第 26 卷 第 1 期 草 地 学 报 2018 年 1 月
Vol. 26 No. 1 ACTA AGRESTIA SINICA Jan. 2018

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2018.01.017

两种养分水平条件下结缕草分株生根比例变化对克隆生长的影响

贠小涛[1]，周立新[3]，李德志[1,2*]，耿 松[1]，陈青青[1]，王明祖[1]，欧阳义[1]，
黄瑶瑶[1]，樊治华[1]，刘炎平[1]，姚艺飞[1]

(1. 华东师范大学生态与环境科学学院，上海 200241；2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室，上海 200241；
3. 吉林省长春市绿化管理处，吉林 长春市 130000)

摘要：以匍匐茎型克隆植物结缕草为研究对象，探讨其在不同土壤养分水平条件下，克隆分株生根比例变化对克隆生长的影响。实验设置高、低两种养分水平，以及 0%，25%，50%，75% 和 100% 五种克隆分株生根比例。结果表明：在不同养分水平条件下，结缕草分株生根比例变化对克隆植株整体生长影响程度不同。在养分水平较高时，分株生根比例变化对克隆植株总生物量影响显著，而在养分水平较低时，影响则不显著；无论在何种养分水平条件下，分株生根比例变化对克隆植株根生物量都有显著影响。克隆植株上 75% 分株生根时，具有最大的根生物量。分株生根比例变化影响了克隆植株的生长策略，并显著改变克隆植株的生物量分配格局。分株生根比例较低(0%和 25%)的克隆植株根冠比较小，且匍匐茎生物量显著增加。整体来看，结缕草克隆植株的生长状况在高养分水平条件下明显好于在低养分水平条件下。

关键词：结缕草；克隆整合；生根比例；生物量分配

中图分类号：S543.9 **文献标识码**：A **文章编号**：1007-0435(2018)01-0142-10

The Impacts of Rooting Proportions of Ramets of *Zoysia japonica* on Its Clonal Growth Under Two Nutrition Levels

YUN Xiao-tao[1], ZHOU Li-xin[3], LI De-zhi[1,2*], GENG Song[1], CHEN Qing-qing[1], WANG Ming-zu[1], OUYANG Yi[1], HUANG Yao-yao[1], FAN Zhi-hua[1], LIU Yan-ping[1], YAO Yi-fei[1]

(1. School of Ecological and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China;
2. Shanghai Key Lab for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, Shanghai 200241, China;
3. Department of Greening Management, Changchun, Jilin Provience 130000, China)

Abstract: Taking the stoloniferous clonal plant *Zoysia japonica* as research object, the impacts of rooting proportions of ramets on its clonal growth under two nutrition levels were studied. Five types of rooting proportion of ramets within the clones were designed in the experiment. The results showed that the differences in rooting proportions of ramets within the clones affected the clonal growth of *Zoysia japonica* to different degrees. In the habitats with high nutrient levels, the biomass of *Z. japonica* clones was significantly affected by changing the rooting proportions of ramets within the clones, whereas in habitats with low nutrient levels, the biomass of *Z. japonica* clones was not significantly affected. The changes of rooting proportions of ramets within the clones significantly affected the biomass of roots of the clones, no matter under what nutrient levels of habitats. The clones with 75% rooting proportions of ramets showed the maximum biomass of root. The changes of rooting proportion of ramets within the clones affected the growth strategy of *Z. japonica* and the allocation of biomass significantly. The clones with lower rooting proportions of ramets (0% and 25%) showed smaller R/S ratio, and the stolon biomass increased significantly. Overall, *Z. japonica* clones in high nutrition habitats grew better than those in low nutrition habitats.

收稿日期：2017-02-09；**修回日期**：2018-03-19
基金项目：国家重点研发计划项目(2017YFC0506000，2016YFC0503100)；国家自然科学基金项目(31370435，31570373)资助
作者简介：贠小涛(1990-)，男，山东青岛人，硕士研究生，主要从事克隆植物生态学研究，E-mail：yunhutao@163.com；* 通信作者 Author for correspondence，Email：dzli@des.ecnu.edu.cn

Key words：*Zoysia japonica*；Clonal integration；Rooting ramet Proportion；Biomass allocation

克隆植物是指在自然条件下能够通过营养生长自发产生与亲代遗传结构相同的新“个体”的植物[1-2]。凭借克隆整合作用，分株间可以进行资源的传递与共享[3]，并且幼小分株可以获得有效支持，使其能够顺利度过脆弱期，或在不利条件下也能成功生存、生长和生殖。

根作为植物重要的营养器官，通过吸收土壤水分与无机盐来支持植物的生长。非克隆植物的根系具有唯一性，因此根缺失的直接后果必然是植物的死亡。而克隆植物具有一系列分株，其生长所需的水分与矿质营养可以通过系列分株的根系来吸收。同时，由于克隆整合作用的存在，可以实现不同分株间的资源共享，从而当某些分株不具备生根条件时或个别分株根系缺失时，克隆植株也可以维持生存。

在自然条件下，克隆植株上常常有不同比例的分株难以生根，那么，克隆植株的系列分株生根比例不同是否对克隆植物整体生长会产生影响、生根分株与不生根分株间存在怎样的协调关系、克隆整合机制在此过程中发挥怎样的作用、怎样的分株生根比例不会影响克隆植株整体的生长表现等诸如此类的生态学问题，非常值得探究。相关研究结果有助于揭示克隆植物分株间的合作策略以及对复杂生境的适应机制。

基于此，本研究以匍匐茎型克隆植物结缕草为研究材料，通过实验精确控制生境养分水平条件以及设置克隆植株系列分株的不同生根比例，据此分析分株生根比例变化对结缕草克隆生长特征的影响，并探究可能的生理生态学原因。

