

# 短穗兔耳草生物量分配格局对 高寒草甸营养库衰退的响应

孙涛<sup>1</sup>, 邓斌<sup>2</sup>, 刘志云<sup>2</sup>, 尚占环<sup>2</sup>

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室 生命科学学院, 甘肃 兰州 730000;

2. 兰州大学青藏高原生态系统管理国际中心 草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

**摘要:**在青海省三江源腹地,选择由于草地利用方式不同而形成的3个具有不同养分资源与植物群落特征的高寒草地,进行了短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)生物量在各无性系的分配特性研究,以了解其对土壤营养库衰退的响应方式。结果表明,土壤养分状况对短穗兔耳草生物量在不同无性系构件间的投资也有影响,在土壤养分资源较丰富样地,短穗兔耳草对基株根茎生物量的投资最大,而对基株和分株叶片生物量投资最小;相反的趋势出现在土壤养分贫瘠的样地;但在土样养分中等的条件下,短穗兔耳草对匍匐茎的生物量投资最大,而在养分资源较贫瘠或丰富的样地又趋于减小。短穗兔耳草生物量分配格局随生境养分资源变化而改变,这是克隆植物有效适应生境变化的重要生态对策之一。

**关键词:**高寒草甸;短穗兔耳草;养分资源;可塑性;生物量投资

**中图分类号:**S812      **文献标识码:**A      **文章编号:**1001-0629(2011)11-1982-05

\*<sup>1</sup> 因气候变暖和人类活动造成的草地退化现象较为普遍<sup>[1]</sup>。退化草地的植被群落结构、物种组成以及草地土壤特征发生不同程度的改变<sup>[2]</sup>,而植被和土壤的变化有助于形成具有不同物种、种群或群落结构的异质生境,其中克隆植物对异质性生境中有效资源的响应是这一领域研究的热点之一<sup>[3-4]</sup>。克隆植物为获取有效资源,可通过改变自身形态结构和调整生物量分配格局来适应环境异质性<sup>[5-7]</sup>。形态和生物量分配格局的可塑性贯穿克隆植物整个生活史且具有重要生态适应意义<sup>[8]</sup>。克隆植物既可采取形态可塑性使其具有类似于动物的“觅食行为”来适应环境<sup>[9]</sup>,如克隆植物在资源丰富斑块内缩短间隔子长度并大量分枝,而在资源匮乏板块将加长间隔子并减少分枝<sup>[10]</sup>;也可借助生物量分配格局可塑性实现对资源的有效利用,例如,植物在光照资源较低的情况下,将更多生物量投资到地上茎、叶部分,而在养分和水分资源贫瘠的情况下,把更多资源分配到根部<sup>[11-12]</sup>。

目前,有关克隆植物分配格局研究较多,大多集中在不同资源下其生物量投资状况,先后就蛇莓(*Duchesnea indica*)<sup>[13]</sup>、绢毛匍匐委陵菜(*Potentilla reptans* var. *sericophylla*)<sup>[7]</sup>和大米草(*Spartina anglica*)<sup>[14]</sup>等在不同资源条件下就其分配格局进行研究,发现克隆植物在不同资源下,对无性系构件的

生物量投资呈现出较高的可塑性,在中等条件下,对匍匐茎的投资最高<sup>[7,12-13]</sup>。近年来,青藏高原高寒草甸由于自然和人为因素干扰而大量退化,形成大量板块化生境和次生裸地<sup>[15]</sup>。不同退化草地土壤养分的差异,可能影响克隆植物生物量分配格局的表达。短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)是玄参科以有性和无性两种方式繁殖的典型匍匐茎型莲座状多年生草本植物<sup>[16]</sup>。在我国西藏、青海、甘肃和四川等地均有分布。该植物主要通过直立茎基部节上生出侧向生长的1条或数条匍匐茎,在匍匐茎的末端产生幼苗和不定根,成为无性系分株;匍匐茎上分布有若干对称茎生叶,有的无性系分株也可继续产生次一级无性系分株,匍匐茎断裂后也可直接成为新个体。在自然生境中,生长季节通常可观察到该植物呈放射状的地面匍匐茎网络系统,局部区域内其他植物种很难侵入,一般形成单种群落<sup>[15]</sup>。国内就短穗兔耳草的研究主要集中在种群生长特性<sup>[17]</sup>,基株大小及其与克隆生长特征的关系<sup>[18]</sup>,海拔梯度和退化程度对其无性生长和繁殖特性的影响<sup>[19-20]</sup>,以及无性生长特性对土壤营养库衰退响应

