

DOI: 10.5846/stxb202108232349

焦德志, 钟露朋, 张艳馥, 潘林, 杨允菲. 扎龙湿地不同生境芦苇分株的形态特征及生物量分配的异速关系. 生态学报, 2022, 42(15): 6103–6110.

Jiao D Z, Zhong L P, Zhang Y F, Pan L, Yang Y F. Morphological traits and allometric relationships of biomass allocation of *Phragmites australis* ramets in different habitats in Zhalong wetland. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6103–6110.

扎龙湿地不同生境芦苇分株的形态特征及生物量分配的异速关系

焦德志^{1,*}, 钟露朋¹, 张艳馥¹, 潘林¹, 杨允菲²

1 齐齐哈尔大学 生命科学与农林学院, 抗性基因工程与寒地生物多样性保护黑龙江省重点实验室, 齐齐哈尔 161006

2 东北师范大学 草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024

摘要: 不同环境条件下的植物个体可以表现出形态特征的分异和物质分配的权衡与调整。采用大样本抽样调查与统计分析方法, 比较研究扎龙湿地不同生境芦苇 (*Phragmites Australis*) 生殖株和营养株的形态特征以及生物量分配的异速关系。结果表明: 在 9 月末, 盐碱生境、旱生生境、湿生生境和水生生境芦苇分株的生长表现出较大的生态可塑性, 株高和株重均以盐碱生境最小, 水生生境最大, 最大值与最小值的比值分别为 1.3—3.3 和 1.8—5.1, 分株生长在种群间的变异度高于种群内, 与营养株相比, 生殖株的变异度较低; 分株的支持分配与生产分配的比值为 1.8—4.2, 生产分配以盐碱生境最高, 以水生生境最低, 而支持分配和生殖分配表现与生产分配相反的序位; 生殖株的花序长和花序重与株高间呈直线函数形式增长, 株高和株重低于种群平均值的 20% 和 35% 的分株不进行有性生殖; 叶重、叶鞘和茎重以及分株重与株高间呈幂函数形式的异速生长关系。植物通过改变个体的形态特征以及调整构件间生物量分配适应不同环境, 而受遗传因素控制的构件间生长关系却相对稳定。

关键词: 扎龙湿地; 不同生境; 株高; 株重; 生物量分配; 异速生长

Morphological traits and allometric relationships of biomass allocation of *Phragmites australis* ramets in different habitats in Zhalong wetland

JIAO Dezhi^{1,*}, ZHONG Lupeng¹, ZHANG Yanfu¹, PAN Lin¹, YANG Yunfei²

1 Key Laboratory of Resistance Gene Engineering and Preservation of Biodiversity in Cold Areas in Heilongjiang Province, College of Life Science and Agriculture, Forestry, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China

2 Key Laboratory of Vegetation of Education Ministry, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract: The plants under different environmental conditions showed the differentiation of morphological traits and trade-offs and adjustment of material allocation. A comparative study was performed on morphological traits and allometric relationships of biomass allocation of reproductive and vegetative ramets of *Phragmites australis* in different habitats in Zhalong wetland using a large samples' survey and statistical analysis. The results showed that the growth of ramets of *P. australis* had great ecological plasticity in the saline-alkali habitats, xeric habitats, wet habitats and aquatic habitats at the end of September. The height and weight of ramets of *P. australis* in the four habitats were the largest in the aquatic habitat and the smallest in the saline-alkali habitat. The ratio of maximum values and minimum values of height and weight of ramets within the habitat were 1.3—3.3 and 1.8—5.1, while the variation of reproductive ramet was lower than that of vegetative ramet. The ratio of supportive allocation and productive allocation of ramets was 1.8—4.2. The productive allocation of ramet was the highest in saline-alkali habitat and the lowest in aquatic habitat, but supportive allocation and

基金项目: 黑龙江省省属高等学校基本科研业务费面上项目 (135509130)

收稿日期: 2021-08-23; 网络出版日期: 2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jdz_13909@163.com

reproductive allocation were the opposite order to productive allocation. The relationship between length and weight of inflorescence and height of reproductive ramet was a linear function, and height and weight of ramet less than 20% and 35% of the population average could not have sexual reproduction. The relationship between leaf weight, leaf sheath and stem weight, and ramet weight and ramet height was a power function allometric scaling relationship. Plants adapt to the different environment by changing morphological traits and adjusting the material distribution among modules, and the growth relationship among modules controlled by genetic factors was relatively stable.