1　材料与方法

1.1　实验材料

实验材料结缕草（*Zoysia japonica* Steud）是禾本科画眉草亚科的多年生匍匐茎型克隆植物。结缕草的形态结构由须根系、匍匐茎、复合节和分蘖叶等几个部分组成。结缕草匍匐茎的基本组成单位是复合节间。它由一个伸长节间和一对缩短节间所组成[2]。在两个缩短节间的基部，分别着生两个被称为 A 和 B 的分蘖或分株。主匍匐茎不断向前生长，在生境内资源丰富的情况下，A 和 B 分株也可以进一步发育形成次级分枝，从而实现侧向扩展。

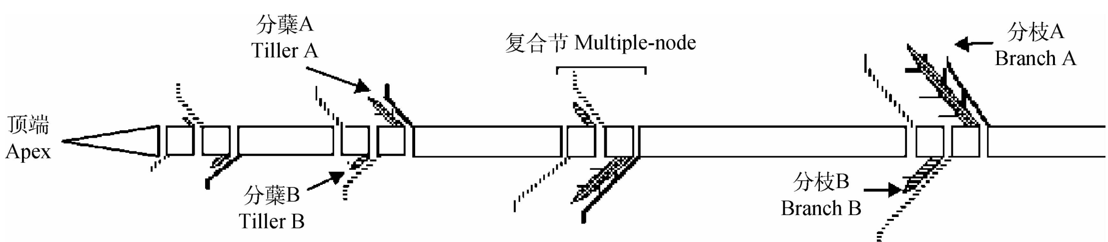

图 1　结缕草植株的典型形态结构示意图[2]

Fig. 1　The morphological structure of *Zoysia japonica* stolon[2]

1.2　实验设计

实验中所选用的结缕草分株形态大小基本一致，且均取自事先培养的单个克隆植株，从而保证了每个初始分株具有相同的遗传结构。各初始分株分别种植在装满细沙的直径为 2.5 cm、高 15 cm 的大试管中。细沙在使用前已经过淘洗、杀菌、烘干处理。将各个实验植株放在培养箱内培养，培养箱设定条件为昼夜各 12 h，昼夜温度分别为 28℃ 和 20℃。

对于实验中的克隆植株，分别设置 5 种不同的分株生根比例，即 0%，25%，50%，75%和 100%的克隆分株生根，其余不生根。克隆植株的分株生根比例是通过在克隆植株的复合节下放置装满细沙的试管的数量来调控的。实验中的每个结缕草克隆植株均控制生长到 24 个复合节为止（母分株除外）。当实验植株的生根分株数以均匀间隔的方式，分别控制在 0，6，12，18 和 24 个分株时，就形成了本实验中的 0%，25%，50%，75%和 100%分株生根的 5 个实验处理。对处于每个实验处理中的试管，在装满细沙后，分别定期滴入高、低两个浓度的营养液（标准霍格兰营养液和稀释 10 倍后的霍格兰营养液），从而形成高、低两个养分水平。具体方法是：在大试

管中，装入细沙，每隔 1 天，向其中滴加 6 ml 指定浓度的营养液，而在平常时间，则滴加等量的实验用蒸馏水。在两个营养液浓度水平条件下，每个实验处理各设置 3 个重复。实验时间从 2015 年 2 月持续到 2015 年 7 月。

1.3 数据分析

实验结束后，将生长于大试管内的分株根系取出，清洗并获取每个克隆植株。把整个克隆植株放在 80℃烘箱内，烘至恒重。用电子天平称出每个克隆植株各部分干重。采用分析软件 R 3.2.0 进行单因素和双因素方差分析，并进行多重比较，用 Origin 8.0 作图。

相关数据指标及其计算方法：

(1)克隆植株上 A、B 分株数量及生物量、克隆植株总生物量

(2)单位长度匍匐茎生物量($g \cdot cm^{-1}$)＝节间匍匐茎生物量/节间匍匐茎长度

(3)比节间长度($cm \cdot g^{-1}$)＝节间匍匐茎长度/匍匐茎生物量

(4)分株平均根生物量(g)＝克隆植株所有生根分株的根生物量之和/24

(5)根冠比 R/S＝(根生物量/地上部分生物量)×100％

2 结果与分析

2.1 两种养分水平条件下分株生根比例变化对结缕草克隆植株 A 分株生物量、B 分株数量和生物量以及总生物量的影响

由于不同处理的结缕草克隆植株的 A 分株数相同(＝复合节数)，因此，本文仅分析各克隆植株上 A 分株生物量的差异。在高养分水平条件下，各处理克隆植株的 A 分株生物量之间关系为：50％分株生根比例＞75％分株生根比例＞100％分株生根比例＞25％分株生根比例＞0％分株生根比例。除 0％分株生根比例外，其余生根比例的克隆植株的 A 分株生物量间无显著差异；在低养分水平条件下，分株生根比例对 A 分株生物量无显著影响(图 2A)。除 0％分株生根比例外，处于高养分水平的克隆植株的 A 分株生物量显著高于低养分水平。

在两种养分水平条件下，克隆植株的 B 分株数随分株生根比例增加，总体呈现增长趋势。分株生根比例越大，其相应的 B 分株数也越多。但在高养分水平条件下，75％分株生根处理的克隆植株 B 分株数最多(19.5 个)，比 100％分株生根比例处理的克隆植株 B 分株数多 2 株，且是 50％分株生根比例处理的克隆植株的 B 分株数的 4 倍，是 25％分株生根比例处理的克隆植株的 B 分株数的 5 倍。在低养分水平条件下，100％分株生根比例处理的克隆植株 B 分株数最多(9 个)，0％分株生根比例处理的克隆植株无 B 分株，50％分株生根比例处理的克隆植株，仅 4.5 个 B 分株(平均数)，比 75％分株生根比例处理的克隆植株多 2 个，是 25％分株生根比例处理的克隆植株 B 分株数的 9 倍。但不论在何种养分水平条件下，不同分株生根比例处理的克隆植株的 B 分株数之间都有显著差异(图 2B)。在分株生根比例相同且分株生根比例较高条件下，处于高养分水平的克隆植株 B 分株数显著高于低养分水平条件下。

