标,(3)贮存指标(表1)。并计算植株的根冠比(表1A)以及无性繁殖、资源贮存部分的生物量分配(表2),具体方法如下:①根冠比=地下生物量/地上生物量;②总根茎分配=(总根茎生物量/总生物量) $\times 100\%$;③长根茎分配=(长根茎生物量/总根茎生物量) $\times 100\%$;④短根茎分配=(短根茎生物量/总根茎生物量) $\times 100\%$;⑤总球茎分配=(总球茎生物量/总生物量) $\times 100\%$;⑥有分株球茎分配=(有分株球茎生物量/总球茎生物量) $\times 100\%$;⑦无分株球茎分配=(无分株球茎生物量/总球茎生物量) $\times 100\%$;⑧大球茎分配=(大球茎生物量/无分株球茎生物量) $\times 100\%$;⑨中球茎分配=(中球茎生物量/无分株球茎生物量) $\times 100\%$;⑩小球茎分配=(小球茎生物量/无分株球茎生物量) $\times 100\%$ 。

采用 SPSS 19.0 软件中的双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验光照、养分及光照 $\times$ 养分对各指标的影响(表1,表2),再分别对光照、遮阴条件下各养分处理中的指标进行单因素方差分析(One-way ANOVA),然后采用 Duncan 法进行多重比较。在方差分析前,对数据进行正态性检验和方差齐性检验(Levene's test),对于不满足方差齐性的指标,如总生物量、总分株数、叶片数、总根茎长、芽长度、短分株数、长分株数,进行数据转换,其中总生物量数据用对数转换 $[\log_{10}(x+1)]$,其他指标数据用平方根(square-root)转换。

2 结果

2.1 光照和养分处理对扁秆荆三棱生长的影响

光照和养分处理对总生物量、叶片数及根冠比均有显著影响,而株高仅受到光照的显著影响。此外,光照及养分的交互作用对总生物量和叶片数具有显著影响(表1)。光照(非遮阴)条件下,扁秆荆三棱的各生长指标均显著大于遮阴条件的指标(图2)。光照条件下,高养分(HN)处理的总生物量和叶片数显著大于其他养分处理,而在遮阴条件下,养分处理间的总生物量及叶片数无显著差异(图2)。高养分(HN)处理的根冠比显著小于养分处理的对照组(CK),而株高在不同养分处理间无显著差异(图2)。

2.2 光照和养分处理对扁秆荆三棱无性繁殖的影响

统计分析表明除短根茎生物量外,光照对其他无性繁殖指标均有显著影响(表1);养分处理及两因素的

交互作用对总根茎分株数、长根茎分株数、总根茎长、芽长度及芽数量有显著影响,而对根茎生物量及短根茎分株数无显著影响(表 1)。光照条件下各繁殖指标大于遮阴条件(图 3),且高养分(HN)处理的总根茎分株数、长根茎分株数、总根茎长、芽长度和芽数量显著高于其他处理,总根茎生物量、长根茎生物量高于低养分和对照处理;而在遮阴条件下,养分处理对这些繁殖指标无显著影响(图 3)。

表 1 光照和养分水平对扁秆荆三棱生长、无性繁殖及资源贮存指标的 ANOVA 分析

Table 1 ANOVAs of the effects of light and nutrient levels on growth, asexual reproduction, and resource storage traits of *Bolboschoenus planiculmis*

测定指标 Traits	光照水平 Light level (L)	养分水平 Nutrient level (N)	光照 × 养分 L × N
生长指标 Growth traits			
总生物量 Total biomass/g	790.24 ***	3.36 *	3.15 *
株高 Height/cm	51.64 ***	1.77 ^{ns}	0.19 ^{ns}
叶片数 Number of leaves	267.73 ***	7.22 ***	7.22 ***
根冠比 Root to shoot ratio	45.74 ***	4.95 **	0.55 ^{ns}
无性繁殖指标 Asexual reproductive traits			
总根茎生物量 Total rhizome mass/g	81.22 ***	1.91 ^{ns}	1.79 ^{ns}
长根茎生物量 Long rhizome mass/g	81.18 ***	2.14 ^{ns}	2.00 ^{ns}
短根茎生物量 Short rhizome mass/g	3.43 ^{ns}	0.70 ^{ns}	0.67 ^{ns}
总根茎分株数 Number of rhizome ramets	144.70 ***	5.15 **	4.90 **
长根茎分株数 Number of LRR	146.18 ***	5.03 **	5.12 **
短根茎分株数 Number of SRR	7.60 **	2.02 ^{ns}	0.74 ^{ns}
总根茎长 Total rhizome length/cm	167.69 ***	7.39 ***	4.98 **
芽长度 Length of buds/cm	68.69 ***	6.06 **	4.70 **
芽数量 Number of buds	29.91 ***	3.03 *	3.41 *
贮存指标 Resource storage related traits			
总球茎生物量 Total corm mass/g	95.69 ***	0.85 ^{ns}	1.03 ^{ns}
有分株球茎生物量 Mass of corms with ramets/g	9.61 **	0.63 ^{ns}	0.70 ^{ns}
无分株球茎生物量 Mass of corms without ramets/g	99.64 ***	0.89 ^{ns}	1.09 ^{ns}
大球茎生物量 Big corm mass/g	109.31 ***	1.22 ^{ns}	1.17 ^{ns}
中球茎生物量 Middle corm mass/g	64.40 ***	0.37 ^{ns}	0.39 ^{ns}
小球茎生物量 Small corm mass/g	57.99 ***	2.04 ^{ns}	2.24 ^{ns}