Key Words: Zhalong wetland; different habitats; ramet height; ramet weight; biomass allocation; allometry

植物的出生、生长、繁殖、衰老等不同的生活史过程存在一定的限制关系,意味着完整生活史过程中实现所有的特性都最优是不可能的,植物通过权衡也仅能使某些特性达到最优^[1]。为了更好地适应生存环境,顺利完成生活史过程,植物可以改变自身的形态特征,同时在物质和能量分配上也做出权衡和调整。植物个体向不同器官分配资源时,除了受自身的遗传因素控制外,主要受生存环境的影响^[2]。不依赖于植物个体大小的生物量分配是最优化分配理论建立的基础,目前的研究已表明植物个体大小制约了生物量分配^[3]。因此,以最优化分配理论分析生物量分配规律时,很难分辨植物形态特征及生物量分配的变化是个体大小导致的,还是环境因素引起的^[4]。异速生长理论可以更好地解决这一问题,植物体形态特征、生物量等不呈比例的生长关系就是异速生长关系,这种关系在不同环境、不同功能型和物种间均表现出明显差异^[5]。异速生长关系分析可以排除植物个体的差异影响,揭示植物对外界环境的策略性响应,是植物对环境适应性策略的重要研究手段^[6]。植物个体的生长是不同器官在环境中产生不断变化的一个过程,个体形态大小的调整与适应性包括个体和构件两个水平的形态结构与环境相互作用的整体性综合反映,开展个体和构件两个水平研究,可以更好地理解植物与环境之间相互作用的内在规律^[7]。了解植物体器官间的生长关系或者各部分的生物量分配模式对于深入研究植物对环境适应机制、植物体形态可塑性,以及较精准地估计植物群落乃至生态系统的生产力等方面具有重要意义^[8]。

芦苇是扎龙湿地的典型植被,其繁殖能力和空间拓展性能较强,这对稳定湿地生态系统结构和功能具有重要意义^[9],也是珍稀濒危物种丹顶鹤的繁殖和栖息场所^[10]。天然的芦苇种群主要依靠营养繁殖进行更新,同时也具有有性生殖过程。有关河西走廊^[11]、松嫩平原^[12]及九寨沟^[13]等区域芦苇分株的生物量分配及生长关系研究已有报导,但研究者仅关注营养株和生殖株中的一种株型,对2种株型的同步比较研究尤为重要,不仅可以帮助我们了解芦苇种群不同株型分株的生长发育过程,而且可以加深对其营养生长和有性生殖权衡关系的理解。扎龙湿地的芦苇在8月初开始抽穗进入有性生殖阶段,9月末种子成熟,此时也是芦苇分株构件形成、生长和物质生产与分配长期调剂的结果。前期的研究发现扎龙湿地芦苇的分株种群^[14]、根茎种群^[15]和根茎芽种群^[16]的数量特征均表现出稳定的遗传特性,同时环境条件对诸数量特征又均产生饰变影响。以扎龙湿地不同生境芦苇的生殖株和营养株为材料,开展芦苇生殖株和营养株的形态特征及物质生产和分配规律研究,比较生殖株和营养株生长的生态可塑性及变化规律,分析生殖株和营养株的物质和能量分配策略,明确芦苇营养生长和有性生殖间的平衡关系,构建芦苇分株增高与增重间的生长关系,为广布种芦苇的生态适应与进化机理研究奠定基础,也为湿地生态系统的科学管理和农业生产实践提供理论指导。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

本项研究是在扎龙湿地(46°52′—47°32′N, 123°47′—124°37′E)进行。该区属于中温带大陆性季风气候,年均降雨量440—490 mm,年均气温为3.2℃,最冷月(1月)平均气温—19.4℃,最热月(7月)平均气温22.9℃,年日照时数2700—3000 h,年辐射总量是2052—2140 J/cm²,年均积温2600—3000℃,年均地温

4.9℃,无霜期 128 d^[17]。湿地内植被主要包括草甸草原、草甸、沼泽、水生植被等 4 种类型,土壤为草甸土、盐碱土、沼泽土和腐殖沼泽土。

1.2 样地设置

芦苇在扎龙湿地既可形成大面积的单优势种群落,也可形成群落斑块。根据土壤类型、水分条件、芦苇分布、群落盖度以及伴生种等特征设置 4 个不同生境样地,盐碱生境(H1),旱生生境(H2),湿生生境(H3)和水生生境(H4),样地基本信息见表 1。

