

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.014

引用格式:皮冬鸽,兰理实,岳秀泉,等.松嫩平原不同生境肥披碱草无性系生长繁殖特征的比较[J].草地学报,2026,34(8):2899—2908

PI Dong-ge, LAN Li-shi, YUE Xiu-quan, et al. Growth and reproductive characteristics of *Elymus excelsus* clones at three habitats in Songnen Plain[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8):2899—2908

松嫩平原不同生境肥披碱草无性系生长繁殖特征的比较

皮冬鸽¹, 兰理实², 李海燕^{1*}, 岳秀泉¹, 李亚楠¹, 杨允菲¹

(1. 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, 吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站, 吉林 长春 130024; 2. 东北地质科技创新中心, 中国地质调查局牡丹江自然资源综合调查中心, 黑龙江 牡丹江 157000)

摘要:本研究旨在阐明异质生境对丛生禾草繁殖策略的影响。以松嫩平原丛生型禾草肥披碱草(*Elymus excelsus*)为对象,开展路边(H1)、河边(H2)和草甸(H3)3种生境肥披碱草完熟期和果后营养期分株数量、生物量及繁殖特征的研究。结果表明,完熟期H3生境生殖株数量、H2和H3生境生殖株株高,以及各生境花序生物量和RAII均显著高于果后营养期($P < 0.05$)。不同生境间数量与生物量特征差异显著,H1中生殖株、营养株及分株数量和生物量整体表现最优;H2与H3呈差异化响应,H1多数繁殖指标高于H3,但丛径较小。随丛径增加,各生境及生育期内营养株、生殖株及总分蘖株数量与生物量均与丛径呈显著线性关系($P < 0.05$)。肥披碱草通过调节数量与生物量分配实现对异质生境的适应。

关键词:丛生型禾草;异质环境;营养繁殖;有性生殖;繁殖策略

中图分类号:Q948

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)08-2899-10

Growth and reproductive characteristics of *Elymus excelsus* clones at three habitats in Songnen Plain

PI Dong-ge¹, LAN Li-shi², LI Hai-yan^{1*}, YUE Xiu-quan¹, LI Ya-nan¹, YANG Yun-fei¹

(1. Institute of Grassland Science, Ministry of Education Key Laboratory of Vegetation Ecology, Jilin Songnen Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Northeast Normal University, Changchun, Jilin Province 130024, China; 2. Northeast Geological S&T Innovation Center of China Geological Survey, Mudanjiang Natural Resources Survey Center, China Geological Survey, Mudanjiang, Heilongjiang Province 157000, China)

Abstract: This study aimed to elucidate the effects of heterogeneous habitats on the reproductive strategies of clonal plants. By using the clonal bunchgrass *Elymus excelsus* in the Songnen Plain as the research objects, three habitats, roadside (H1), riverside (H2) and meadow (H3) were established. The number of ramets, biomass, and reproductive traits were measured at the maturity stage and the post-fruited stage. The results showed that, at the maturity stage, the number of reproductive ramets in H3, the height of reproductive ramets in H2 and H3, as well as inflorescence biomass and reproductive allocation II across all habitats, were significantly higher than those at the post-fruited stage ($P < 0.05$). Significant differences in numerical and biomass traits were observed among different habitats. Overall, plants in H1 exhibited the best performance in reproductive and vegetative ramet number and biomass. In contrast, plants in H2 and H3 showed divergent patterns in growth and reproduction, with most reproductive traits in roadside habitats exceeding those in meadow habitats.

收稿日期:2025-09-22;修回日期:2026-01-30

基金项目:吉林省科技厅自然科学基金项目(20220101290JC);中国地质调查局东北地质科技创新中心区创基金项目(QCJJ2023-42);国家自然科学基金项目(32171682)和“111”引智基地项目资助

作者简介:皮冬鸽(2002-),女,汉族,吉林四平人,硕士研究生,主要从事植物种群生态学方向研究,E-mail:3214979998@qq.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:lihy697@nenu.edu.cn

despite smaller tuft size. With the increasing of tuft size, the number and biomass of vegetative ramets, reproductive ramets and total ramets exhibited significant linear relationships across habitats and growth stages ($P < 0.05$). The results indicate that *E. excelsus* adapts to heterogeneous habitats by flexibly adjusting its numerical traits and biomass allocation.

Key words: Bunchgrass; Heterogeneous habitats; Vegetative reproduction; Sexual reproduction; Reproductive strategy

繁殖作为植物种群生态学研究的重点问题,对物种延续、种群更新和维持生态系统功能起着至关重要的作用^[1-2]。无性系植物广泛分布于各类陆地生态系统,是构成植被的重要组成部分^[3]。与非克隆植物相比,无性系植物可借助根状茎、匍匐茎、鳞茎、分蘖节等营养繁殖部位进行营养繁殖,既显著加速种群扩张、高效占据生态空间,还能通过产生的新分株分散基株的死亡风险,从而增强整个种群在多变环境中的生存能力^[4]。同时,兼具有性生殖,借助种子本身的移动性进行长距离散播,增加种群的遗传多样性^[5]。当环境资源有限时,无性系植物会在克隆生长与有性繁殖之间进行权衡分配,以达到资源利用的最优化^[6],灵活的繁殖策略使其在众多生物群落中展现出强大的竞争力和适应性。

无性系植物生长繁殖特征受到植物自身的生物生态学特性(生育期、衰老等)和外界环境因素(如光照、温度、水分、土壤微生物、人类活动等)的共同影响。面对异质环境时,无性系植物通过动态调整繁殖方式与生物量分配等策略,表现出表型可塑性,以适应多变环境^[7]。垂穗披碱草(*Elymus nutans*)在高密度条件下,其地上生物量、根系生物量及根茎传播距离均显著下降^[8];在羊草(*Leymus chinensis*)在弃耕地生境中,倾向于有性繁殖,以产生更多种子,而在围栏封育生境中,则以营养繁殖为主^[9];光稃茅香(*Hierochloa glabra*)在林间生境中其分株构件数量和生物量均低于草甸和弃耕地生境^[10]。无性系植物的生存与繁衍依赖于对生长繁殖策略的灵活调整,以实现异质环境中资源的高效利用。此外,无性系植物的生长发育是一个连续过程,其生活史由多个生育阶段组成,不同的发育阶段会存在不同的资源分配和繁殖策略。丛生型无性系植物硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)营养株数量和生物量,在完熟期相较于开花期显著降低^[11]。与开花期相比,完熟期作为有性生殖过程的末端阶段,将资源优先分配给种子发育,以确保结实成功,此时营养生长与新分蘖的形成可能受到抑制。多年生无性系植物在完熟期之后会进入果后营养期,此时植株由繁殖输出转向维持与储备,以