\* 收稿日期:2011-01-04 接受日期:2011-03-24  
基金项目:国家自然科学基金项目(41171417、30730069)  
作者简介:孙涛(1979-),男,甘肃通渭人,博士,主要从事草地恢复生态研究。  
通信作者:尚占环 E-mail:shangzhh@lzu.edu.cn

等方面<sup>[21]</sup>。但有关其生物量分配格局对高寒草甸营养库衰退的响应尚未见报道。因此,本研究通过对短穗兔耳草在不同高寒草甸营养库之间生物量分配格局的比较,探讨短穗兔耳草对不同资源水平条件下的生物量分配格局及其生态适应意义。

## 1 材料与方法

**1.1 研究地点概况** 研究地点位于青藏高原腹地的青海省果洛州玛沁县大武乡,青海省畜牧兽医科学院的三江源“黑土滩”综合治理野外定位站。地理坐标 34°27′~35°28′ N, 100°12′~100°28′ E, 平均海拔 4 000 m 以上,属典型高原大陆性气候。有关该地区的地理、植被、气候概况已经有专文报道<sup>[20]</sup>,不再赘述。

**1.2 样地概况** 2006年8月中旬在研究点选择由于草地管理方式不同而形成的具有不同土壤养分资源和植物群落特征的高寒草地作为研究对象,其植物群落学特征分别为禾草—嵩草(*Kobresia* spp.)群落(GC),嵩草群落(KC)和杂类草群落(WC)。禾草—嵩草群落以嵩草和禾草为优势种,杂草较少、物种分布均匀,植被盖度 85%~90%,基本无秃斑地;嵩草群落以嵩草植物为优势种,豆科、菊科植物较多,盖度为 75%~85%,秃斑地占 10%~20%;杂类草群落主要以杂类草为主,禾草和嵩草植物偶见,毒杂草比例较大,总盖度为 50%~60%,秃斑地面积占 25%~40%(表 1)。3 个群落间,土壤养分差异明显,土壤含水量、有机质、全氮、全磷以及土壤紧实度均在不同样地间差异显著,禾草—嵩草群落的土壤有机质显著大于其他群落,3 个群落间差异显著。杂类草群落的土壤含水量和紧实度显著小于禾草—

嵩草和嵩草群落。速效氮和速效磷含量在 3 个群落间差异显著,表现为禾草—嵩草群落>嵩草群落>杂类草群落,速效钾也呈现相似的变化趋势,但在嵩草群落和杂类草群落间差异不显著。因此,依照 3 个群落样地间土壤速效氮、磷和钾含量大小,依次将供试样地划分为养分丰富型、中等型和贫瘠型,其对应植物群落分别为禾草—嵩草群落、嵩草群落和杂类草群落<sup>[21]</sup>。

**1.3 分析方法** 在每个样地随机设置 3 个 50 m×50 m 的样方,依照随机步长法分别对 3 个样地采集到的短穗兔耳草无性系进行取样。分别取基株、基枝叶、基株根、分株、分枝叶、分株根及匍匐茎。同时每个样地内随机设置 6 个 50 cm×50 cm 样方进行植物群落特征调查,包括植物群落的高度、盖度和生物量。各植物材料置于烘箱内 75 °C 下烘干称量。

**1.4 数据分析** 有关数据采用 SPSS 18.0 统计软件,对短穗兔耳草无性系构件进行方差分析和 LSD 检验。

## 2 结果与分析

**2.1 样地植被特性** 不同样地间优势种和伴生种组成明显不同,禾草—嵩草以及嵩草群落主要以禾本科、莎草科为主,而杂类草主要以铁棒锤、黄帚橐吾和细叶亚菊等毒杂草为主。群落盖度、高度和生物量也有差异,群落高度表现为杂类草群落>嵩草群落>禾草—嵩草群落,群落盖度表现为禾草—嵩草群落>嵩草群落>杂类草群落,而草地群落地上生物量为禾草—嵩草群落>杂类草群落>嵩草群落(表 1)。