表 1 研究样地基本信息

Table 1 The basic information of study plots

生境 Habitat	土壤类型 Soil type	水分条件 Water condition	芦苇分布 Distribution of <i>P. Australis</i>	群落盖度/% Community coverage	伴生种 Associated species
H1	盐碱土	无积水	斑块群落	<50	野大麦,朝鲜碱茅
H2	草甸土	无或少积水	斑块群落	>90	羊草,野大麦
H3	沼泽土	雨季积水(0—30cm)	单优群落	>95	针蔺,海乳草
H4	腐殖沼泽土	常年积水(30—100cm)	单优群落	>95	甜茅,三棱草

H1:盐碱生境 Saline-alkali habitats;H2:旱生生境 Xeric habitats;H3:湿生生境 Wet habitats;H4:水生生境 Aquatic habitats

1.3 研究方法

2020 年 9 月 26 日在上述 4 个样地进行单位面积的刈割取样,3 次重复,每个样方随机抽取 30 株生殖株和营养株,混匀后再分别随机抽取 30 株生殖株和营养株带回实验室,记测分株的高度以及生殖株的花序长,按叶片、叶鞘和茎、花序分离后装入信封,80℃烘至恒重后,分别称重。

1.4 数据处理

分株高度、重量及构件重以实际观测值统计,以最大值和最小值、平均数、标准差、变异系数反映样本的大小范围、整体水平、绝对变异度和相对变异度。生产分配、支持分配和生殖分配按如下公式计算:

$$\text{生产分配(PA)} = (\text{叶生物量} / \text{总生物量}) \times 100\%$$

$$\text{支持分配(SA)} = (\text{叶鞘和茎生物量之和} / \text{总生物量}) \times 100\%$$

$$\text{生殖分配(RA)} = (\text{花序生物量} / \text{总生物量}) \times 100\%$$

单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同生境数量性状的差异,用 SPSS 19.0 软件进行数据分析,用 Excel 2013 软件进行绘图。用幂函数 $Y = \beta X^\alpha$ 进行生长关系分析(α 是斜率,即异速指数, β 是 Y 轴截距,即异速常数), $\alpha = 1$ 时,为等速关系, $\alpha \neq 1$ 时,为异速关系^[11]。

2 结果与分析

2.1 芦苇生殖株和营养株的形态特征

扎龙湿地芦苇分株的形态特征如表 2 所示。从表 2 可知,4 个生境芦苇生殖株和营养株的株高和株重的最大值、最小值和平均值均以盐碱生境(H1)最低,均以水生生境(H4)最高,4 个生境生殖株株高和株重间的差异均达到显著水平($P < 0.05$),旱生生境(H2)和湿生生境(H3)的营养株株高和株重间差异均不显著($P > 0.05$)。种群内,生殖株、营养株的株高和株重的最大值与最小值的比值分别为 1.3—1.9 和 2.9—4.0、1.8—2.8 和 2.7—5.1;种群间,株高和株重的最大值与最小值的比值分别为 2.1—2.5 和 2.8—3.3、2.2—3.2 和 3.8—4.2。种群内生殖株株高(6.8%—16.7%)和株重(28.9%—34.8%)的变异系数均低于营养株株高(17.4%—25.0%)和株重(36.8%—41.8%)的变异系数,与营养株相比,生殖株生长的变异度更低;种群间生殖株和营养株株高(31.9%、31.7%)、株重(41.4%、42.5%)的变异系数均高于种群内的变异系数,且不同株型株高间和株重间的变异系数处于相同水平。因此,无论受种群内生长条件影响,还是种群间综合条件的影响,芦苇分株的株高和株重均表现出较大的可塑性,分株的生长产生了明显的分异现象。