维持生理功能和养分储备为主,同时,此阶段会形成冬眠构件来进行个体越冬存活及次年再生更新^[12]。因此,深入探究无性系植物的生长繁殖策略,对于揭示物种的延续和环境的适应进化具有重要意义。

松嫩平原作为东北平原核心的组成部分,因多样的土壤类型、复杂的水文条件以及显著的人类活动干扰,形成了高度异质的生态环境^[13]。该区域的优势无性系植物主要可分为丛生型与根茎型两大类群^[14]。肥披碱草(*Elymus excelsus*)作为松嫩平原的丛生型优良禾草,其突出的抗逆性能、高产特性(拔节后生长迅速、叶片肥厚多汁)使其成为优质牧草资源和植被恢复的重要草种^[15-16]。已有研究表明,肥披碱草能够在轻度至中度盐碱地上成功驯化和引种,显示出较强的耐受能力和较高的种子萌发潜力,并展现出对水分、盐分及干扰状况等显著差异生境的广泛适应性^[17]。目前关于肥披碱草的研究主要集中在栽培引种、生产性能、抗逆性以及衰老机制研究等方面^[15,18-19],对其在不同生境条件下生长繁殖策略的系统比较研究较少。因此,本研究以肥披碱草为研究对象,选取松嫩平原中代表性的三种生境路旁、河边和草甸,开展不同生境下肥披碱草无性系生长规律和繁殖特征的比较研究,探究其生态适应性以及生长繁殖策略,以期为我国更大范围的肥披碱草利用、新品种选育以及人工草地的建植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究在吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站进行。该区域位于松嫩平原西部草原区(44°45' N, 123°41' E),属温带大陆性季风气候^[19]。本研究选取该区域内肥披碱草广泛分布的3个代表性生境,公路旁(H1)、河边(H2)、草甸(H3)。3种生境内肥披碱草呈斑块状分布,且均为优势种。其中,H1生境位于303省道沿线,受人为干扰强度较大,易被动物采食及踩踏,伴生种包括虎尾草

(*Chloris virgata*)、蒙古蒿(*Artemisia mongolica*)、寸草(*Carex duriuscula*)、金色狗尾草(*S. glauca*)等;H2生境位于公路附近河岸地带,土壤相对湿润,伴生种包括芦苇(*Phragmites australis*)、黄香草木樨(*Melilotus officinalis*)、猪毛蒿(*A. scoparia*)等;H3生境位于五十五草甸,取样点设置在草甸边缘,土壤轻度盐碱化,伴生种包括猪毛蒿、羊草、碱蒿(*A. anethifolia*)、全叶马兰(*Aster pekinensis*)等。三个生境之间相互独立。

1.2 研究方法

2025年8月中旬和10月中旬,在3个生境肥披碱草的完熟期和果后营养期分别进行取样。取样时,为保证其为独立分蘖丛,将呈丛状的肥披碱草连同根系一并挖出,各个分蘖株基部均相互连接在一起的为独立肥披碱草分蘖丛,而自然分离的则为不同分蘖丛,将独立分蘖丛带回实验室用清水冲洗去除根系附着土壤。在每个生境中各取10丛长势一致的肥披碱草分蘖丛,测定每丛披碱草的基部丛径(自然状态下,沿横、纵两个方向分别测定,并取其平均值);计数每个分蘖丛的营养分株数、生殖分株数、总分株数,果后营养期计数冬性苗数、冬性芽数,其中:冬性苗为果后营养期在分蘖基部形成的已破土变绿的,但未拔节的分蘖苗;冬性芽为果后营养期在分蘖基部形成的尚未破土的分蘖芽^[20];测量分蘖丛中每个生殖株的株高和穗长;于65℃下烘干至恒重,测定生殖株、营养株、花序生物量,并计算其分株总生物量和生殖分配指标(RAI, Reproductive allocation I和RAII, Reproductive allocation II),计算公式为:

$$\text{生殖分配(RAI)} = \frac{\text{生殖株生物量}}{\text{分株总生物量}} \times 100\%$$

$$\text{生殖分配(RAII)} = \frac{\text{花序生物量}}{\text{生殖株生物量}} \times 100\%$$

1.3 数据统计及分析

利用SPSS 26.0软件(Chicago, IL, USA)对数据进行统计和整理,计算其平均值(Mean value)、标准差(Standard deviation, SD)和变异系数(Coefficient of variation, CV),统计分析前对数据进行正态性检验,采用多重比较(LSD法)分析不同生境条件与生育期下肥披碱草各指标的显著性差异,显著性水平为 $P < 0.05$ 。利用Origin 2017软件进行分蘖丛性状间的相关性分析与t检验并制图。

2 结果与分析

2.1 无性系数数量特征

肥披碱草无性系数数量特征在3种生境间存在差异显著($P < 0.05$)(表1)。同一生育期内,不同生境间的丛径、生殖株数量、营养株数量及分株总数量总体上表现为 $H2 > H3 > H1$,除完熟期营养株数量在3种生境间呈显著递减趋势外,H2生境的其余指标均显著高于H1和H3生境($P < 0.05$)。完熟期生殖株株高与穗长则表现为 $H2 > H1 > H3$,且三者差异显著($P < 0.05$);果后营养期时,H1和H2生境的生殖株株高与穗长显著高于H3($P < 0.05$)。

同一生境内,不同生育期间的无性系数数量特征的变化幅度较小。与完熟期相比,除丛径在3种生境中果后营养期略有增加外,其余指标则呈下降趋势,其中,H3生境中生殖株数量与穗长,以及H2生境中株高与穗长在果后营养期显著下降($P < 0.05$)。此外,无性系数数量特征在不同生境和发育期均表现出一定的可塑性,生殖株株高在2个时期中的变异系数均较小,分别为5.41%~8.72%和5.72%~9.63%;生殖株数量与营养株数量在2个时期中的变异系数最大,分别达到31.28%和32.65%。