光照效应的自由度为(1,44),养分、光照×养分的自由度为(3,44)。显著性水平:***表示 $P < 0.001$; **表示 $P < 0.01$; *表示 $P < 0.05$; ns表示 $P \geq 0.05$

2.3 光照和养分处理对扁秆荆三棱贮存的影响

分析结果表明所有贮存指标仅受光照的显著影响,而不受养分及其与光照交互作用的影响(表 1C)。光照条件下各养分处理的贮存指标均大于其遮阴条件。在光照条件下,高养分(HN)处理的小球茎生物量显著大于对照(CK)和中养分(MN)处理(图 4F)。

2.4 光照和养分处理对扁秆荆三棱生物量分配的影响

分析结果显示,光照对总根茎分配、总球茎分配、大球茎、中球茎、小球茎分配均具有显著影响,养分仅对总球茎分配具有显著影响,光照与养分的交互作用对生物量分配指标无显著影响(表 2)。

光照条件下的总根茎分配、总球茎分配、大球茎、中球茎分配均大于遮阴条件,而小球茎分配小于遮阴条件(图 5)。光照条件下,低养分(LN)处理的中球茎分配显著大于对照(CK)和高养分(HN)处理,而遮阴条件下各养分处理间的中球茎分配无显著差异(图 5H)。

相同条件下,植株对总球茎的生物量分配显著大于总根茎(图 6);根茎对长根茎的生物量分配显著大于短根茎(图 6);球茎对无分株球茎的生物量分配显著大于有分株球茎(图 6)。遮阴条件下,小球茎生物量的

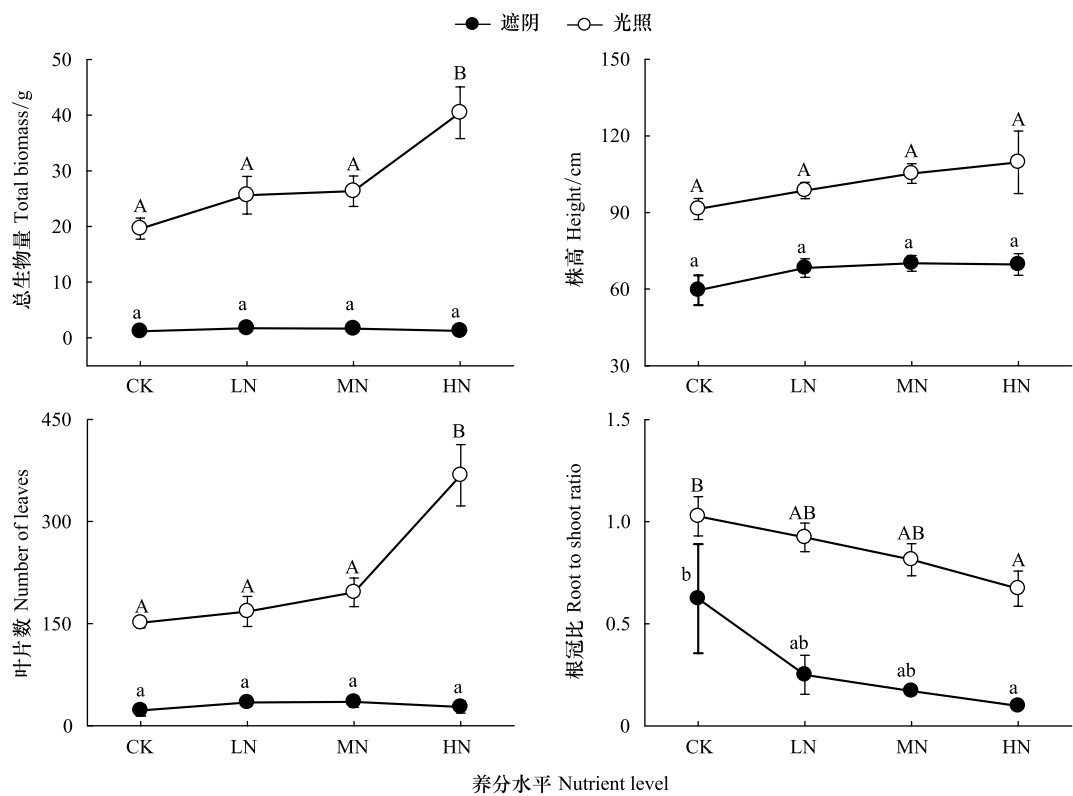


图 2 不同光照和养分条件下扁秆荆三棱生长指标 (平均值±标准误)