在高养分水平条件下，具有较高分株生根比例的克隆植株，其 B 分株生物量也较大，具体表现为：100％分株生根比例＞75％分株生根比例＞50％分株生根比例＞25％分株生根比例＞0％分株生根比例。在低养分水平条件下，100％分株生根比例处理的克隆植株的 B 分株生物量最大，其次为 50％分株生根比例，75％分株生根比例和 25％分株生根比例。0％分株生根比例处理的克隆植株 B 分株生物量为 0。在高养分水平条件下，分株生根比例变化对 B 分株生物量有显著影响，并且当分株生根比例大于等于 50％时，其与低养分水平克隆植株的分株生根比例处理间有显著差异。在 50％，75％，100％分株生根比例条件下，高养分水平的克隆植株的 B 分株生物量显著大于低养分水平克隆植株的 B 分株生物量(图 2C)。

具有高养分水平的克隆植株的总生物量显著大于低养分水平的克隆植株的总生物量(但 0％分株生根比例的克隆植株除外)，并且在高养分水平条件下，分株生根比例对克隆植株总生物量有显著影响，但低养分水平条件下各分株生根比例处理的克隆植株总生物量间无显著差异(图 2D)。在高养分水平条件下，50％分株生根比例处理的克隆植株总生物量最大，为 6.41 g，但与其余分株生根比例处理的克隆植株相比无显著差异。同时，在高养分水平条件下，0％分株生根比例的克隆植株的总生物量大于低养分水平条件下任何一种分株生根比例的克隆植株的总生物量，甚至大于 100％分株生根比例的克隆

植株总生物量(图 2D)。这说明高养分水平对结缕草克隆植株生长具有明显促进作用。

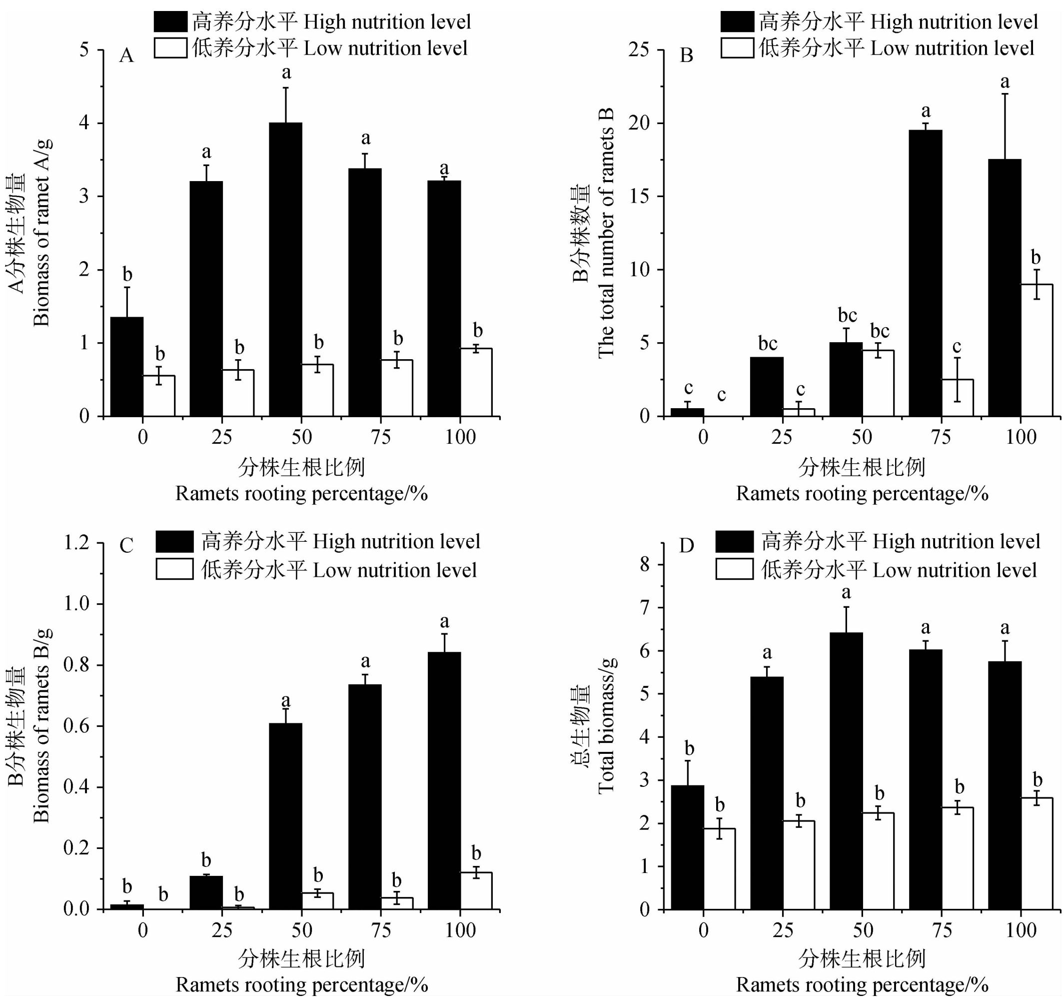

图 2　五种分株生根比例和两种养分水平条件下结缕草 A 分株生物量(A),B 分株数量(B),B 分株生物量(C),总生物量(D)

Fig. 2　The total biomass of ramets A(A), number of ramets B(B) and total biomass of ramets B (C), total biomass (D) of *Zoysia japonica* in 5 types of ramets rooting proportions and 2 nutrition levels