2.2 无性系生物量特征

2个生育期下无性系生物量特征在3种生境中均存在显著差异($P < 0.05$,表2)。同一生育期下,其花序生物量、生殖株生物量、分蘖丛总生物量和生殖分配(RAII)整体表现为 $H2 > H1 > H3$;营养株生物量在3种生境中表现为 $H2 > H3 > H1$,完熟期,H2生境显著高于H1和H3($P < 0.05$),果后营养期,3种生境间差异显著($P < 0.05$),H3较H1高27.94%;对于生殖分配(RAI)在完熟期表现为 $H1 > H2 > H3$;果后营养期则为 $H1 > H3 > H2$ 。

同一生境中,其花序生物量、生殖分配(RAII)在果后营养期相较于完熟期表现出显著下降($P < 0.05$);生殖株生物量、营养株生物量和分蘖丛总生物量在果后营养期整体呈下降趋势,其中H1生境中营养株生物量和分蘖丛总生物量呈显著下降($P < 0.05$)。不同生育期及生境下的各生物量特征也均表现出一定的可塑性,其中,2个生育期中的变异系数均相对较小的为RAI,分别为8.74%~17.88%和4.32%~9.59%;花序生物量在2个生育期中的变异系数最大达到了53.57%。

表 1 三种生境两个生育期肥披碱草无性系数量特征及其可塑性比较

Table 1 Comparison of quantitative traits and plasticity of *Elymus excelsus* in three habitats and two growth stages

性状 Trait	生育期 Growth stage	生境 Habitat	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV/%
丛径 Tuft size/cm	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	5.45±0.90 ^b	16.49
		河边 Riverside	6.94±1.12 ^a	16.13
		草甸 Meadow	6.15±1.09 ^{ab}	17.70
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	5.89±0.63 ^b	10.72
		河边 Riverside	7.07±0.95 ^a	13.42
		草甸 Meadow	6.26±0.98 ^b	15.66
生殖株数量 Number of reproductive ramets/个	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	8.80±2.70 ^b	30.68
		河边 Riverside	13.30±2.31 ^a	17.38
		草甸 Meadow	9.30±1.83 ^{b*}	19.67
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	7.80±2.44 ^b	31.28
		河边 Riverside	13.30±2.36 ^a	17.74
		草甸 Meadow	7.40±2.17 ^b	29.34
营养株数量 Number of vegetative ramets/个	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	9.60±3.13 ^c	32.65
		河边 Riverside	15.70±2.45 ^a	15.62
		草甸 Meadow	12.60±3.95 ^b	31.35
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	9.80±1.62 ^b	16.52
		河边 Riverside	14.50±2.80 ^a	19.30
		草甸 Meadow	11.60±2.37 ^b	20.40
分株总数量 Total number of ramets/个	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	18.40±4.88 ^b	26.53
		河边 Riverside	29.00±3.30 ^a	11.38
		草甸 Meadow	21.90±4.33 ^b	19.78
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	17.60±2.55 ^b	14.47
		河边 Riverside	27.80±3.49 ^a	12.55
		草甸 Meadow	19.00±3.37 ^b	17.72
生殖株高 Height of reproductive ramets/cm	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	97.23±6.86 ^b	7.06
		河边 Riverside	113.80±9.93 ^{a*}	8.72
		草甸 Meadow	85.47±4.62 ^{c*}	5.41
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	97.77±6.14 ^a	6.28
		河边 Riverside	103.57±9.97 ^a	9.63
		草甸 Meadow	80.73±4.62 ^b	5.72
穗长 Spike length/cm	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	13.68±1.19 ^b	8.73
		河边 Riverside	15.88±1.45 ^{a*}	9.12
		草甸 Meadow	11.81±1.38 ^c	11.68
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	13.26±0.97 ^a	7.28
		河边 Riverside	12.14±1.63 ^a	13.44
		草甸 Meadow	10.49±2.27 ^b	21.65

注:不同小写字母表示同一生育期不同生境间差异显著($P<0.05$),*表示同一生境下不同生育期间差异显著($P<0.05$)。下表同

Note: Different capital letters indicate significant difference among habitats under the same growth stages at the 0.05 level. *indicate significant difference among growth stages under the same habitat at the 0.05 level. The same as in the following table

2.3 无性系冬眠构件

在不同生境间,肥披碱草冬眠构件(冬性芽与冬性苗)差异显著($P<0.05$)(图 1)。冬性芽数量在 3 种生境中表现为 $H2>H3>H1$,其中 $H1$ 生境冬性芽数量仅为 5.1 个,显著少于 $H2$ 和 $H3$ 生境($P<0.05$);冬性苗数量与冬眠构件总数均以 $H2$ 生境为最大值,分别达 29.6 个和 41.8 个, $H1$ 生境的冬性苗数量则显著高于 $H3$ 生境,为其 1.78 倍($P<0.05$)。 $H2$ 生境在冬性芽、冬性苗发育方面具有显著优势,

$H1$ 生境中更有利于冬性苗的积累,而 $H3$ 生境中更有利于冬性芽的积累。

2.4 丛径与繁殖特征间的关系

在不同生境的各个生育期,除完熟期, $H3$ 生境中营养株数量外,肥披碱草丛径与分株数量性状之间均呈显著或极显著正相关关系($P<0.05$,图 2)。其中,果后营养期中,3 种生境下营养株数量与丛径之间的相关性均达到极显著水平($P<0.01$,图 2B);

表 2 三种生境下两个生育期间肥披碱草无性系生物量积累特征的比较
Table 2 Biomass accumulation in *Elymus excelsus* in three habitats and two growth stages