Fig.2 Growth traits of *Bolboschoenus planiculmis* under different light and nutrient levels (mean ± SE)
相同的字母表示在 $P<0.05$ (Duncan 检验) 无显著差异

分配大于大球茎和中球茎(图 6)。

表 2 光照和养分水平对扁秆荆三棱无性繁殖和资源贮存生物量分配的影响

生物量分配 Biomass allocation	光照 Light level (L)	养分 Nutrient level (N)	光照 × 养分 L × N
无性繁殖指标生物量分配 Biomass allocation for asexual reproduction/%			
总根茎分配 Total rhizome	13.38 **	0.87 ^{ns}	1.06 ^{ns}
长根茎分配 Long rhizome	0.38 ^{ns}	1.91 ^{ns}	0.82 ^{ns}
短根茎分配 Short rhizome	0.38 ^{ns}	1.91 ^{ns}	0.82 ^{ns}
贮存指标生物量分配/Biomass allocation for resource storage/%			
总球茎分配 Total corms	77.42 ***	6.32 **	0.75 ^{ns}
有分株球茎分配 Corms with ramets	1.69 ^{ns}	0.64 ^{ns}	1.89 ^{ns}
无分株球茎分配 Corms without ramets	1.69 ^{ns}	0.64 ^{ns}	1.89 ^{ns}
大球茎分配 Big corms	55.62 ***	2.15 ^{ns}	0.57 ^{ns}
中球茎分配 Middle corms	21.17 ***	2.19 ^{ns}	0.80 ^{ns}
小球茎分配 Small corms	87.87 ***	2.74 ^{ns}	1.54 ^{ns}

光照效应的自由度为(1,44),养分、光照×养分的自由度为(3,44)。显著性水平:***表示 $P<0.001$; **表示 $P<0.01$; *表示 $P<0.05$; ns表示 $P\geq 0.05$