注:不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05),下同

Note: Different lowercase letters indicate a significant difference at the 0.05 level among treatments, the same as below

2.2　两种养分水平条件下分株生根比例变化对结缕草克隆植株根生物量及平均根生物量的影响

在不同分株生根比例处理之间,总根生物量差异显著,75%的分株生根比例的克隆植株总根生物量最大。在高养分水平条件下,100%分株生根的克隆植株的总根生物量为 0.94 g,分别是 0%,25%,50%,75%分株生根比例的克隆植株的总根生物量的 8.9 倍、1.6 倍、1.1 倍和 0.9 倍;在低养分水平条件下,100%分株生根的克隆植株的总根生物量为 0.81 g,分别是 0%,25%,50%,75%分株生根比例的克隆植株的根生物量的 11.86倍、1.45 倍、1.08 倍、0.91 倍。可知,除了 0%分株生根的克隆植株外,其余分株生根比例的克隆植株的总根量差别不大。特别在 50%,75%,100%分株生根比例的克隆植株之间,各组的总根量无显著差异,但与 0%,25%分株生根比例的克隆植株相比,75%分株生根比例的克隆植株的总根量显著提高。

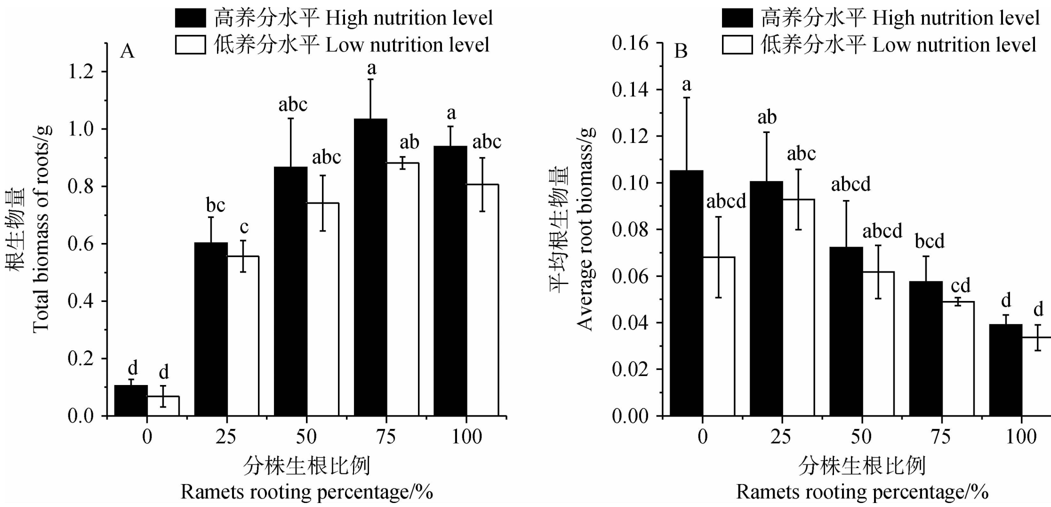

图 3 五种分株生根比例和两种养分水平条件下结缕草根生物量(A),平均根生物量(B)

Fig. 3 The total biomass of roots (A) and average root biomass (B) of *Zoysia japonica* in conditions of 5 types of ramets rooting proportions and 2 nutrition levels

在分株平均根生物量方面,分株生根比例越大,其分株平均根生物量越小(图 3B)。克隆植株上分株生根比例不同可以导致分株平均根生物量差异显著(图 3B)。与 100%分株生根的克隆植株相比,0%和 25%分株生根比例的克隆植株分株平均根生物量显著提高。总体来看,高养分水平条件下的克隆植株的总根生物量及分株平均根生物量都大于低养分水平条件下的克隆植株。

2.3 在两种养分水平条件下分株生根比例变化对结缕草克隆植株匍匐茎长度及生物量、单位长度匍匐茎生物量、比节间长的影响

结缕草克隆植株的匍匐茎长度在高养分水平和不同分株生根比例处理条件下差异显著,25%分株生根比例条件下的匍匐茎长度显著高于其余分株生根比例的克隆植株,其余各组相互之间差异不显著。其他处理的匍匐茎长度顺序为:100%分株生根比例>50%分株生根比例>0%分株生根比例。在低养分水平条件下,各分株生根比例的匍匐茎总长度间差异不显著。除 50%分株生根处理外,其余各组高养分水平的克隆植株的匍匐茎长度都显著大于低养分水平的匍匐茎长度(图 4A)。

由图 4B 可知,各处理的克隆植株匍匐茎生物量变化总趋势是随着分株生根比例增加而不断降低。在高养分水平条件下,匍匐茎生物量在各处理间的关系是:25%分株生根比例>0%分株生根比例>50%分株生根比例>75%分株生根比例>100%分株生根比例。0%和 25%分株生根比例条件下的匍匐茎生物量与 50%、75%和 100%分株生根比例条件下的匍匐茎生物量之间有显著差异。在低养分水平条件下,0%分株生根比例处理的克隆植株的匍匐茎生物量最大,且与其余分株生根比例处理的克隆植株匍匐茎生物量差异显著,但其余分株生根比例处理的克隆植株匍匐茎生物量相互间无显著差异。