表 1 样地自然和植被状况

群落类型	海拔 (m)	地理位置	高度 (cm)	盖度 (%)	生物量 (g/m <sup>2</sup> )	主要物种
禾草—嵩草	3 769	34°27.65′ N; 100°12.59′ E	9.6	89.1	258.3	小嵩草( <i>K. pygmaea</i> )、矮嵩草( <i>K. Humilis</i> )、垂穗披碱草( <i>Elymus nutans</i> )、针茅( <i>Stipa capillata</i> )、早熟禾( <i>Poa annua</i> )、异针茅( <i>S. aliena</i> )和青海风毛菊( <i>Saussurea katochaete</i> )等。
嵩草	3 751	34°28.19′ N; 100°28.06′ E	10.3	76.3	182.5	早熟禾、垂穗披碱草、针茅、黄帚橐吾( <i>Ligularia virgaurea</i> )、乳白香青( <i>Anaphalis lactea</i> )、小嵩草、矮嵩草等。
杂类	3 740	34°27.86′ N; 100°12.63′ E	13.5	51.4	221.3	铁棒锤( <i>Aconitum pendulum</i> )、黄帚橐吾、早熟禾、细叶亚菊( <i>Ajania tenuifolia</i> )、露蕊乌头( <i>A. gymnadrum</i> )、小嵩草、狼毒大戟( <i>Euphorbia fischeriana</i> )、矮嵩草等。

**2.2 生物量分配** 不同样地间短穗兔耳草生物量在各无性系构件的投资见图 1、2。对基株和分株根生物量投资,3 个群落间没有差异( $P>0.05$ ),基株叶片和根茎的生物量投资在 3 个群落间的差异达到显著水平( $P<0.05$ ),基株根生物量投资在禾草—嵩草群落最大,在杂类草群落最小,但对基株叶片生物量投资呈现出相反的趋势。对分株叶片和分株的生物量投资在杂类草群落最高,显著高于其他 2 个草地群落( $P<0.05$ ),其他 2 个草地群落差异不显著

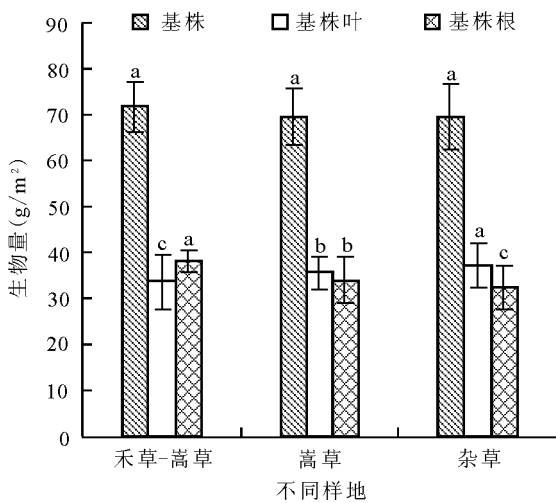


图 1 短穗兔耳草无性系(基株、基株叶和根)生物量在不同样地间投资

注:不同小写字母表示同指标不同样地间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

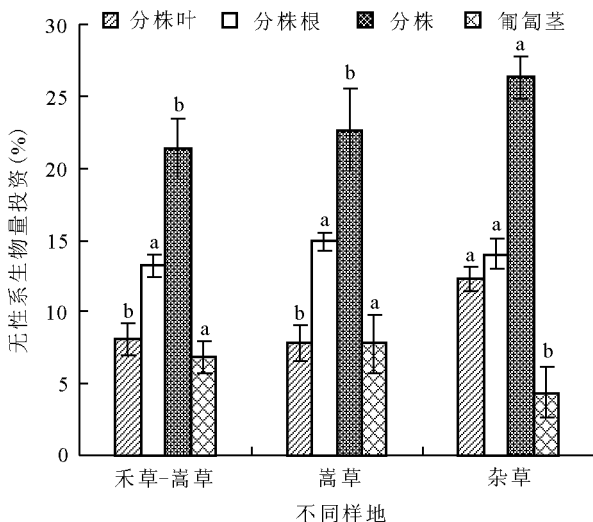


图 2 短穗兔耳草无性系(分株、匍匐茎、分株叶和根)生物量在不同样地间投资

( $P>0.05$ )。对匍匐茎生物量投资在嵩草群落最高,杂类草群落最低,禾草—嵩草群落和杂类草群落差异不显著( $P>0.05$ )。

### 3 讨论与结论

植物可塑性是适应异质性资源生境的重要对策之一,体现在形态和生物量分配格局等方面<sup>[22-23]</sup>。克隆植物通过生物量投资的可塑性有选择性的调节匍匐茎长度和粗度,选择放置克隆分枝,以缓解生长和繁殖季时空资源对其不利影响<sup>[7]</sup>。据报道<sup>[24]</sup>,七瓣莲(*Trientalis europaea*)的总生物量在根状茎中的投资,随土壤氮含量增加也有增加的趋势;植物在富养生境中生长量更高,具有更大叶面积,从而减少对根系资源分配<sup>[25]</sup>;绢毛匍匐委陵菜匍匐茎生物量在小尺度空间上与土壤有效磷含量的空间格局呈显著正相关<sup>[26]</sup>。土壤养分资源及气候等均对克隆植物基株分布和生物量分配有不同程度影响,而克隆植物也可通过其生物量分配格局可塑性响应等一系列对策来应对异质性资源环境。