性状 Trait	生育期 Growth stage	生境 Habitat	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV/%
花序生物量 Inflorescence biomass/g	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	2.22±0.57 ^{b*}	25.81
		河边 Riverside	5.28±1.64 ^{a*}	31.12
		草甸 Meadow	1.83±0.94 ^{b*}	47.13
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	0.91±0.44 ^b	53.57
		河边 Riverside	2.31±0.84 ^a	36.29
		草甸 Meadow	0.89±0.38 ^b	39.96
生殖株生物量 Reproductive ramet biomass/g	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	11.69±2.38 ^b	20.36
		河边 Riverside	16.35±5.25 ^a	32.09
		草甸 Meadow	10.29±2.89 ^b	28.09
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	10.01±2.37 ^b	23.70
		河边 Riverside	13.60±2.88 ^a	21.21
		草甸 Meadow	9.34±1.30 ^b	13.88
营养株生物量 Vegetative shoot biomass/g	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	4.35±1.51 ^{b*}	34.72
		河边 Riverside	7.26±2.29 ^a	31.54
		草甸 Meadow	4.87±1.72 ^b	35.31
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	3.15±0.51 ^c	16.13
		河边 Riverside	5.81±0.75 ^a	12.90
		草甸 Meadow	4.03±1.05 ^b	26.04
分蘖丛总生物量 Total ramet biomass/g	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	16.04±3.00 ^{b*}	18.74
		河边 Riverside	23.61±6.83 ^a	28.92
		草甸 Meadow	15.17±2.50 ^b	16.48
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	13.16±2.72 ^b	20.69
		河边 Riverside	19.41±2.68 ^a	13.81
		草甸 Meadow	13.37±1.52 ^b	11.34
生殖分配 I Reproductive allocation I/%	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	73.12±7.75 ^a	10.60
		河边 Riverside	69.02±6.03 ^a	8.74
		草甸 Meadow	67.18±12.01 ^a	17.88
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	75.74±3.27 ^a	4.32
		河边 Riverside	69.42±6.66 ^a	9.59
		草甸 Meadow	69.95±6.53 ^a	9.34
生殖分配 II Reproductive allocation II/%	完熟期 Maturity stage	路旁 Roadside	19.69±2.07 ^{b*}	10.51
		河边 Riverside	33.43±2.70 ^{a*}	8.07
		草甸 Meadow	17.71±1.45 ^{b*}	8.18
	果后营养期 Post-fruiting stage	路旁 Roadside	9.41±1.28 ^b	13.57
		河边 Riverside	17.28±2.05 ^a	11.85
		草甸 Meadow	9.46±2.94 ^b	9.93

两个生育期内,3种生境中生殖株数量和分蘖株总数量与丛径均表现为极显著正相关($P<0.01$)(图 2C-F)。

在生物量性状方面,3种生境的不同生育期内,丛径与营养株生物量均呈显著或极显著正相关($P<0.05$)。H1和H2生境完熟期生殖株和分蘖丛总生物量与丛径均达到极显著正相关($P<0.01$,图 3C、E),在果后营养期,3种生境中均达到显著或极显著水平($P<0.05$,图 3D、F)。

由图 4 可知,果后营养期,丛径与冬性苗数在 H1 和 H3 生境呈显著正相关($P<0.05$);与冬性芽

数及冬眠构件数在 3 种生境均呈显著或极显著正相关($P<0.05$,图 4)。

3 讨论

无性系植物的碳分配模式是其适应异质环境的重要策略,往往通过形态建成与生物量分配的动态调整来实现^[21]。其中,土壤水分作为光合作用生产有机碳的关键驱动因子,会影响植物的生长状态以及物质积累,垂穗披碱草在水分充足的环境中,会通过增加营养株数来增强其营养繁殖能力^[8];本

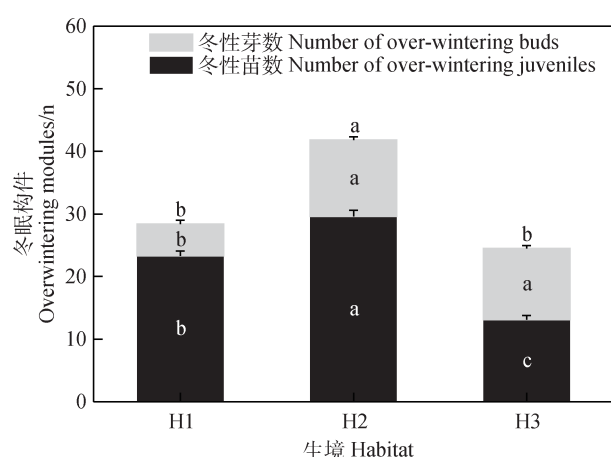


图1 三种生境中果后营养期肥披碱草无性系冬眠构件的比较

Fig. 1 Over-wintering modules of *Elymus excelsus* during the post-fruiting stage in three habitats

注:不同小写字母表示不同生境间差异显著($P < 0.05$), H1, 路边; H2, 河边; H3, 草甸

Note: Different capital letters indicate significant difference among habitats at the 0.05 level, H1, roadside; H2, riverside; H3, meadow

研究中,整体上河边生境(H2)中肥披碱草各项生长与繁殖相关指标方面均显著高于其他2个生境,且变异系数较低($P < 0.05$,表1,表2),表明河边生境稳定的水分供给与湿润微环境,是促进肥披碱草个体生长整齐、保障群体稳定更新的关键生态因子。与此相比,在资源限制型生境中,植物会通过调整自身的生理、表型、繁殖等方面,以最大化地适应环境因子的变化,产生不同的适应性变异。其中,路旁生境(H1)因受人类活动强烈干扰(践踏、土壤压实),草甸(H3)生境相较于其他生境则面临松嫩平原普遍存在的土壤盐碱化胁迫,其pH值为9.74,二者均会抑制其肥披碱草植株生长和生物量积累^[22-23]。研究表明,葶苈(*Draba nemorosa*)在林下、林窗和路旁等不同生境中,其生物量分配模式存在显著差异,路旁的葶苈会通过增加花序生物量投入来提升其繁殖能力,从而维持种群的稳定^[24]。本研究中路旁(H1)生境中穗长、生殖株生物量、RAI以及RAII等衡量有性繁殖能力的关键指标,均高于H3(表2),表明在干扰环境中植株更倾向于加大有性繁殖投入,以弥补个体死亡风险,确保种群延续。此外,本研究中路旁(H1)中肥披碱草生殖株株高显著高于H3生境,而丛径小于H3生境(表1)。这可能是由于H1生境中种群密度低、光照充足,植株通过纵向生长获取光能^[25],且长期频繁的动物践踏导致该生境土壤紧实度增加^[26],抑制了植株的横向扩