3 讨论

3.1 光照及养分对扁秆荆三棱生长繁殖及贮存性状的影响

光照是影响植物生长繁殖的重要环境因子之一。本实验中,光照强度对扁秆荆三棱的生长、无性繁殖指

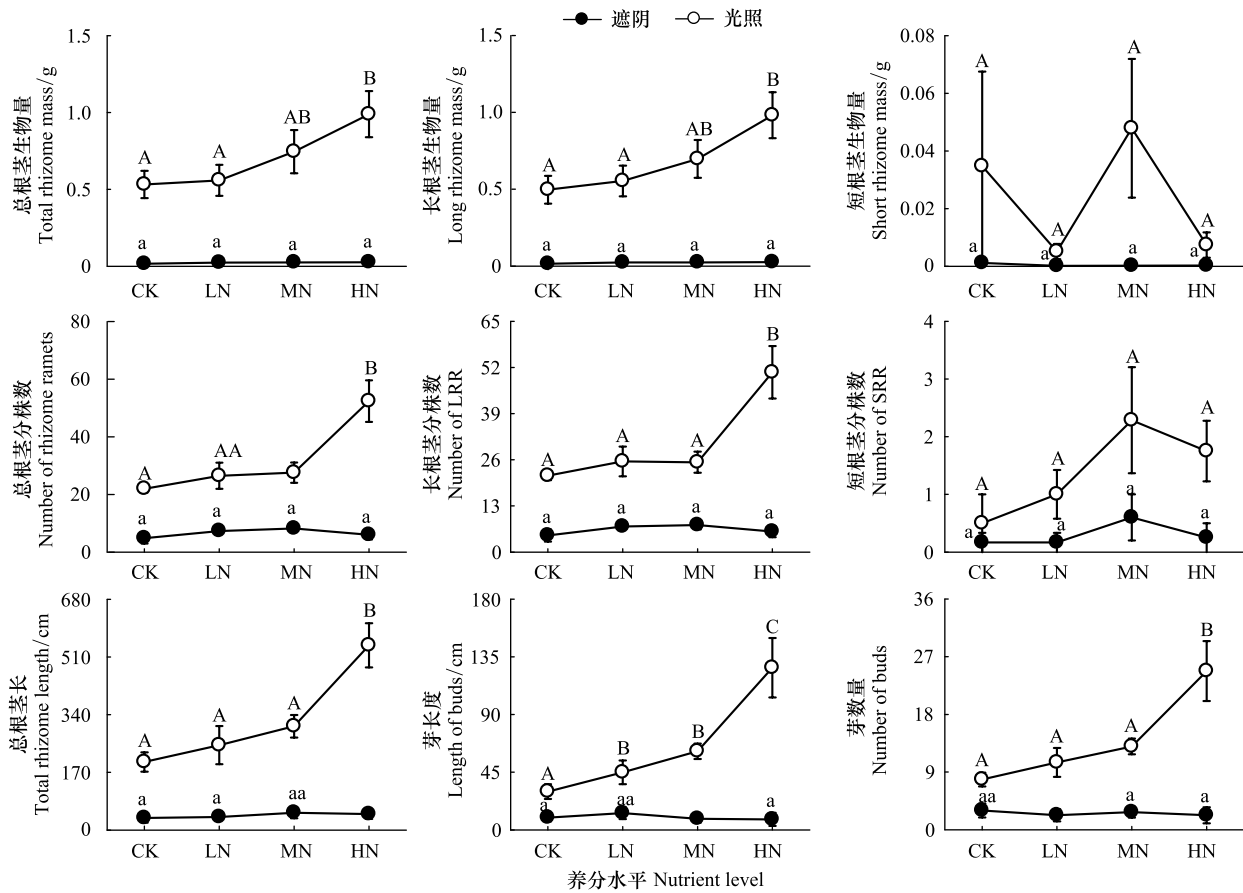


图3 不同光照和养分条件下扁秆荆三棱无性繁殖指标 (平均值±标准误)

Fig.3 Asexual reproductive traits of *Bolboschoenus planiculmis* under different light and nutrient levels (mean ± SE)
相同的字母表示在 $P < 0.05$ (Duncan 检验) 无显著差异

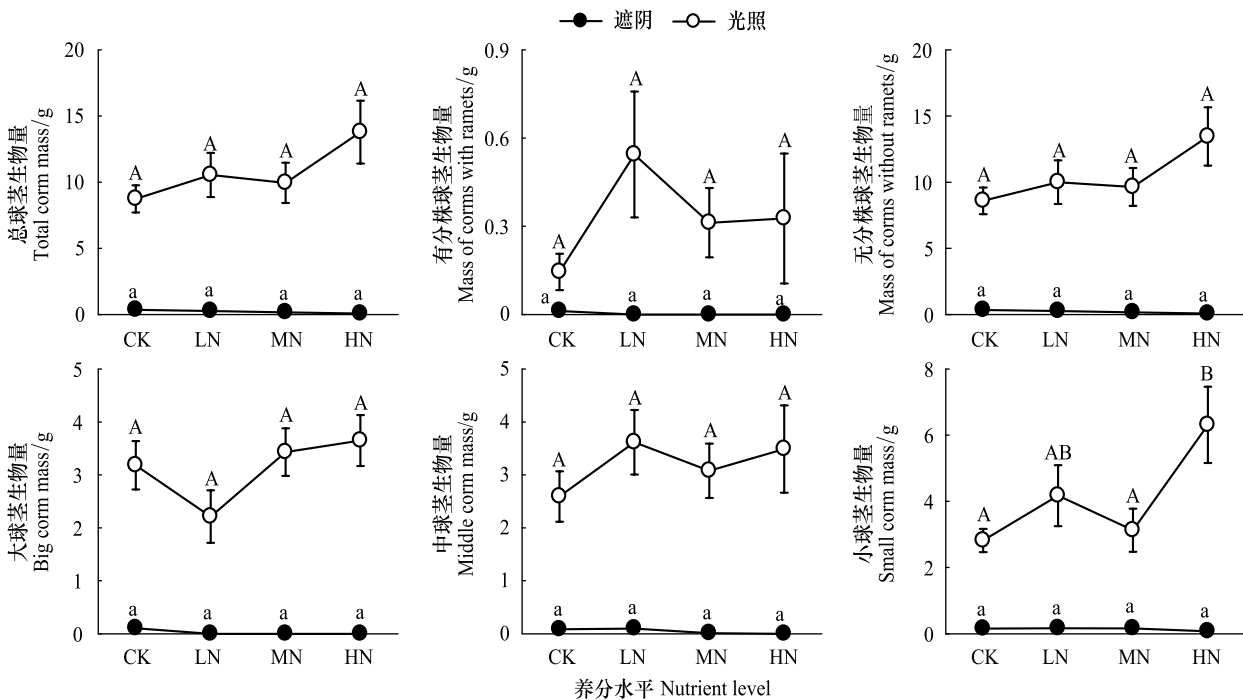


图4 不同光照和养分条件下扁秆荆三棱资源贮存指标 (平均值±标准误)

Fig.4 Resource storage related traits of *Bolboschoenus planiculmis* under different light and nutrient levels (mean ± SE)
相同的字母表示在 $P < 0.05$ (Duncan 检验) 无显著差异