表 2 不同生境芦苇生殖分株和营养分株的形态特征

Table 2 Morphological characters on reproductive and vegetative ramets of <i>Phragmites Australis</i> in different habitats								
性状 Character	生境 Habitat	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 ST	标准差 SD	变异系数 CV/%
生殖株株高/cm Height of reproductive ramet	H1	30	150.2	79.0	108.2	d	18.1	16.7
	H2	30	210.3	157.9	182.4	c	12.5	6.8
	H3	30	250.3	160.4	204.3	b	23.6	11.5
	H4	30	320.1	195.2	251.4	a	32.2	12.8
	平均	4	251.4	108.2	186.6		59.7	31.9
生殖株株重/g Weight of reproductive ramet	H1	30	8.55	2.62	5.08	d	1.63	31.9
	H2	30	13.78	4.56	8.35	c	2.41	28.9
	H3	30	17.29	5.89	10.83	b	3.71	34.3
	H4	30	28.62	7.21	14.62	a	5.08	34.8
	平均	4	14.62	5.08	9.72		4.03	41.4
营养株株高/cm Height of vegetative ramet	H1	30	105.6	40.7	73.3	c	15.9	21.8
	H2	30	183.9	64.7	123.2	b	30.8	25.0
	H3	30	177.1	70.9	137.2	b	31.9	23.3
	H4	30	232.4	131.1	168.9	a	29.4	17.4
	平均	4	168.9	73.3	125.7		39.8	31.7
营养株株重/g Weight of vegetative ramet	H1	30	4.84	1.03	2.37	c	0.96	40.5
	H2	30	8.43	1.65	4.02	b	1.68	41.8
	H3	30	8.26	3.04	5.17	b	1.90	36.8
	H4	30	18.49	4.35	7.11	a	2.85	40.1
	平均	4	7.11	2.37	4.68		1.98	42.5

N:样本数 Number;Max:最大值 Maximum;Min:最小值 Minimum;ST:显著性 Statistical significance;SD:标准差 Standard deviation;CV:变异系数 Coefficient of Variation;不同小写字母表示相同性状不同生境间差异显著($P<0.05$)

2.2 芦苇生殖株和营养株的生物量分配

扎龙湿地芦苇分株的生物量分配如表 3 所示。从表 3 可知,4 个生境芦苇生殖株和营养株的生产分配 (PA)、支持分配 (SA) 和生殖分配 (RA) 分别为 18.19%—33.55% 和 19.17%—46.04%, 59.61%—67.22% 和 53.96%—80.83%, 6.84%—14.59% 和 0。无论是生殖株还是营养株,PA 均以 H1 最高,H4 最低,而 SA 以 H4 最高,H1 最低,PA 和 SA 的大小序位正好相反。RA 以 H4 最高,H1 最低。H3 和 H4 生殖株的 PA、SA 和 RA 间差异均不显著 ($P>0.05$),4 个生境营养株的 PA、SA 间差异均显著 ($P<0.05$)。在生长条件较差、种群密度较低的 H1 和 H2 中,分株增加对光合构件叶的物质投入比例,提高光合作用能力合成更多的同化产物,而在生长条件较好、种群密度较高的 H3 和 H4 中,分株对支持构件叶鞘和茎的物质投入比例增加,促进茎的伸长,提高对光和空间资源的竞争力。在环境条件不利的情况下,减少对有性生殖的物质投入也是“投资和收益”权衡的结果。因此,不同生境芦苇生殖株和营养株的生产分配、支持分配和生殖分配存在差异,这种差异也蕴含了分株适应不同环境的物质和能量分配策略。

2.3 芦苇有性生殖特性与分株生长的关系

扎龙湿地芦苇生殖株的花序长和花序重与株高的关系如表 4 所示。从表 4 可知,4 个生境芦苇生殖株的花序长和花序重均随着分株高度的增加而呈 $y=a+bx$ 的直线函数形式增长, R^2 在 0.7644—0.9725 之间,均达到了极显著水平 ($P<0.01$)。拟合方程的参数 a 值均为负值,其中蕴含了重要的生物学意义。也就是说,花序的形成对分株高度有一定的阈值要求,株高低于某一数值时,芦苇分株不形成花序或者说不进行有性生殖。

进一步统计分析,4 个生境芦苇种群株高和株重的平均值为 90.8—210.2cm 和 3.73—10.87g,与种群内的平均值相比,营养株的株高和株重分别降低了 19.2%—19.6% 和 34.6%—36.4%,生殖株的株高和株重分别升高了 19.2%—19.6% 和 34.6%—36.4%。因此,在一个相对稳定的种群中,株高和株重低于种群平均值的 20%

和 35% 的芦苇分株不进行有性生殖。芦苇的生殖株虽然来源于营养株,但其有性生殖过程必须以营养生长为前提和基础,分株在营养生长和有性生殖之间存在限制和权衡。

表 3 不同生境芦苇生殖分株和营养分株的生物量分配
Table 3 Biomass allocations (%) on reproductive and vegetative ramets of *Phragmites Australis* in different habitats