展;然而在草甸生境中,较高的种群密度引发激烈的种内或种间竞争,促使肥披碱草通过增大丛径来占据更多空间,而非增加株高^[27]。此外,路旁的冬性苗数量显著高于草甸,冬性芽数量则显著低于草甸(图1),说明路旁的肥披碱草采取形成更多冬性苗的策略、草甸采取形成更多冬性芽的策略来应对冬季寒冷枯燥的环境,同样体现出了同一物种在应对不同生境时繁殖策略的差异。

无性系植物在不同生活史阶段具有特定的生长权衡,能够通过调整数量与生物量分配,形成阶段性差异的生长繁殖策略,从而更好的适应环境条件。虎尾草(*Chloris virgata*)拔节期采取的是无性系外部空间的优先扩展策略,完熟期则采取的是无性系内、外部空间兼顾的补充和扩展策略^[28]。在本研究中,3个生境中花序生物量、生殖分配II在完熟期时显著高于果后营养期(表2)。这可能由于完熟期以有性繁殖为核心,花序作为有性生殖中的重要构件,其处于维持与充实阶段;而进入果后营养期后,花序在完成繁殖输出后会经历衰退与资源回流过程,从而使生殖组织的生物量和相对分配比例随着生殖结束而下降^[29]。此外,本研究中,其余数量和生物量指标(如营养株数量、分株总数量、分蘖丛总生物量等)在两时期差异不显著。这可能由于果后营养期植物通常将能量贮藏于茎基部和根系,以维持植物越冬存活和支持次年再生,而非继续维持高水平繁殖输出^[30]。

同一生境中,种群间由于植物个体所处的微环境存在一定差异,导致植物各特征表现个体间变异性^[31]。本研究中,不同生境条件下其肥披碱草各数量和生物量性状的变异系数总体为4.32%~53.57%(表1,表2),表明生境内种群间仍存在变异,个体间体现出的可塑性变化使其促进其适应局部的环境。其中果后营养期中路旁生境中花序生物量的变异系数最大,为53.57%(表2),这可能是由于在完熟期之后,种子成熟后易发生自然脱落,在这一过程中,由于不同个体所处微环境差异(如风力、人为干扰),种子脱落程度在个体间表现出较大差异,进而表现出最高的变异系数^[11]。

丛径作为衡量无性系营养生长的关键指标,与植物分蘖株、营养株及生殖株等繁殖构件间存在着复杂的资源分配关系。研究表明,黄土高原典型草原中,大针茅(*Stipa grandis*)的丛径与其生殖株、营养株的数量及生物量均呈显著正相关^[32];松嫩平原

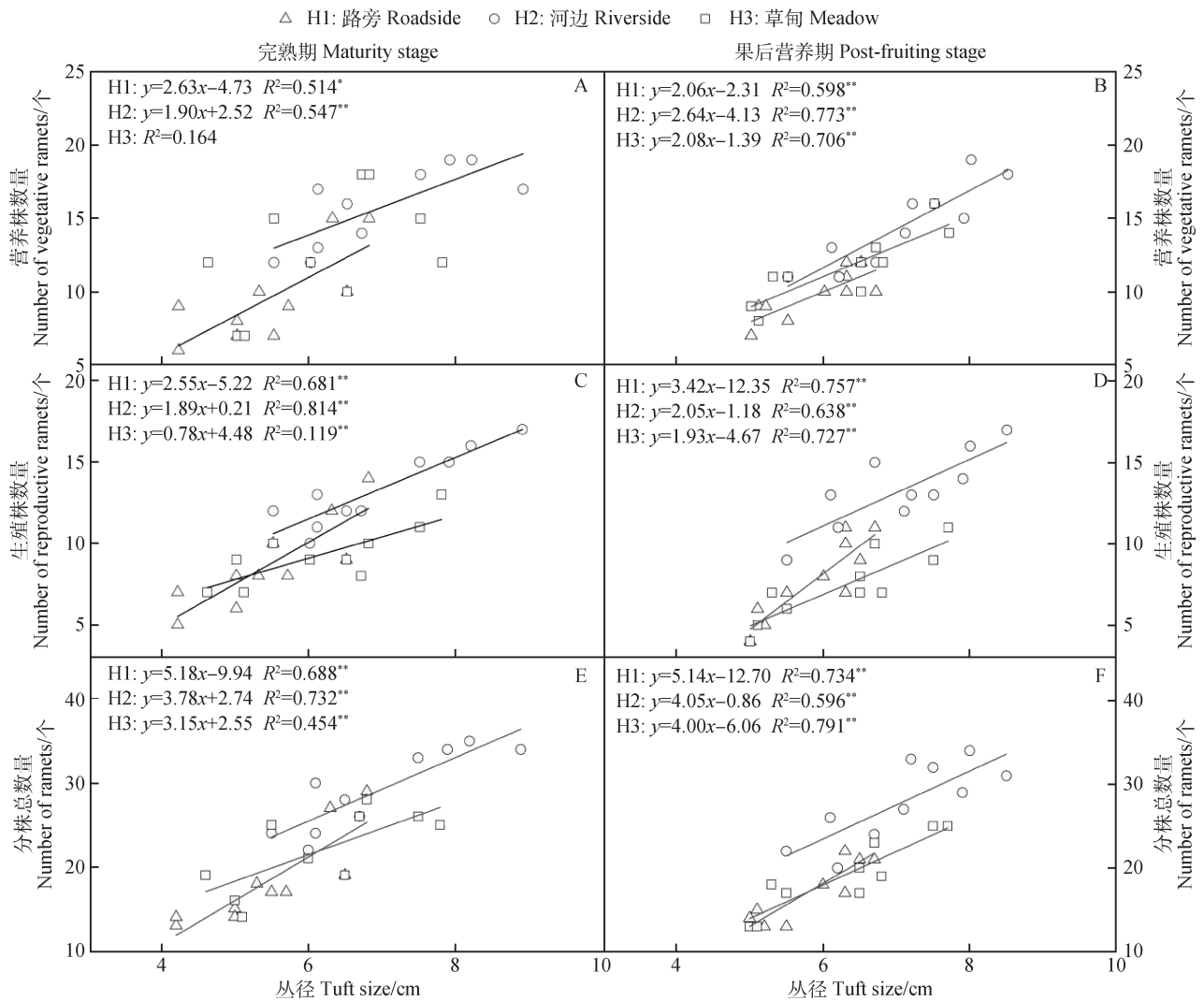


图2 三种生境两个生育期肥披碱草丛径与分株数量特征的关系

Fig. 2 Relationships between tuft size and ramet quantitative characteristics in three habitats and two growth stages