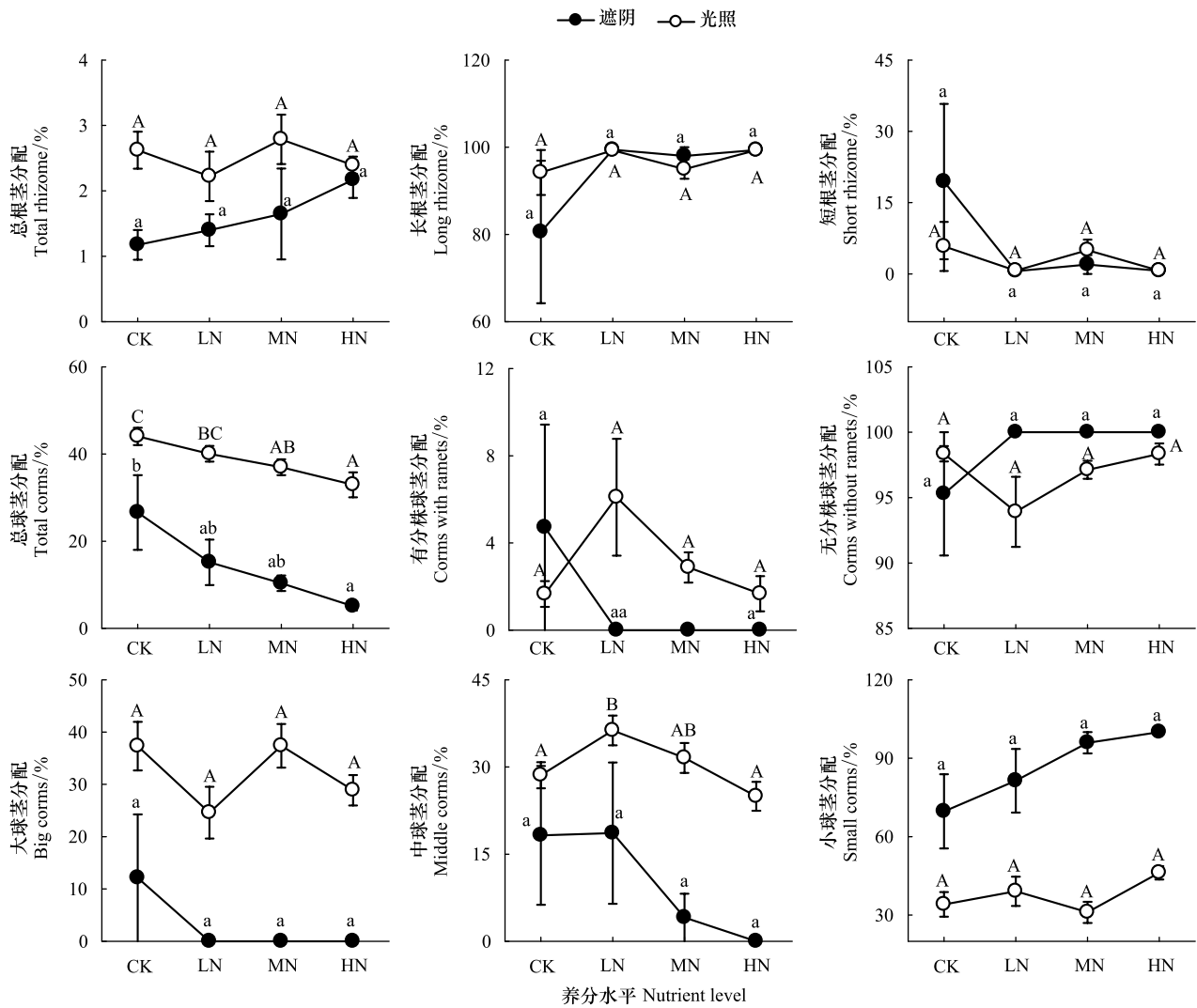


图5 不同光照和养分条件下扁秆荆三棱无性繁殖、资源贮存生物量分配特征(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.5 Biomass allocation of asexual reproduction and resource storage of *Bolboschoenus planiculmis* under different light and nutrient levels (mean $\pm$ SE)

相同字母表示在 $P < 0.05$ (Duncan 检验) 无显著差异

标及资源贮存指标有显著影响。与遮阴条件相比,光照处理下的生长、无性繁殖及贮存指标均显著增大(表1,图2-4)。这表明在遮阴条件下,扁秆荆三棱的生长明显受到了抑制,光资源的不足在一定程度上抑制了其克隆生长、无性繁殖及资源贮存能力。然而,随着光照水平的下降,扁秆荆三棱根冠比以及叶片的数量也随之降低,其可能通过增大叶面积来实现对低光环境的适应^[8]。其他克隆植物如金戴戴(*Halerpestes ruthenica*)和加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)等可通过减小平均叶柄长或株高以增加其在低光环境中对光资源的利用与吸收能力^[3,35],与本实验结果一致。