分株类型 Type of ramet	生境 Habitat	生产分配/% Productive allocation	支持分配/% Supportive allocation	生殖分配/% Reproductive allocation	合计/% Total
生殖株 Reproductive ramet	H1	33.55±1.66a	59.61±3.86c	6.84±3.02c	100
	H2	25.62±5.73b	63.78±7.35b	10.60±3.09b	100
	H3	19.59±2.98c	66.86±4.46a	13.55±5.15a	100
	H4	18.19±7.59c	67.22±8.66a	14.59±3.32a	100
营养株 Vegetative ramet	H1	46.04±5.96a	53.96±5.96d	0	100
	H2	33.47±6.27b	66.53±6.27c	0	100
	H3	28.94±4.79c	71.06±4.79b	0	100
	H4	19.17±3.45d	80.83±3.45a	0	100

表 4 不同生境芦苇花序长和花序重(y)与分株高度(x)的拟合方程和显著性检验
Table 4 Simulated equations and significance test between length and weight of flower(y) and height of ramet(x) of *Phragmites australis* in different habitats

生境 Habitat	性状 Character	拟合方程 Simulated equations	R^2	P
H1	花序长	$y = -12.425 + 0.2331x$	0.7644	<0.01
	花序重	$y = -0.9083 + 0.0118x$	0.9431	<0.01
H2	花序长	$y = -88.702 + 0.5904x$	0.9281	<0.01
	花序重	$y = -5.7563 + 0.0367x$	0.9725	<0.01
H3	花序长	$y = -49.842 + 0.3357x$	0.9456	<0.01
	花序重	$y = -5.5153 + 0.0351x$	0.8793	<0.01
H4	花序长	$y = -64.208 + 0.3382x$	0.9325	<0.01
	花序重	$y = -8.3397 + 0.0420x$	0.9353	<0.01

2.4 芦苇分株的异速生长分析

扎龙湿地芦苇分株生物量与高度的异速生长关系如表 5 所示。从表 5 可知,4 个生境芦苇分株生物量与分株高度之间均表现出一致的规律性变化,叶生物量、叶鞘和茎生物量以及总生物量均随着分株高度的增加而呈 $Y=\beta X^\alpha$ 的幂函数形式增长, R^2 在 0.5107—0.9723 之间,均达到了极显著水平($P<0.01$)。其中叶生物量以 H2 的生殖株增长速率最大,叶鞘和茎生物量以及总生物量以 H4 的营养株增长速率最大,均以 H3 的营养株增长速率最小。不同生境芦苇分株的株高和株重存在较大差异,但分株在增高与增重上却表现为稳定的异速生长关系。

3 结论与讨论

3.1 芦苇分株生长的生态可塑性

植物个体的增高和生物量的增重均可视为生长范畴^[18]。植物个体对环境的适应性反应首先表现在个体大小上,个体的大小与种内和种间竞争、种群数量,以及生存环境均有着密切的相关性^[19]。在复杂的环境中,植物通过个体大小以及生物量分配等调节策略以适应外界环境,这种调节策略是以遵循生长与物质分配权衡为前提^[20]。研究发现,扎龙湿地 4 个生境芦苇的株高和株重的最大值与最小值的比值为 1.3—3.3 倍和 1.8—5.1 倍,芦苇分株的形态特征表现出明显的生长分异现象。土壤水分和养分较好的环境中,芦苇的株高和株重等形态特征均显著增高,而在相对较差的环境中,芦苇的株高和株重也显著降低。Hartemink 等^[21]和高慧等^[1]的研究也表明,植物个体的生长与环境养分和水分显著正相关。芦苇的分株在增高和增重的生长又表