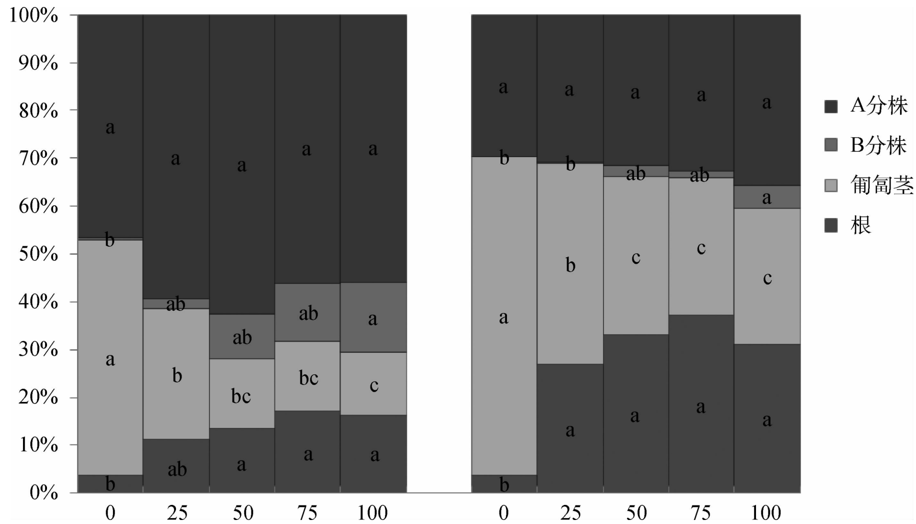

图 4　五种分株生根比例和两种养分水平条件下结缕草匍匐茎总长度(A)，匍匐茎总生物量(B)，单位长度匍匐茎生物量(C)，比节间长(D)

Fig. 4　The total stolon length(A), total biomass of stolons (B), stolon biomass of unit length (C) and stolon length of unit biomass (D) of *Zoysia japonica* in condition of 5 types of ramets rooting proportions and 2 nutrition levels

在两种养分水平条件下，单位长度匍匐茎生物量都随分株生根比例增加而降低。分株生根比例对克隆植株单位长度匍匐茎生物量有显著影响。0%和 25%分株生根比例处理显著增加单位长度匍匐茎生物量。25%分株生根比例处理的克隆植株单位长度匍匐茎生物量在高养分水平条件显著大于低养分水平，而其余各生根比例处理的克隆植株单位长度匍匐茎生物量在两种养分水平之间无显著差异(图 4C)。

匍匐茎的长度与相应的生物量之比，即比节间长度，可以反映匍匐茎的伸长效率。比节间长度越大，其伸长效率越高。在图 4D 中，两种养分水平条件下，克隆植株的分株生根比例越大，比节间长也越大，分株生根比例对比节间长度有显著影响。25%分株生根比例的克隆植株比节间长度在高养分水平条件下显著小于低养分水平。除 25%分株生根比例外，养分水平对克隆植株比节间长并无显著影响。

2.4　两种养分水平条件下分株生根比例变化对克隆植株地上部分生物量及根冠比的影响

在低养分水平条件下，结缕草克隆植株地上部分生物量随分株生根比例变化未呈现显著差异。克隆植株地上部分生物量在高养分水平条件下显著大于低养分水平条件下，但除 0%分株生根比例外，其他分株生根比例的克隆植株地上部分生物量间无显著差异(图 5A)。在高养分水平条件下的 5 种分株生根比例中，50%分株生根比例的克隆植株地上部分生物量最大。

在高养分水平条件下，75%分株生根比例的克隆植株在所有各处理的植株中根冠比最大(图 5B)。除 0%分株生根比例外，其他分株生根比例的克隆植株的根冠比间无显著差异。在低养分水平条件下，克隆植株根冠比的顺序为：75%分株生根比例>50%分株生根比例>100%分株生根比例>25%分株生根比例>0%分株生根比例。除 0%分株生根比例外，克隆植株的根冠比在低养分水平条件下显著大于高养分水平。降低养分水平显著提高了克隆植株的根冠比。

2.5　两种养分水平条件下分株生根比例变化对结缕草克隆植株生物量分配的影响

由图 6 可以看出，在高养分水平条件下，各分株生根比例的克隆植株的 A 分株生物量均占总生物量的 50%左右，B 分株生物量分配随分株生根比例增大而逐渐增加，匍匐茎生物量分配则逐渐降低。根生物量只占总生物量的 10%左右。75%分株生根比例的克隆植株根生物量最大。在低养分水平条件下，各分株生根比例处理的克隆植株的 A 分株生物量分配比例基本相似，均占总生物量的 30%左右，而匍匐茎生物量分配则随分株生根比例增大呈逐渐降低趋势。低养分水平条件下克隆植株根生物量分配变化趋势和高养分水平条件下趋势相似，但根生物量占总生物量比例要大于高养分水平条件

下。在所有各分株生根比例处理的克隆植株中，高养分水平条件下，克隆植株的A分株生物量分配均大于低养分水平，且除B分株生物量分配外，其余各部分生物量分配皆低于低养分水平。

在0%分株生根比例条件下，克隆植株主要进行地上部分生长，且在地上部分中，匍匐茎生物量占较大比例。无论在何种生根比例条件下，在高养分水平条件下的地上部分生物量都显著大于地下部分根生物量，而在低养分水平条件下，以及较高分株生根比例（如50%，75%，100%分株生根比例）条件下，地上生物量和地下部分根生物量间的大小关系表现并不明显。