养分对扁秆荆三棱的生长(包括总生物量的积累、叶片数及根冠比)和无性繁殖能力(包括不同类型的分株以及芽长、芽数等)具有显著影响(表1)。土壤养分的缺乏会抑制植物生长和无性繁殖能力,此结果与多数养分实验结果一致^[3,36-37]。然而,随着土壤养分增加,扁秆荆三棱的根冠比显著降低,表明在低养分条件下,扁秆荆三棱会将更多的生物量分配于地下部分,从而更有效地利用有限的养分资源,以减少营养缺乏对其生长的限制;而在高养分条件下,生物量则会倾向于向地上部分分配,有利于植株对地上资源的获取^[1],与以往研究结果类似^[38]。土壤养分的增加通常可以降低植物的根冠比,即发生“趋贫特化”,从而保证植物适应不

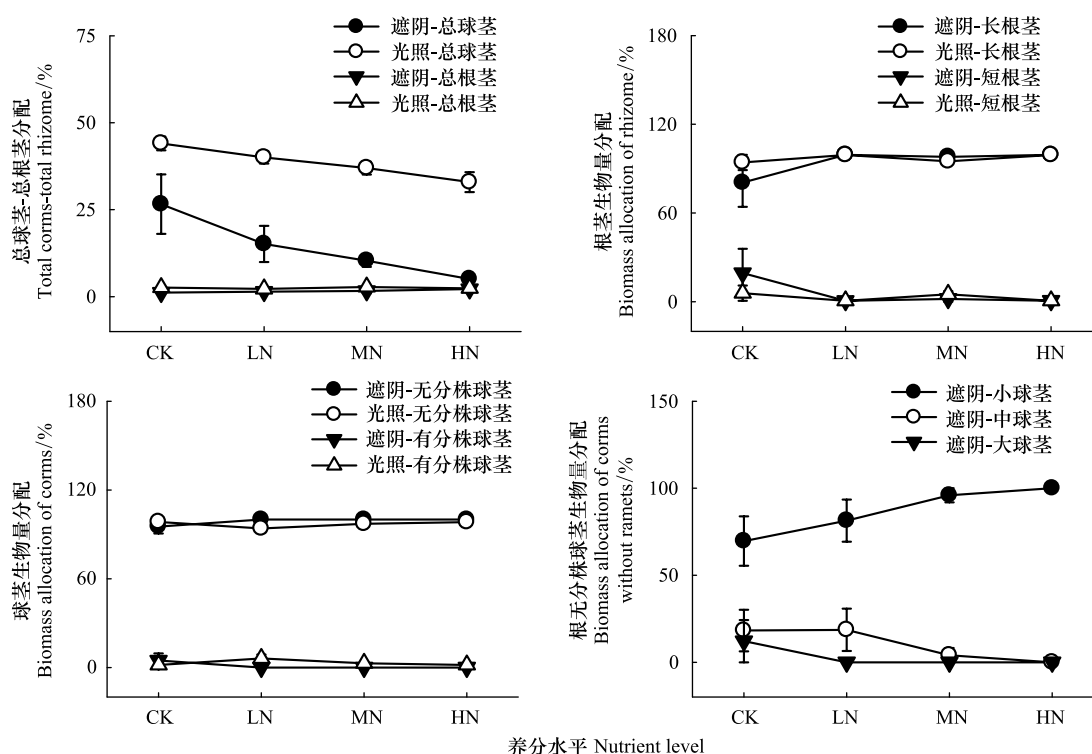


图 6 不同光照和养分条件下扁秆荆三棱无性繁殖、资源贮存生物量分配特征比较 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.6 Biomass allocation comparisons of asexual reproduction and resource storage of *Bolboschoenus planiculmis* under different light and nutrient levels (mean $\pm$ SE)

宜生境^[16-17,39-40]。更有趣的是,实验还发现养分处理对扁秆荆三棱贮存能力(如球茎生物量积累)的影响十分有限,甚至无显著的统计差异(表 1),表明扁秆荆三棱在低养分环境下会首先保障无性繁殖体的存活而非植物当时的生长状态,这种生存策略可能潜在地增加了扁秆荆三棱在资源胁迫环境下(尤其是资源胁迫与干扰共存的环境)成功扩散的机会。

在光照条件下,高养分(HN)处理的总生物量、叶片数、总根茎分株数、长根茎分株数、总根茎长、芽长度、芽数量等指标大于其他处理,而在低光照条件下,养分处理的差异对其无显著影响(图 2,图 3)。原因可能在于尽管高养分土壤可为扁秆荆三棱提供养分资源,但低光环境却无法为光合作用提供足够的光照,从而限制了扁秆荆三棱的生长,削弱了土壤养分对其的促进效应。因而光照条件可影响扁秆荆三棱对养分的可塑性反应^[3],且营养水平不能补偿由于光照不足而导致的生长能力下降。