表 5 不同生境芦苇分株生物量(y)与分株高度(x)的拟合方程及显著性检验

Table 5 Simulated equations and significance test between biomass(y) and height (x) of ramet of <i>Phragmites australis</i> in different habitats					
分株类型 Type of ramet	生境 Habitat	性状 Character	拟合方程 Simulated equations	R ²	P
生殖株 Reproductive ramet	H1	叶生物量	$y = 0.0007x^{1.6555}$	0.8426	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 0.0026x^{1.5102}$	0.5704	<0.01
		总生物量	$y = 0.0016x^{1.7124}$	0.7442	<0.01
	H2	叶生物量	$y = 1 \times 10^{-17} x^{7.561}$	0.9584	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 2 \times 10^{-5} x^{2.3638}$	0.5758	<0.01
		总生物量	$y = 9 \times 10^{-9} x^{3.9558}$	0.8583	<0.01
	H3	叶生物量	$y = 1 \times 10^{-12} x^{5.3197}$	0.8782	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 0.0012x^{1.6224}$	0.5107	<0.01
		总生物量	$y = 1 \times 10^{-5} x^{2.5711}$	0.8081	<0.01
	H4	叶生物量	$y = 0.0001x^{1.7919}$	0.9213	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 5 \times 10^{-5} x^{2.2127}$	0.7162	<0.01
		总生物量	$y = 1 \times 10^{-5} x^{2.5144}$	0.8643	<0.01
营养株 Vegetative ramet	H1	叶生物量	$y = 0.005x^{1.2394}$	0.8916	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 0.0002x^{2.0704}$	0.9181	<0.01
		总生物量	$y = 0.0017x^{1.6814}$	0.9361	<0.01
	H2	叶生物量	$y = 5 \times 10^{-5} x^{2.13041}$	0.9509	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 0.0043x^{1.3256}$	0.8210	<0.01
		总生物量	$y = 0.002x^{1.5738}$	0.9189	<0.01
	H3	叶生物量	$y = 0.1267x^{0.4942}$	0.9723	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 0.0082x^{1.2389}$	0.8540	<0.01
		总生物量	$y = 0.0344x^{1.0168}$	0.8763	<0.01
	H4	叶生物量	$y = 1 \times 10^{-8} x^{3.5886}$	0.9661	<0.01
		叶鞘和茎生物量	$y = 2 \times 10^{-9} x^{4.2423}$	0.9531	<0.01
		总生物量	$y = 4 \times 10^{-9} x^{4.1062}$	0.9657	<0.01

现出不同的可塑性,与增高相比,在增重上具有更高的可塑性。这与杨允菲^[12]和刘秀香^[22]对松嫩平原芦苇的研究结果一致,而与独肖艳^[11]对河西走廊芦苇的研究结果不同。河西走廊地区受干旱和盐碱的交互影响,芦苇通过增加高度的可塑性变化来提高对环境的综合适应能力。此外,芦苇生殖株和营养株的株高与株重的变异系数处于相同水平,可以反映 4 个生境间综合条件的差异是稳定的,这种稳定的差异是引起芦苇分株生长分异的主要影响因素。因此,植物形态特征上的分异生长与其生存的环境密不可分。与营养株相比,生殖株在株高和株重上具有更高的整齐度,其在种群内的变异度也更低,主要原因是生殖株和营养株的形成时间或者说发育时期不同,生殖株表现出优先生长特性。从返青期的 5 月份至营养生长旺盛期的 7 月份种群内均可产生营养株,营养株是由不同时间形成的分株组成,而生殖株一般均为 5 月份返青时的幼株发育而成,种群内的生殖株形成时间比较一致,也具有更长的生长时期。虽然芦苇的生殖株早期也是营养株,但并非种群内所有营养株均进行有性生殖而成为生殖株,进一步的分析发现,株高和株重分别高于种群平均值的 20% 和 35% 的分株才进行有性生殖过程,否则分株不抽穗而形成“哑巴苇子”。佟守正^[23]对扎龙湿地芦苇产量的研究表明,湿地退化后芦苇的分株矮小,生产力下降,部分区域的芦苇也成为当地农民弃收的“哑巴苇子”。两者的研究尺度和表述方式虽然不同,但反映出一致的生态学规律。对于种群内的个体而言,生存是首要的,营养生长是个体生存的前提和保障,而生殖是有条件的,生殖生长必然以营养生长提供的物质和能量为基础,两者是相互依存相互制约的对立统一关系^[24],植物通过营养生长和生殖生长间的权衡形成了最佳的生活史对策^[25]。这对农业生产实践有重要启示,对于调控农作物生长发育过程以及提高其产量具有重要的指导意义。