生物量分配格局可塑性有着重要的生态适应意义<sup>[7]</sup>,植物的能量分配格局反映了植物在生长发育过程中对环境的响应和能量分配对策<sup>[27]</sup>。本研究发现,短穗兔耳草无性系的生物量投资对土壤养分发生可塑性响应,呈现出在养分资源中等条件下,基株产生匍匐茎最多,匍匐茎获得生物量分配比例最高;而在土壤资源养分丰富和贫瘠样地,植株对匍匐茎的生物量投资较低,产生匍匐茎数目也较少,在土壤养分丰富样地,甚至没有调查到产生 3、4 条匍匐茎的基株。张淑敏等<sup>[8]</sup>和董鸣等<sup>[13]</sup>分别就绢毛匍匐委陵菜和蛇莓的研究表明,中等资源的养分条件下植株对匍匐茎生物量的投资最高,这与本研究结果一致。这说明,匍匐茎在养分中等条件下获取生物量投资增加,可使其能储存更多能量以形成新的无性系分株,或传输给分株以让克隆植物占据更多资源。作为克隆植物“觅食行为”表现形式的一种,匍匐茎生物量对土壤养分资源的可塑性是克隆植物获得资源、适应异质性生境的重要对策之一。

短穗兔耳草的其他无性系构件生物量分配对土壤养分也产生可塑性响应。随着土壤养分的减少,基株根获取植物生物量投资比例也在相应减少,而对基株叶片和分株叶片的投资却有增加趋势。克隆

植物通常具有多个资源吸收结构,这些结构具有吸收必须资源的能力,在资源水平不同的生境中可凭借任一结构从资源丰富的小生境吸收资源,再传输给小生境以外其他克隆无性系以达到资源共享<sup>[24,28-29]</sup>。有研究<sup>[7,30]</sup>显示,植物可通过增加低养生境中根系的投资来提高获取限制性资源的能力,但本研究中短穗兔耳草在养分资源贫瘠的生境中减少对根系投资,之所以出现不同,可能和试验条件有关,在温室中光不是制约条件,而在自然条件下,叶片作为主要光资源获取结构,在土壤养分资源贫瘠时,植物也能增加对其投资的增加来获得资源。短穗兔耳草生物量分配格局是其对不同养分资源条件的响应,也进一步验证了克隆植物通过生物量分配格局的可塑性来达到在异质性生境中获取有效资源的能力<sup>[7,12-13]</sup>。高寒草甸退化往往伴随着草地土壤养分资源库的衰退,短穗兔耳草生物量分配格局对土壤养分资源的响应,是其对高寒草甸退化导致的资源和生境差异的积极响应,也是对资源利用达到的最合理状态,是一种主动选择适应的结果<sup>[14]</sup>。