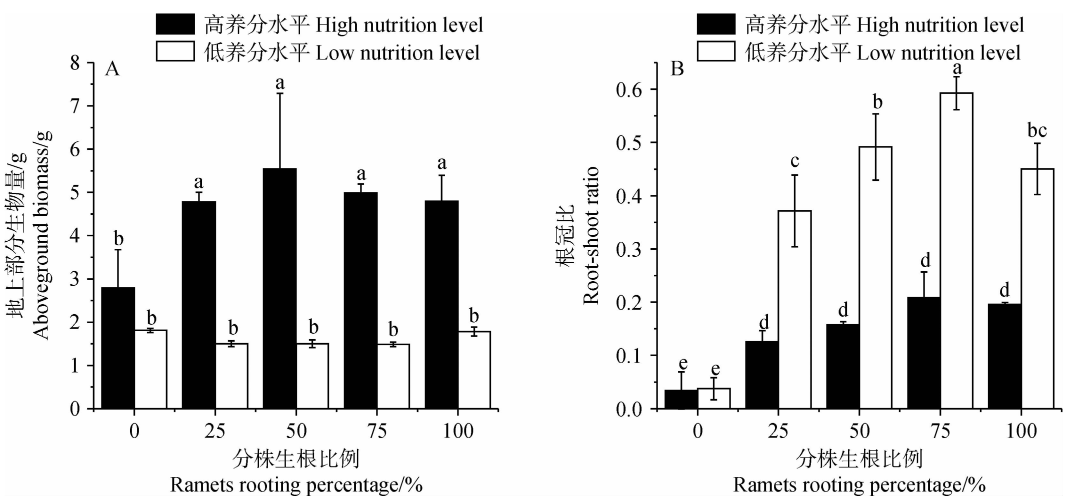

图5 五种分株生根比例和两种养分水平条件下结缕草地上部分生物量(A)，克隆植株根冠比(B)

Fig. 5 The aboveground biomass (A) and root-shoot ratio (B) of *Zoysia japonica* in conditions of 5 types of ramets rooting proportions and 2 nutrition levels

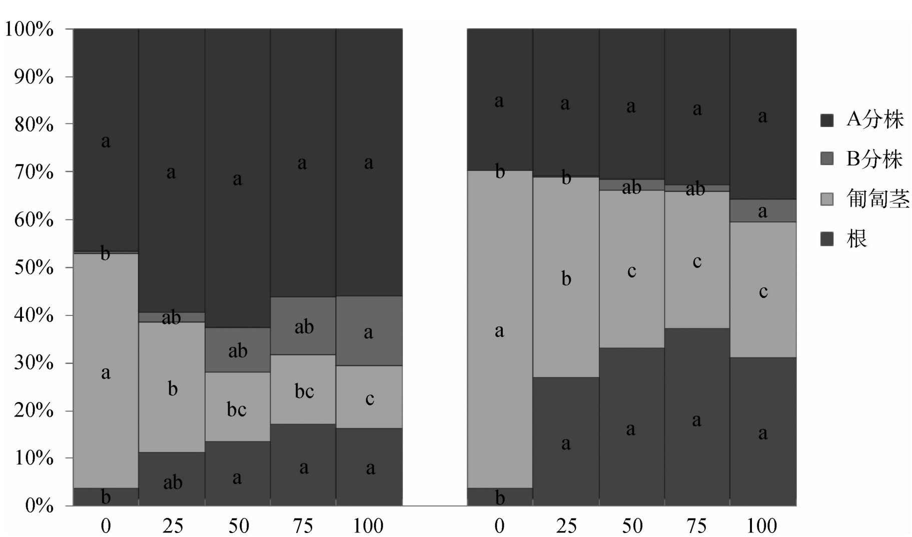

图6 5种分株生根比例处理和2种养分水平条件下结缕草克隆植株生物量分配

Fig. 6 The biomass allocation of *Zoysia japonica* on in conditions of 5 types of ramet rooting proportions and 2 nutrition levels

2.6 养分水平和分株生根比例对结缕草克隆生长的双因素方差分析

养分水平和分株生根比例两种因素均可能对结缕草克隆生长产生影响，双因素方差分析结果见表1。

由表1可知，生根比例对匍匐茎总长度和克隆植株根长以外的其他形态指标均有显著影响（$P<0.05$）；根生物量和单位长度匍匐茎生物量、比节间长度及根长受养分水平的影响较小，而其余形态指标受养分水平影响较大（$P<0.05$）。A分株生物量、B分株数量、单位长度匍匐茎生物量、比节间长度和根冠比受到两种交互因素的显著影响（$P<0.05$）。匍匐茎总长度仅受到养分水平的显著影响，而A分株生物量、B分株数量、根冠比受到三者的显著影响。在分株生

根比例和养分水平两种影响因素中,分株生根比例比养分水平对克隆生长影响更大。

表1　分株生根比例和养分水平对结缕草克隆植株生长影响的双因素方差分析

Table 1　Two-way ANOVA for the effects of ramets rooting proportions and nutrition levels on the clonal growth characteristics of *Zoysia japonica*

形态指标	生根比例	营养水平	生根比例×营养水平
总生物量	4.822*	86.845***	2.755ns
A分株生物量	5.453*	124.978***	4.025*
B分株生物量	4.523*	22.516***	2.924ns
根生物量	29.153***	2.516ns	0.214ns
平均根生物量	28.248***	5.890*	0.076ns
匍匐茎总长度	3.117ns	48.798***	1.247ns
匍匐茎总生物量	17.713***	17.510**	3.142ns
根冠比	51.26***	196.38***	14.09***
单位长度匍匐茎生物量	45.001***	0.035ns	3.695*
比节间长	27.066***	0.179ns	2.939*

注:* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; ns $P>0.05$

Note: * indicates a significant difference at the 0.05 level; ** indicates a significant difference at the 0.5 level; *** indicates a significant difference at the 0.001 level; ns indicates no significant difference

3　讨论

在两种养分水平条件下,结缕草A分株生物量均占克隆植株总生物量的较大比例,且在各分株生根比例处理的克隆植株中,A分株生物量比例都未发生显著变化,这与结缕草植株独特的形态学结构特点以及A分株优先发育的特性有密切关系。在本研究中,处于高养分水平条件下的克隆植株B分株数量及生物量在各分株生根比例处理中都大于低养分水平,这是由于生境中较高养分条件除了满足A分株生长发育外,还有较多资源提供给B分株。在相同养分水平条件下,分株生根比例较高的克隆植株(吸收资源能力较强)也具有较大的B分株数量及生物量。