3.2 芦苇分株构件的物质分配策略

植物会通过调整各组织器官(包括根、茎、叶,以及营养生长和生殖生长)物质和能量分配模式来适应生

物和非生物环境因子的变化^[26],构件植物通过调整构件间的协调组合和资源配置,形成相应的可塑性适应策略^[9]。研究发现,扎龙湿地 4 个生境芦苇分株的生物量分配存在一定差异,其中支持分配与生产分配的比值为 1.8—4.2。这与独肖艳^[11]对河西走廊芦苇研究结果一致,而与杨允菲^[12]对松嫩平原芦苇研究所得的生产分配比重较大的结果不同。研究样地类型的差异均可引起芦苇在种群密度、个体大小上有所不同,此外,取样时间不同也是导致这种结果的原因,不同生育期芦苇分株的物质分配策略也存在明显差异^[17]。植物对不同器官的生物量分配蕴含着重要的生长调节和物质分配策略。在水分相对缺乏、种群密度较低的盐碱生境和旱生生境中,分株把更多的物质分配给同化器官叶片,以维持更高的光合能力,生产更多的营养物质,而在环境条件较湿润、种群密度较高的湿生生境和水生生境中,分株增加非同化器官叶鞘和茎的物质分配,提高个体对空间和光资源的竞争力。在生殖株的生殖分配上,水生生境和湿生生境是盐碱生境的 2.1 倍和 2.0 倍,已有的研究也表明植物在环境较好和种群密度较大的生境中,增加有性生殖的投入对种群延续是有利的^[27]。总之,在空间和资源稳定的条件下,植物增加对某一器官的物质投入必然以减少其他器官的物质投入为代价。

3.3 芦苇分株构件的生长分析

植物构件之间多具有显著的相关性和稳定的生长关系,体现了构件之间的协同生长策略^[28],不同构件间数量特征的协同性,逐渐形成了一种能够成功适应环境的功能组合,正是构件之间的协调发展实现了植物的生存、生长和繁殖的调控,使各种功能过程达到了最佳状态^[5,29]。研究发现,扎龙湿地 4 个生境芦苇分株重与株高之间具有一致的变化规律,分株的叶生物量、叶鞘和茎生物量以及总生物量,均随着分株高度的增加而增大,分株在增高和增重上为幂函数形式的异速生长关系。这与河西走廊^[11]以及松嫩平原^[12,22]芦苇的研究结果均一致。对生长在不同环境中芦苇进行研究,其分株在生长以及生物量分配上可能会表现出不一致的结果,但在构件间的相对生长关系上确得到了完全一致的规律性。生长在不同环境下的植物通过改变个体以及构件大小或者调整构件间生物量的分配比例做出应答反应,但不同构件间的生长关系却相对稳定,这种稳定的生长关系是受遗传因素控制的,一般也很难改变^[30]。当环境发生变化时,植物个体调整了其生长和繁殖策略,不仅保证了个体的存活,也确保了种群的繁衍^[4]。

研究结果表明,9 月末的生殖生长旺盛期,扎龙湿地不同生境芦苇的生殖株和营养株均存在较大的生态可塑性,受生境间综合条件的影响,分株在种群间的变异度更大,与营养株相比,生殖株的变异度较低;生产分配、支持分配和生殖分配蕴含了分株适应不同环境条件的生长和物质分配策略;生殖株花序的形成以分株高度和生物量的积累为基础,株高和株重低于种群平均值的 20% 和 35% 的分株不进行有性生殖,分株的营养生长和有性生殖之间存在限制和权衡;分株的增高与增重间为幂函数形式的异速生长关系。芦苇的生长同时受环境因子和遗传因素的双重控制,通过改变分株大小以及调整构件间物质分配策略适应不同环境,受遗传因素控制的株高与株重间的生长关系具有高度的稳定性。

参考文献 (References):

- [1] 高慧,高玉葆,刘海英,刘景玲.不同坡位大针茅生长与生殖分配特征.应用生态学报,2009,20(9):2123-2128.
- [2] Weinig C. Differing selection in alternative competitive environments; shade-avoidance responses and germination timing. *Evolution*, 2000, 54(1): 124-136.
- [3] Ogawa K. Size dependence of leaf area and the mass of component organs during a course of self-thinning in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) seedling population. *Ecological Research*, 2003, 18(5): 611-618.
- [4] 郑伟,范高华,黄迎新,王婷,禹朴家,王鹤琪.不同密度猪毛菜形态结构性状及生物量分配策略的异速关系.生态学报,2021,41(7): 2845-2854.
- [5] 孙俊,王满堂,程林,吕敏,孙蒙柯,陈晓萍,钟全林,程栋梁.不同海拔典型竹种枝叶大小异速生长关系.应用生态学报,2019,30(1): 165-172.
- [6] 郭丽珠,黄顶,张丛,李佳欢,赵欢,王堃.退化典型草原狼毒生物量分配及异速生长分析.中国草地学报,2019,41(6): 53-59.
- [7] KERR G. Effects of spacing on the early growth of planted *Fraxinus excelsior* L. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(7): 1196-1207.
- [8] 李浪,李义博,马全会,于鸿莹,刘晓迪,戚妙,许振柱.水分驱动下茵陈蒿(*Artemisia capillaris* Thunb.)地上生物量模型与异速生长特征.