注:*表示显著相关($P<0.05$),**表示极显著相关($P<0.01$)。下同

Note: * indicate significant a significant correlation between tuft size and reproductive characteristics at the 0.05 level, ** indicates a highly significant correlation between tuft size and reproductive characteristics at the 0.01 level. The same as below

中,硬质早熟禾的各构件数量和生物量亦均与丛径呈显著或极显著的正相关线性关系^[11]。本研究,完熟期与果后营养期内,3种生境下肥披碱草的丛径与与绝大多数繁殖构件(营养株、生殖株、分蘖株、冬眠构件)的数量及生物量均呈显著或极显著正相关关系(图2),说明丛径扩张对植物繁殖具有强驱动作用。这可能是由于丛径增大,植株占据的生态空间增多,增强了资源获取与储存能力,从而提升了其繁殖投入^[33]。此外,生长与繁殖特征的促进效应还受生境胁迫程度的调控,柳枝稷(*Panicum virgatum*)在沙壤土和盐碱土两种栽培条件下,其分株高度与各构件生物量随分株高度增长相关关系的斜率各不相同^[31]。本研究,不同生境和生育期

中丛径与繁殖特征之间呈现出不同的关系,说明肥披碱草的生长繁殖规律在异质环境及不同生育期中均具有较强可塑性变化。

4 结论

肥披碱草在异质生境中通过形态生长、生物量分配与繁殖策略的协同调节,实现对各自生境的适应。水分充足的河边生境最有利于种群生长与稳定,而干扰频繁的路边生境则促进有性繁殖投入,以维持种群延续。不同生育阶段间存在明显的生长繁殖权衡关系,其中完熟期以繁殖输出为主,果后期则逐步转向营养积累。丛径作为重要的生长

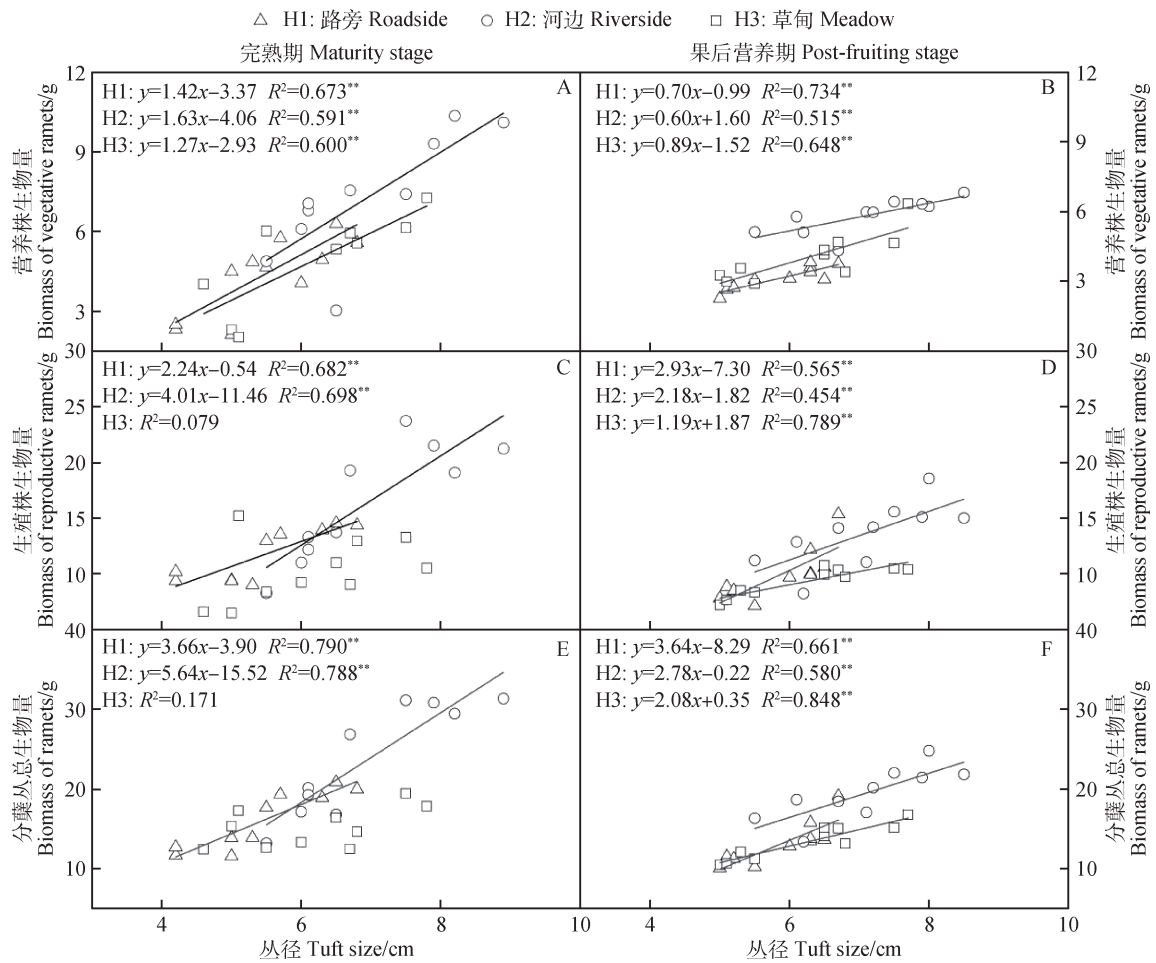


图3 三种生境两个生育期肥披碱草丛径与分株生物量特征的关系

Fig. 3 Relationships between tuft size and ramet biomass characteristics in three habitats and two growth stages