3.2 光照及养分对扁秆荆三棱繁殖、贮存生物量分配的影响

光照不仅影响克隆植物的生长繁殖及贮存性状,同时也影响克隆植物生物量分配对策。本实验中,光照强度对总根茎分配、总球茎分配及大、中、小球茎的分配具有显著影响。光照条件下的总根茎分配、总球茎分配、大球茎、中球茎分配均大于遮阴条件,而小球茎分配小于遮阴条件(图 5),这表明扁秆荆三棱的生长在遮阴条件下受到了抑制,且总生物量减少了对地下部分根茎和球茎的分配。在光照受限时,生物量优先分配给小球茎,以及时贮存有限的资源。这可能是由于大中型养分贮存器官的产生需要较多的资源投入^[13,32,41],中球茎和大球茎的产生需要更长时间的生物量积累,而在遮阴处理条件下,扁秆荆三棱生长受限,故难以在短期内为大、中球茎的形成提供充足资源,各处理中均出现了无大、中球茎的现象。因此,扁秆荆三棱克隆器官不同构件水平的生物量分配格局可能对其在不同环境胁迫下的适应能力具有重要影响^[26,38,42]。

养分资源对扁秆荆三棱的球茎生物量分配格局的影响十分有限,仅对总球茎分配具有显著影响(表 2)。对照处理中,总球茎生物量分配最大,而随着养分增加,其生物量分配下降(图 5)。Dong 等对根茎型克隆植

物欧洲七瓣莲 (*Trientalis europaea*) 的研究也发现,其养分贮存及越冬器官块茎的生物量分配随养分增加而呈现出减小的趋势^[25]。在资源受限的环境中,加大对球茎的生物量投资反映出了一种保护策略^[43],因为球茎的贮存功能可缓冲资源缺乏对植物生长的影响,有利于植株抵御极端环境并使其保持潜在的克隆繁殖能力^[16]。

尽管不同资源水平下的匍匐茎克隆植物生物量分配模型表明,克隆植物对间隔子的生物量分配在中等资源水平时最高^[42,44];而根茎型克隆植物七瓣莲根茎生物量分配随土壤中氮的增加而增加^[25]。然而,本实验结果表明扁秆荆三棱的总根茎分配对养分并未发生可塑性反应(表2),这可能是由于养分设置梯度不同或不同物种觅食行为有所不同造成的^[42,44]。因此,本研究表明在不同养分梯度处理下,球茎的生物量分配较根茎生物量分配对养分变化具有更高的可塑性,说明球茎作为主要的资源贮存器官,对养分有效性的变化更为敏感。

生物量分配格局贯穿于克隆植物的整个生活史,有利于植株的生长和繁殖达到最佳水平^[19,26]。本研究表明,总根茎的生物量分配为 0.06%~4.18%,总球茎的生物量分配为 3.12%~62.43%,在相同条件下,总生物量对贮存功能的分配优先于繁殖功能(图6),这可能是由于贮存功能可为植株的生长和繁殖提供充足的养分,从而缓冲环境变化对植株带来的不利影响,以保证植株的正常生长^[45];也可能与扁秆荆三棱多年生长的特性有关,因为贮存充足的资源可为下个生长季幼苗的萌发提供良好的条件^[27,45]。扁秆荆三棱根茎生物量对长根茎的分配显著大于短根茎(图6),长根茎在总根茎中占大部分比例,可能是由于长根茎较短根茎具有更强的无性繁殖能力^[46]。因而在资源有限及环境变化的条件下,扁秆荆三棱根茎中的生物量优先分配给长根茎有利于其保持较高的繁殖能力。总球茎对有分株球茎的生物量分配小于无分株球茎(图6),可能是由于实验仅进行了一个生长季,大部分球茎尚未积累充足的资源来供应分株萌发及生长,因此仅表现出了资源贮存的功能^[25]。

致谢:感谢刘晓、高居娟等在实验过程中给予的支持和帮助。

参考文献 (References):

- [1] 贺斌, 郭芝成, 李根前, 李甜江, 徐德兵. 克隆植物生长特征对土壤养分的响应研究概述. 安徽农业科学, 2009, 37(31): 15342-15344.
- [2] 肖春旺, 周广胜, 马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响. 植物生态学报, 2002, 26(1): 69-76.
- [3] Yu F H, Dong M. Effect of light intensity and nutrient availability on clonal growth and clonal morphology of the stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(4): 408-416.
- [4] Wijesinghe D K, John E A, Hutchings M J. Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. Journal of Ecology, 2005, 93(1): 99-112.
- [5] 何维明, 钟章成. 攀援植物绞股蓝幼苗对光照强度的形态和生长反应. 植物生态学报, 2000, 24(3): 375-378.
- [6] Bazzaz F A. Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology. London: Cambridge University Press, 1996: 13-40.
- [7] Grime J P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: John Wiley and Sons, 1979.
- [8] Stuefer J F, Huber H. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. Oecologia, 1998, 117(1/2): 1-8.
- [9] Schmitt J, Renata D W. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. Trends in Ecology & Evolution, 1993, 8(2): 47-51.
- [10] Vandenbussche F, Vriezen W H, Smalle J, Laarhoven L J J, Harren F J M, Van Der Straeten D. Ethylene and auxin control the Arabidopsis response to decreased light intensity. Plant Physiology, 2003, 133(2): 517-527.
- [11] Holmes M G, Farmer A M, Bartley M R. Perception of shade. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 1983, 303(1116): 503-521.
- [12] Farley R A, Fitter A H. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. Journal of Ecology, 1999, 87(4): 688-696.
- [13] Dong M, de Kroon H. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. Oikos, 1994, 70(1): 99-106.
- [14] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1063-1068.
- [15] Crawford N M. Nitrate: nutrient and signal for plant growth. The Plant Cell, 1995, 7(7): 859-868.