- 生态学杂志, 2020, 39(1): 337-348.
- [9] 焦亮, 刘雪蕊, 王圣杰, 董小刚. 敦煌阳关湿地芦苇克隆构件空间拓展策略及其对土壤环境因子的响应. 生态学报, 2019, 39(14): 5317-5325.
- [10] 焦德志, 王昱深, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇种群不同龄级根茎构件的季节动态. 生态学报, 2019, 39(15): 5616-5626.
- [11] 独肖艳, 焦润安, 焦健, 陈丽, 张晓玮, 陈国鹏. 河西走廊不同生态型芦苇种群生殖分株的生物量分配与异速生长. 东北林业大学学报, 2020, 48(6): 36-46, 50-50.
- [12] 杨允菲, 李建东. 松嫩平原不同生境芦苇种群分株的生物量分配与生长分析. 应用生态学报, 2003, 14(1): 30-34.
- [13] 彭玉兰, 涂卫国, 包维楷, 高信芬, 吴宁, 罗鹏, 肖维阳. 九寨沟自然保护区4种水深梯度下芦苇分株地上生物量的分配与生长. 应用与环境生物学报, 2008, 14(2): 153-157.
- [14] 焦德志, 于欣宇, 王昱深, 潘林, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇分株生态可塑性及其对土壤因子的响应. 生态学报, 2019, 39(11): 4149-4157.
- [15] 焦德志, 王昱深, 杨允菲. 扎龙湿地不同生境芦苇种群根茎构件的年龄结构. 生态学报, 2020, 40(7): 2186-2193.
- [16] 焦德志, 么璐, 黄翌月, 杨允菲. 东北草地异质生境芦苇芽种群动态. 应用生态学报, 2015, 26(2): 404-410.
- [17] 焦德志, 刘润泽, 潘林, 王素玲, 杨允菲. 扎龙湿地不同生长期芦苇分株构件生物量分配及生长分析. 生态学杂志, 2021, 40(4): 940-949.
- [18] 杨允菲, 张宝田, 李建东. 松嫩平原蒙古蒿种群无性系分株的生长与生物量分配规律. 草业学报, 2003, 12(1): 11-17.
- [19] 焦德志, 闫秋月, 姜秋旭, 曹瑞, 杨允菲. 黑龙江扎龙湿地芦苇种群构件数量特征及其相关性. 生态学杂志, 2018, 37(7): 1983-1989.
- [20] 胡宗好, 杨允菲, 李海燕. 两种栽培条件下柳枝稷的分株构件生物量分配与生长分析. 草业科学, 2019, 36(7): 1716-1724.
- [21] Hartemink N, Jongejans E, De Kroon H. Flexible life history responses to flower and rosette bud removal in three perennial herbs. *Oikos*, 2004, 105(1): 159-167.
- [22] 刘秀香, 杨允菲. 松嫩平原不同生境芦苇生殖分株的异速生长分析. 草业学报, 2012, 21(4): 313-318.
- [23] 佟守正, 吕宪国, 苏立英, 姜明, 姚允龙. 扎龙湿地生态系统变化过程及影响因子分析. 草业学报, 2008, 6(2): 179-184.
- [24] 郑婷, 张克坤, 张培安, 贾海锋, 房经贵. 葡萄营养生长与生殖生长间的转变研究进展. 植物生理学报, 2020, 56(7): 1361-1372.
- [25] 张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策. 植物生态学报, 2006, 30(1): 174-183.
- [26] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [27] Prati D, Schmid B. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos*, 2000, 90(3): 442-456.
- [28] 贾程, 何飞, 樊华, 蔡蕾, 尤海舟, 李贤伟, 秦嘉励, 刘兴良. 植物种群构件研究进展及其展望. 四川林业科技, 2010, 31(3): 43-50.
- [29] 周天阳, 高景, 贺俊东, 薛晶月, 孙建, 王金牛, 徐波, 谢雨, 吴彦. 高山草地环山样带异质坡向上3种植物的株高、叶片性状与生物量分配. 应用与环境生物学报, 2018, 24(3): 425-433.
- [30] 程栋梁, 钟全林, 林茂兹, 金美芳, 钱瑞芳. 植物代谢速率与个体生物量关系研究进展. 生态学报, 2011, 31(8): 2312-2320.