在高养分水平条件下,除0%分株生根比例外,其余分株生根比例未对克隆植株总生物量产生显著影响。随着分株生根比例增大,除0%分株生根比例外的其他分株生根比例的克隆植株的A分株生物量间无显著差异,B分株生物量和根生物量(图3A)则呈现增加趋势,只有匍匐茎生物量显著减小(图4B)。经过推算可知,匍匐茎生物量的减小基本抵消了B分株及根生物量的增加,使得各克隆植株总生物量间差别很小。在分株生根比例变化的情况下,结缕草通过克隆整合作用调节生物量分配[4],使各构件之间发生可塑性变化以满足不同条件下克隆生长的不同需求,却保持了克隆植株整体的稳定性,这对于克隆植物种群的维持及在复杂生境下提高存活能力有重要意义[5]。

在低养分水平条件下,分株生根比例对克隆植株总生物量未产生显著影响,在各分株生根比例条件下,克隆植株总生物量间无显著差别。一方面,低养分水平条件下的克隆植株可能具有与高养分水平条件下的克隆植株类似的可塑性调节能力,生物量分配较为均一且变化不大;另一方面,克隆植株可能受生境养分水平所限,未能激发本身的可塑性潜能[6]。

从分株生根比例与养分水平的双因素方差分析结果可以发现,养分水平对结缕草克隆植株根生物量无显著影响,并且在对根生物量的单因素方差分析中,高养分水平并未显著提高根生物量,但分株生根比例较高的克隆植株却有较大的根生物量,即克隆植株根生物量受分株生根比例影响显著,但与生境资源水平关系不大。根的趋富专化(即分株将相对较多的生物量投向吸收较丰富资源的器官或部分[7-8])是克隆植物劳动分工的典型表现之一,而在本研究中,结缕草克隆植株根生物量在两种养分条件下具有相似的表现,这可能与实验中设置的养分水平有关,即分株所处生境的养分对比度可能未达到诱发劳动分工的阈值。这可能表明,根作为结缕草的地下营养器官,其主要作用在于吸收以及传输营养物质给地上部分,供给地上主要营养器官的生长,而其自身对资源水平的依赖程度并不明显。在两种养分水平条件下,100%分株生根的克隆植株的根总生物量小于75%分株生根的克隆植株的根总生物量。多数植物在总养分水平一致的异质生境条件下比均质生境条件下生长更佳、生物量增益更大[9-11]。本实验中,75%分株生根比例处理相当于

克隆植株在养分异质生境中生长，100%分株生根处理相当于克隆植株在养分均质生境中生长，虽然两个处理的总养分水平不一致，但75%分株生根处理的克隆植株还是获得了生物量增益。为进一步表征不同生根比例处理在克隆植株根系间的差异，本研究采用分株平均根生物量这一指标。在图3中，高养分水平条件下25%分株生根克隆植株的总生物量显著小于75%和100%分株生根比例的克隆植株，但分株平均根生物量却无显著差异。这说明结缕草克隆植株的根系生长存在一种补偿效应：在克隆植株的分株生根比例减小的情况下，结缕草会增加单个生根分株的根量，以补偿分株生根比例减小对克隆生长带来的不利影响。

对于匍匐茎型克隆植物而言，匍匐茎是克隆整合的主要通道，也是克隆植株进行空间移动的主要器官[12]。在本研究中的高养分水平条件下，不同分株生根比例对结缕草克隆植株匍匐茎长度有显著影响，而在低养分水平条件下，则无差异。两种养分条件相比，生境的较高养分条件更能促进匍匐茎的伸长生长。匍匐茎的伸长意味着会有更多的复合节及更多的克隆分株产生，这对于结缕草在自然条件下探索适宜生境、提高对生境的占据和覆盖以及扩大分株种群规模都具有积极的意义[2,12]。

在两种养分水平条件下，分株生根比例较小的克隆植株匍匐茎生物量都较大，而分株生根比例较大的克隆植株匍匐茎生物量会随分株生根比例增加逐渐减小并逐渐形成稳定的趋势。当分株生根比例较小时，克隆植株获取生境养分的位点较少，但结果是匍匐茎生物量却显著增多，这可能意味着结缕草克隆植株存在一种营养储存机制。在克隆分株较难生根的情况下，匍匐茎尽可能多储存一些营养物质使匍匐茎生物量显著增加，无疑将有利于其从容应对未知的生境条件，同时也可视为是对未来分株的一种投资，但匍匐茎生物量增加并没有导致匍匐茎长度的显著增长。至于在不同的生境条件下，多大的分株生根比例可以触发匍匐茎营养储存机制，尚有待今后进行专门研究。在低养分水平和低分株生根比例条件下，结缕草克隆植株的匍匐茎伸长生长和单位长度匍匐茎生物量的增加趋势并未减少，反而补偿性地相对增加匍匐茎生物量；而在高养分水平和高分株生根比例条件下，匍匐茎伸长生长和单位长度生物量增加趋势也并不特别明显。由此可见，匍匐茎在结缕草克隆植株生长过程中，似乎在一定程度上起到了相对保守的“平衡器”的作用，反映了匍匐茎的营养存储能力可能是相对平均的，不因生境养分水平和生根分株在克隆植株中的比例差异而发生大的改变。

比节间长度反映了匍匐茎的伸长效率。比节间长度越大，匍匐茎伸长效率也越高，相应的匍匐茎直径也越小。在5种分株生根比例条件下，不论养分水平高低，比节间长度都随生根分株比例增大而逐渐增加，这种表现在高养分水平条件下更加突出。随着分株生根比例增大，克隆植株匍匐茎具有更大的伸长效率。这与克隆植株整体获得土壤水分与养分的能力明显增大有关。当克隆植株可以获得较为充足的资源时，它会倾向于不断产生克隆分株。在此过程中，匍匐茎会不断伸长，这也是其觅食行为的体现，这对于获取更多生境资源以及整个克隆种群的存活与生长、提高基株的适合度都具有积极意义。