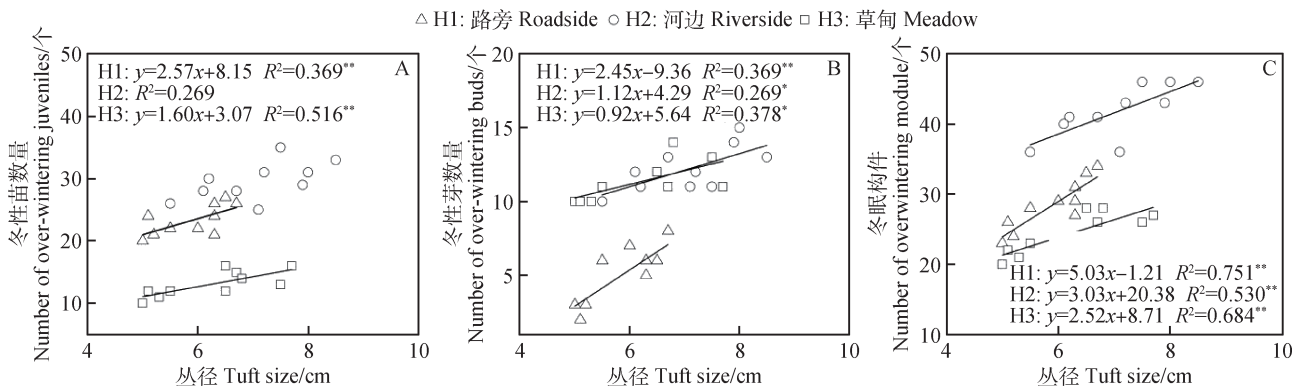


图4 三种生境两个生育期肥披碱草丛径与分株冬眠构件的关系

Fig. 4 Relationships between tuft size and ramet overwintering modules across three habitats during two growth stages

特征,对其繁殖能力提升具有重要驱动作用。丛生禾草通过资源分配调节实现对复杂环境的适应,本研究为退化草地恢复与高效牧草管理提供了理论依据。

参考文献

- [1] NIKLAS K J, COBB E D. The evolutionary ecology (eco) of plant asexual reproduction [J]. *Evolutionary Ecology*, 2017, 31(3): 317-332
- [2] 宋家敏, 初丽爽, 李海燕, 等. 松嫩平原不同生境条件下羊草种群生殖株数量特征动态研究 [J]. *草地学报*, 2025, 33(11): 3690-3697
- SONG J M, CHU L S, LI H Y, et al. Research on the quantitative characteristics dynamics of reproductive ramets of *Leymus chinensis* populations under different habitats in Songnen Plain [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(11): 3690-3697

- [3] 王洪义,王正文,李凌浩,等. 不同生境中克隆植物的繁殖倾向[J]. 生态学杂志,2005,24(6):670-676
WANG H Y, WANG Z W, LI L H, et al. Reproductive tendency of clonal plants in various habitats[J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(6): 670-676
- [4] FRANKLIN S, ALPERT P, SALGUERO-GÓMEZ R, et al. Next-gen plant clonal ecology[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2021, 49: 125601
- [5] 董鸣,于飞海. 克隆植物生态学术语和概念[J]. 植物生态学报,2007,31(4):689-694
DONG M, YU F H. Ecological terms and concepts of clonal plants[J]. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(4): 689-694
- [6] SHIMIZU T, HATANAKA Y, ZENTOH H, et al. The role of sexual and clonal reproduction in maintaining population in *Fritillaria camtschatcensis* (L.) Ker-Gawl. (Liliaceae) [J]. Ecological Research, 1998, 13(1): 27-39
- [7] VALLADARES F, GIANOLI E, GÓMEZ J M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity[J]. New Phytologist, 2007, 176(4): 749-763
- [8] 王玲玲,库努都孜阿依·吐鲁洪,孟广飞,等. 土壤水分和植株密度互作对垂穗披碱草地下营养繁殖及生物量的影响[J]. 草业学报,2021,30(11):52-61
WANG L L, KUNDUZAY·TURGUN, MENG G F, et al. Effect of soil moisture and plant density on vegetative propagation traits and biomass of *Elymus nutans* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(11): 52-61
- [9] 王月霖,初丽爽,刘莉莉,等. 松嫩平原两种生境条件下羊草种群有性生殖特征比较[J]. 草业科学,2025,42(6):1496-1506
WANG Y L, CHU L S, LIU L L, et al. Comparison of sexual reproductive characteristics of *Leymus chinensis* populations in two habitats of the Songnen Plain, China[J]. Pratacultural Science, 2025, 42(6): 1496-1506
- [10] 盛军,朱瑶,李海燕,等. 松嫩平原异质生境光稃茅香种群构件结构的比较[J]. 中国草地学报,2018,40(5):36-42
SHENG J, ZHU Y, LI H Y, et al. Comparison of module structures of *Hierochloa glabra* populations in heterogeneous habitats in Songnen Plain of China[J]. Chinese Journal of Grassland, 2018, 40(5): 36-42
- [11] 胡宗好,李海燕,李程程,等. 松嫩平原不同生育期硬质早熟禾无性系构件的生长分析[J]. 中国草地学报,2020,42(3): 21-29
HU Z H, LI H Y, LI C C, et al. Analysis of module of *Poa sphondyloides* clones at different growth stages in Songnen Plain[J]. Chinese Journal of Grassland, 2020, 42(3): 21-29
- [12] 张春艳,张春雨,陈玉交,等. 松嫩平原星星草果后营养期无性系结构及其生长分析[J]. 草业科学,2012,29(6):978-982
ZHANG C Y, ZHANG C Y, CHEN Y J, et al. Structures and growth analysis of *Puccinellia tenuiflora* clone at the vegetative stage after fruiting in the Songnen Plains of China[J]. Pratacultural Science, 2012, 29(6): 978-982
- [13] 韦银珠,李家红,孙雪铜,等. 松嫩盐碱退化草地土壤理化性质及离子变化规律分析[J]. 草地学报,2024,32(6):1702-1709
WEI Y Z, LI J H, SUN X T, et al. Analysis of soil physical and chemical properties and ion variation rule of saline-alkali degraded grassland in Songnen[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(6): 1702-1709
- [14] 初丽爽,李海燕,杨允菲. 松嫩平原异质生境羊草种群营养繁殖特征[J]. 应用生态学报,2020,31(1):83-88
CHU L S, LI H Y, YANG Y F. Vegetative reproduction characteristics of *Leymus chinensis* in heterogeneous habitats in Songnen Plain, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(1): 83-88
- [15] 何永涛,胡宇,段慧荣,等. 披碱草属4个牧草品种苗期抗旱性综合评价[J]. 中国草地学报,2023,45(1):77-87
HE Y T, HU Y, DUAN H R, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance of four *Elymus* varieties at seedling stage[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(1): 77-87
- [16] 高志强,乌汉夫,徐文,等. 不同耐旱性肥碱草干旱胁迫下生理响应和转录组学分析[J]. 草地学报,2024,32(9):2718-2727
GAO Z Q, WU H F, XU W, et al. Physiological responses and transcriptomic analysis of *Elymus excelsus* Turcz. with different drought tolerances under drought stresses [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(9): 2718-2727
- [17] 高原,杨允菲. 松嫩平原肥碱草种群不同抽穗时间生殖分蘖株表型可塑性[J]. 应用生态学报,2011,22(4):923-928
GAO Y, YANG Y F. Reproductive tillers phenotypic plasticity of *Elymus excelsus* population at different earing time in Songnen Plain of Northeast China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(4): 923-928
- [18] DOU Q W, ZHANG T L, TSUJIMOTO H. Physical mapping of repetitive sequences and genome analysis in six *Elymus* species by in situ hybridization[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2011, 49(4): 347-352
- [19] 刘志扩. 施磷对两种不同生长年限披碱草表型和生理特征的影响[D]. 长春:东北师范大学,2023:6-7
LIU Z K. Effects of phosphorus application on phenotypic and physiological characteristics of two *Elymus* species with different growing years [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2023: 6-7
- [20] 杨允菲,张宝田,李建东. 松嫩平原人工草地野大麦无性系冬眠构件的结构及形成规律[J]. 生态学报,2004,24(2): 268-273
YANG Y F, ZHANG B T, LI J D. Structure and development regulation on dormancy modules of *Hordeum brevisubulatum* clone on cultivated condition in the Songnen Plains of China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(2): 268-273
- [21] XU B, WANG J N, SHI F S. Impacts of ontogenetic and altitudinal changes on morphological traits and biomass allocation patterns of *Fritillaria unibracteata* [J]. Journal of Mountain Science, 2020, 17(1): 83-94
- [22] GUO J, LI H Y, YANG Y F. Phenotypic plasticity in sexual