## 参考文献

- [1] 曹鑫,辜智慧,陈晋,等.基于遥感的草原退化人为因素影响趋势分析[J].植物生态学报,2006,30(2):268-277.
- [2] 周华坤,赵新全,周立,等.青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J].草业学报,2005,14(3):31-40.
- [3] 罗学刚,董鸣.匍匐茎草本蛇莓克隆构型对不同海拔的可塑性反应[J].应用生态学报,2002,13(4):399-402.
- [4] Stuefer J F, Huber H. The role of stolen internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina* [J]. Ecology Letters, 1999, 2(3): 135-139.
- [5] Macdonald S E, Chinnappa C C. Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex [J]. American Journal of Botany, 1989, 76: 1627-1637.
- [6] 王静,杨持,王铁娟.放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化[J].应用生态学报,2005,16(12):2316-2320.
- [7] 单保庆,杜国祯,刘振恒.不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄帚囊吾的克隆生长[J].植物生态学报,2000,24(1):46-51.
- [8] 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[J].植物生态学报,2007,31(4):652-657.
- [9] Cain M L. Consequences of foraging in clonal plant species [J]. Ecology, 1994, 75: 933-944.
- [10] 张大勇.植物生活史进化与繁殖生态学[M].北京:科学出版社,2004:1-95.
- [11] 于飞海,董鸣,张称意,等.匍匐茎草本金戴戴对基质盐分含量的表型可塑性[J].植物生态学报,2002,26(2):140-148.
- [12] King D A. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings [J]. Function Ecology, 2003, 17: 482-488.
- [13] 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[J].植物学报,2000,42:518-522.
- [14] 李红丽,智颖飙,雷光春,等.不同水位梯度下克隆植物大米草的生长繁殖特性和生物量分配格局[J].生态学报,2009,29(7):3526-3531.
- [15] 周华坤,韩发,周立,等.青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J].草业学报,2000,14(3):31-40.
- [16] 郭本兆.青海经济植物志[M].西宁:青海人民出版社,1987.
- [17] 周华坤,赵亮,赵新全.短穗兔耳草的克隆生长特性[J].草业科学,2006,23(12):60-64.
- [18] 淮虎银,魏万红,张懿铨.短穗兔耳草基株大小对其克隆生长特征的影响[J].生态科学,2006,25(4):294-298.
- [19] 淮虎银,魏万红,张懿铨,等.不同海拔高度短穗兔耳草克隆生长和克隆繁殖的特征[J].应用与环境生物学报,2005,11(1):18-22.
- [20] 周华坤,韩发,周立,等.高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特征的影响[J].生态学杂志,2006,25(8):873-879.
- [21] 孙涛,王彦龙,施建军,等.短穗兔耳草克隆生长对高寒草甸土壤营养库衰退的响应[J].中国草地学报,2010,32(2):47-53.
- [22] 柴永青,曹致中,蔡卓山.肃北地区裸木荒漠群落构成特征及物种多样性研究[J].草业学报,2010,19(1):21-27.
- [23] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. Journal of Ecology, 1987, 75 (1): 95-112.

- [24] Dong M, Dearing H, Werger M J A. Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb *Tridentaria europaea* L[J]. *Plant Ecology*, 1997, 131:233-239.
- [25] Urbas P, Zobel K. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light [J]. *Acta Oecologica*, 2000, 21: 139-147.
- [26] 梁士楚, 张淑敏, 于飞海, 等. 绢毛匍匐委陵菜与土壤有效磷的小尺度空间相关分析[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 613-618.
- [27] 赵磊, 智颖飙, 李红丽, 等. 初始克隆分株数对大米草表型可塑性及生物量分配的影响[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 607-612.
- [28] Arpet P. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis* [J]. *Oecologia*, 1986, 70, 227-233.
- [29] 巩明明, 苏雪, 孙坤. 青藏高原特有植物块茎堇菜地上地下结果性及其散布机制[J]. *草业科学*, 2009, 26(4): 16-19.
- [30] Wilson A M, Thompson K A. comparative study of reproductive allocation in 40 British grasses [J]. *Functional Ecology*, 1989, 3: 297-302.

### Responses of biomass allocation of *Lagotis brachystachya* to degradation of soil nutrition bank in alpine meadow

SUN Tao<sup>1</sup>, DENG Bin<sup>2</sup>, LIU Zhi-yun<sup>2</sup>, SHANG Zhan-huan<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, School of Life Sciences, Lanzhou University, Gansu Lanzhou 730000, China;

2. International Centre for Tibetan Plateau Ecosystem Management, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Gansu Lanzhou 730020, China)

**Abstract:** In order to understand responses of biomass allocation of *Lagotis brachystachya* to degradation of soil nutrition bank in high-cold meadow, three plots with differences in nutritional composition of soil and in vegetable community characteristics caused by different utilizing methods of grassland were selected to investigate the biomass allocation of *L. brachystachya* in clonal plants in the source region of the Yangtze and Yellow Rivers. The results indicated that the biomass allocation of *L. brachystachya* to each clonal component was affected by soil nutrient resource heterogeneity obviously. *L. brachystachya* allocated more biomass to the roots of genet, while less biomass was gained in the leaves of genet and ramet under richer soil nutritional resource. The contrary trend was found under poorer soil nutrient resource. However, under moderate soil nutrient resource level, *L. brachystachya* tended to allocate the highest biomass to stolons, but the lowest in both richer and poorer soil nutrient condition. The pattern of biomass allocation varied with the change of soil nutrient resource, which was one of the ecological strategies that clonal plants exploited soil resource heterogeneous distribution effectively.

**Key words:** alpine meadow; *Lagotis brachystachya*; nutrient resource; plasticity; biomass investment