植物根冠比是衡量整个植株在特定生境内生长策略的常用指标[12-14]。在高养分水平条件下，分株生根比例变化对结缕草克隆植株地上部分生物量影响显著，对根冠比也有影响，但除0%分株生根比例处理外，其余分株生根比例处理组间差异并不显著。这主要是因为根生物量在除0%分株生根比例外的其他分株生根比例处理间无显著差异。但在低养分水平条件下，随分株生根比例增大，根冠比呈现明显增大趋势，且在相同分株生根比例条件下的克隆植株根冠比要显著大于高养分水平条件下克隆植株的根冠比。在各克隆植株的地上部分生物量无显著差异的情况下，根冠比在各组间差异显著，表明不同处理的克隆植株地下部分生物量的差异及其所蕴含的生长策略不同。在生境资源受限的情况下，克隆植株地上部分生物量不随各分株生根比例变化而明显变化，却转而增加对根系的生物量投资，以期获取更多的土壤养分，这反映了结缕草克隆植株“趋贫专化”的可塑性反应。这与Li等[12]的研究结果有相似之处。在低养分水平条件下，75%分株生根比例的克隆植株的根冠比最大，这与该处理的克隆植株根量最大有关。25%和50%分株生根比例的克隆植株根冠比与100%分株生根比例的克隆植株根冠比之间无显著差异，分析原因可能是：虽然这3种处理的分株生根比例差异很大，但它们的地上部分和根生物量并无显著差异，进而导致它们的根冠比间无显著差异。

研究克隆植物各构件的生物量分配格局可以较为直观地反映其在特定生境内的生长策略。在高养分水平条件下，A分株生物量在总生物量中占绝对

优势，并且在各生根比例的克隆植株的总生物量中都占 50%以上，表明高营养水平显著促进了 A 分株的生长。克隆植株上 A 分株生物量分配增大也伴随着 B 分株数量和生物量增多。在低养分水平条件下，匍匐茎生物量分配较大，且根生物量分配也大于高养分水平条件下。值得注意的是，尽管克隆植株不同分株生根比例导致了克隆植株生物量分配差异，但各克隆植株的总体生物量仍保持基本稳定。

4 结论

本研究通过设置高、低两种养分水平以及 5 种分株生根比例条件，探讨了结缕草在不同土壤养分水平条件下，克隆分株生根比例变化对克隆生长的影响，得到以下结论：(1)在高养分水平条件下，分株生根比例变化对克隆植株总生物量影响显著；而在低高养分水平条件下，分株生根比例变化对克隆植株总生物量影响不显著。(2)在高养分水平条件下，分株生根比例变化对结缕草克隆植株匍匐茎生物量及长度都有显著影响；低养分水平对匍匐茎各生态学指标无显著影响。(3)结缕草克隆植株可以通过根的补偿生长来减小生根分株比例减小对克隆植株带来的不利影响。(4)在两种养分水平条件下，分株生根比例变化显著影响了克隆植株生物量分配格局。在高养分水平条件下，A、B 分株的生物量显著增加，而在低养分水平条件下，匍匐茎及根系的生物量则显著增加。

参考文献

[1] 董鸣，于飞海．克隆植物生态学术语和概念[J]．植物生态学报，2007，04：689-694

[2] 李德志，申芳芳，王长爱，等．克隆植物结缕草在两种环境中的生长发育特征[J]．华东师范大学学报(自然科学版)，2006，06：117-124

[3] Jónsdóttir I S，Watson M A．Extensive physiological integration：an adaptive trait in resource-poor environments[C]//de Kroon H，van Groenendael J．The Ecology and Evolution of Clonal Plants．Leiden：Backhuys Publishers，1997：109-136

[4] Wang N，Yu F，Li P，*et al*．Clonal integration affects growth，photosynthetic efficiency and biomass allocation，but not the competitive ability，of the alien invasive Alternantheraphiloxeroidesunder severe stress[J]．Annals of botany，2008，101(5)：671-678

[5] 牛建忠，周禾，张称意，等．野牛草分株对养分异质性供应的反应[J]．草地学报，2006，14(4)：306-309(314)

[6] 赵利，王明亚，毛培胜，等．不同氮磷处理对老芒麦种子产量，产量组分及根系的影响[J]．草地学报，2012，20(4)：662-668

[7] Chen J，Dong M，Yu D，*et al*．Intraclonal spatial division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resources[J]．Acta Ecologica Sinica，2003，24(5)：920-924

[8] Oborny B，Kun á，Czárán T，*et al*．The effect of clonal integrati of nutrients on plant competition for mosaic habitat space[J]．Ecology，2000，81(12)：3291-3304，3291-3304

[9] Robinson D．The responses of plants to non-uniform supplies．New Phytologist，1994，127(4)：635-674

[10] Jackson R B，Caldwell M M．Integrating resource heterogeneity and plant plasticity：modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment[J]．Journal of Ecology，1996：891-903

[11] Day K J，Hutchings M J，John E A．The effects of spatial pattern of nutrient supply on yield，structure and mortality in plant populations[J]．Journal of Ecology，2003，91(4)：541-553

[12] Li D，Shigeo T，Zhu T．Effects of clonal connection and segmentation on the primary stolons of *Zoysia japonica* in environments with heterogeneous soil nitrogen resources[J]．草业学报，2006，15(6)：115-123

[13] Hui D，Jackson R B．Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems：a synthesis of field data[J]．New Phytologist，2006，169(1)：85-93

[14] Enquist B J，Niklas K J．Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants[J]．Science，2002，295(5559)：1517-1520

（责任编辑　贾　婉）