- reproduction based on nutrients supplied from vegetative ramets in a *Leymus chinensis* population [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1681
- [23] 丰吉. 氮添加下羊草种群生殖分株数量特征可塑性的养分调节原位研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2023: 9-10
- FENG J. In-situ study on the plasticity of quantitative characteristics of reproductive ramets of *Leymus chinensis* population under nitrogen addition [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2023: 9-10
- [24] 李凯, 张丽辉, 莫金钢. 不同生境下荸苣的生物量分配特征及其异速生长分析[J]. 通化师范学院学报, 2024, 45(12): 68-75
- LI K, ZHANG L H, MO J G. Characteristics of biomass allocation and allometric growth analysis of *Draba nemorosa* L. in different habitats [J]. *Journal of Tonghua Normal University*, 2024, 45(12): 68-75
- [25] YAO X Y, LIU X Y, XU Z G, et al. Effects of light intensity on leaf microstructure and growth of rape seedlings cultivated under a combination of red and blue LEDs [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(1): 97-105
- [26] 王占文, 宋晓辉, 王悦骅, 等. 荒漠草原优势种和建群种生长特性对不同水分及载畜率的响应[J]. 草原与草业, 2019, 31(4): 34-38
- WANG Z W, SONG X H, WANG Y H, et al. Response of growth characteristics of dominant species and constructive species in desert grassland to different water content and stocking rate [J]. *Grassland and Prataculture*, 2019, 31(4): 34-38
- [27] 刘万龙, 许冬梅, 史佳梅, 等. 不同群落生境蒙古冰草种群株丛结构和叶片功能性状的变化[J]. 草业学报, 2022, 31(8): 72-80
- LIU W L, XU D M, SHI J M, et al. Plant cluster structure and leaf functional characters of *Agropyron mongolicum* populations in different plant species associations [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(8): 72-80
- [28] 田雪, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原不同生育期虎尾草无性系构件生长与生物量分配[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 805-810
- TIAN X, LI H Y, YANG Y F. Module growth and biomass allocation of *Chloris virgate* clone at different growth stages in Songnen Plain, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(3): 805-810
- [29] ASADUZZAMAN M, WU H W, KOETZ E, et al. Phenology and population differentiation in reproductive plasticity in feathertop Rhodes grass (*Chloris virgate* Sw.) [J]. *Agronomy*, 2022, 12(3): 736
- [30] LUBBE F C, KLIMEŠOVÁ J, HENRY H A L. Winter belowground: changing winters and the perennating organs of herbaceous plants [J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(8): 1627-1639
- [31] 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[J]. 草业科学, 2019, 36(7): 1716-1724
- HU Z H, YANG Y F, LI H Y. Biomass allocation and growth analysis of *Panicum virgatum* ramets under two planting conditions in Songnen Plain [J]. *Pratacultural Science*, 2019, 36(7): 1716-1724
- [32] 平伟梦, 赵凌平, 梁方晖, 等. 封育年限对典型草原大针茅无性系构件组成与生长的影响[J]. 草业科学, 2021, 38(11): 2135-2143
- PING W M, ZHAO L P, LIANG F H, et al. Effects of grazing exclusion years on module structure and growth pattern of *Stipa grandis* clones in a typical steppe [J]. *Pratacultural Science*, 2021, 38(11): 2135-2143
- [33] 赵飘, 刘振亚, 王娜, 等. 云南高原湖泊水葱克隆生长与有性繁殖特征及影响因子[J]. 广西植物, 2022, 42(7): 1126-1135
- ZHAO P, LIU Z Y, WANG N, et al. Clonal growth and sexual reproduction characteristics and influencing factors of *Schoenoplectus tabernaemontani* in Yunnan Plateau lakes [J]. *Guihaia*, 2022, 42(7): 1126-1135

(责任编辑 彭露茜)