- [16] 董鸣, 于飞海, 陈玉福, 宋明华, 刘健, 陈劲松, 李钧敏, 刘凤红. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011: 5-9, 33-34.
- [17] 彭一可, 罗芳丽, 李红丽, 于飞海. 根状茎型植物扁秆荆三棱对土壤养分异质性尺度和对比度的生长响应. 植物生态学报, 2013, 37(4): 335-343.
- [18] 宋明华, 董鸣. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, 2002, 22(11): 1960-1967.
- [19] Stearns S C. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [20] Bell A D. Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology//Dirzo R, Sarukhan J, eds. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderland: Sinauer Assoc. Inc. Publish, 1984: 48-65.
- [21] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-238.
- [22] Cain M L. Consequences of foraging in clonal plant species. Ecology, 1994, 75(4): 933-944.
- [23] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. Journal of Ecology, 1995, 83(1): 143-152.
- [24] 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.
- [25] Dong M, During H J, Werger M J A. Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb, *Trientalis europaea* L. Plant Ecology, 1997, 131(2): 233-239.
- [26] Claridge K, Franklin S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species. Biological Invasions, 2002, 4(4): 339-347.
- [27] 何池全, 赵魁义, 余国营. 湿地克隆植物的繁殖对策与生态适应性. 生态学杂志, 1999, 18(6): 38-46.
- [28] Slade A J, Hutchings M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. Journal of Ecology, 1987, 75(3): 639-650.
- [29] Evans J P. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia, 1992, 89(2): 265-276.
- [30] Charpentier A, Stuefer J F. Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*-splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. Plant Ecology, 1999, 141(1/2): 129-136.
- [31] Ikegami M, Whigham D F, Werger M J A. Responses of rhizome length and ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray. Plant Ecology, 2007, 189(2): 247-259.
- [32] Chapin F S III, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21: 423-447.
- [33] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 11 卷. 北京: 科学出版社, 1961: 1-7.
- [34] 姜星星, 董必成, 罗芳丽, 朱锐, 徐希一, 李红丽, 于飞海. 光强对比度对大米草克隆整合作用的影响. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2826-2832.
- [35] 孙晓方, 何家庆, 黄训端, 平江, 葛结林. 不同光强对加拿大一枝黄花生长和叶绿素荧光的影响. 西北植物学报, 2008, 28(4): 752-758.
- [36] 董鸣, 张淑敏, 陈玉福. 匍匐茎草本蛇莓对基质养分条件的克隆可塑性. 植物学报, 2000, 42(5): 518-522.
- [37] 许凯扬, 叶万辉, 李静, 李国民. 入侵种喜旱莲子草对土壤养分的表型可塑性反应. 生态环境, 2005, 14(5): 723-726.
- [38] 姜立志, 王东, 刘树楠, 潘睿, 沈芬, 周洁. 光照和氮素对喜旱莲子草形态特征和生物量分配的影响. 水生生物学报, 2010, 34(1): 101-107.
- [39] Alpert P, Stuefer J F. Division of labour in clonal plants//de Kroon H, van Groenendael J, eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backbuys Publishers, 1997: 137-154.
- [40] Du J, Yu F H, Alpert P, Dong M. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce effects of physiological integration in *Trifolium repens*. Annals of Botany, 2009, 104(2): 335-344.
- [41] Fitter A H. Acquisition and utilization of resources //Crawley M J, ed. Plant Ecology. Oxford: Blackwell, 1986: 376-406.
- [42] 张淑敏, 于飞海, 董鸣. 土壤养分水平影响绢毛匍匐委陵菜匍匐茎生物量投资. 植物生态学报, 2007, 31(4): 652-657.
- [43] Ning Y, Zhang Z X, Cui L J, Zou C L. Adaptive significance of and factors affecting plasticity of biomass allocation and rhizome morphology: a case study of the clonal plant *Scirpus planiculmis* (Cyperaceae). Polish Journal of Ecology, 2014, 62(1): 77-88.
- [44] de Kroon H, Schieving F. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant. Journal of Ecology, 1991, 79(2): 519-530.
- [45] Charpentier A, Mesléard F, Thompson J D. The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. Oikos, 1998, 83(1): 107-116.
- [46] 吕志男. 几种典型根茎型植物繁殖特性的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.