

# 异质性光照条件下匍匐茎草本野草莓的克隆整合

廖咏梅<sup>1</sup>, 雷泞菲<sup>2</sup>, 陈劲松<sup>3</sup>

(1. 西华师范大学 生物多样性研究中心, 四川 南充 637002; 2. 成都理工大学 材料与生物工程学院, 四川 成都 610059; 3. 中国科学院 成都生物研究所, 四川 成都 610041)

**摘要:** 通过盆栽实验,研究了匍匐茎草本野草莓在异质性光照条件下的克隆整合。结果显示,克隆整合显著增强了野草莓胁迫分株段的生长,损-益分析表明未受胁迫分株没有显著损耗,整个克隆片段的生长得到显著提高。在局部遮荫处理,克隆整合对克隆形态可塑性的修饰作用没有观察到。最后,讨论了克隆植物对环境的生态适应意义。

**关键词:** 野草莓; 环境异质性; 克隆整合

**中图分类号:** Q943.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2006)05-0503-04

## Clonal integration of a stoloniferous plant (*Fragaria vesca*) in response to heterogeneous light

LIAO Yong-mei<sup>1</sup>, LEI Ning-fei<sup>2</sup>, CHEN Jing-song<sup>3</sup>

(1. Research Center of Biodiversity, China West Normal University, Nanchong 637002, China; 2. Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China; 3. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

**Abstract:** A container experiment was conducted to study clonal integration of stoloniferous *Fragaria vesca* under light heterogeneity. The results showed that clonal integration greatly enhanced the growth of stressed ramets. Cost-benefits analysis showed that the connected un-stressed ramets did not incur any cost, and the growth of the whole clonal fragments was enormously enhanced. However, the modification of local response of ramets characteristics to shading due to physiological integration was not observed in the experiment. Finally, adaptation of clonal plants to environments were discussed.

**Key words:** *Fragaria vesca*; environmental heterogeneity; clonal integration

植物生长和繁殖所需的各种资源如光照、水分和土壤养分等在时间和空间上通常都呈异质性分布(Frankland等,1963;Caldwell等,1994),植物生境条件在水平空间上的异质性常常表现为斑块性(patchiness),即使在很小的尺度上这种异质性也能观测到(Stuefer,1996)。克隆植物通过匍匐茎或根状茎进行水平扩展,其克隆分株能占据不同资源水平的生境空间。由于其相邻分株在一定时间内通过匍匐茎或根状茎相互连接,从而实现源-汇间的光合

产物、水分、养分等资源传递,这一现象被称为克隆整合(Pitelka等,1985;Marshall,1990)。研究显示,克隆整合可能会增强克隆植物在异质性生境中的存活与生长,从而提高其适合度(Pitelka等,1985)。

克隆整合对克隆植物在各种逆境中的生存(适应)能力的贡献一直是克隆植物生态学研究的重要问题之一。分株间的匍匐茎或根状茎连接为分株间信号和资源的传导(生理整合)提供了基础。这样,分株不仅能够与其所处的小生境相互作用(局部反

收稿日期: 2005-04-18 修回日期: 2005-10-30

基金项目: 四川省重点学科建设项目(SZD0420)[Supported by Key Subjects Construction Program of Sichuan Province (SZD0420)]

作者简介: 廖咏梅(1970-),女,四川达州人,讲师,研究方向为环境生态学,(E-mail)liaoyongmei117@tom.com。

应),而且也能够与相连的其他分株所处的小生境相互作用(非局部反应)。因此,克隆植物在斑块环境中的克隆整合修饰作用也是理解克隆植物利用环境异质性对策的重要基础之一(陈劲松等,2004)。

我们以匍匐茎克隆草本野草莓(*Fragaria vesca*)为研究对象,设置了部分遮荫和匍匐茎切断处理。拟回答以下问题:(1)当与未遮荫克隆分株相连时,遮荫克隆分株和整个克隆片段是否获得显著的收益?(2)克隆整合修饰作用是否对克隆分株的形态特征有影响?

## 1 研究对象和研究方法

### 1.1 研究对象

蔷薇科草莓属的野草莓是一种矮小的多年生草本,叶具一细长的叶柄,长在缩短的茎上,每片叶由3小叶(稀2小叶)组成,呈典型的莲座型。茎细长,匍匐,节上常生根,该植物通过产生较长的地上匍匐茎表现出克隆生长习性,一个生长季中,单个分株可生出1~4个匍匐茎。当实生苗生长一定时间后,其直立茎节上的一个或多个侧芽开始形成匍匐茎;匍匐茎在横向生长一段时间后,其顶芽转向上形成节间极度缩短的直立茎,直立茎基部产生许多不定根,从而形成分株。此过程不断重复,形成具有合轴分枝型(sympodial branching)的地面匍匐茎网络系统。当与潮湿的土壤接触时,可在匍匐茎节点上生根形成分株,野草莓分株间隔距离较大,具游离型的克隆构型。5月上旬野草莓即可开花,7月上旬果实成熟,夏末时,所有的匍匐茎开始枯萎。野草莓广泛分布于四川、吉林、陕西、甘肃、新疆、云南、以及贵州(渝德浚,1985)。它的生境主要是林内或森林边缘。

### 1.2 实验设计

从阿坝藏族自治州的米亚罗地区(海拔3 944 m)采集10株植物,每一株植物至少有8个新近产生的分株,种在中国科学院华西亚高山植物园(海拔1 900 m)。将这些植物分成克隆片段,每个克隆片段是由大小相似的两个分株组成。在这些分株对中,更接近母本的分株称为近端分株,而较远的一个称为远端分株。将这些分株对放在沙池进行大约两周的培养,在培养过程中保持分株间的匍匐茎不受损害。当这些克隆分株都产生一些不定根后,将这些克隆片段移栽到盛满河沙的池中(长1 m、宽1 m、高0.15 m),每个池中放一个克隆片段。经过一

周的恢复生长,对克隆片段进行标准化。在实验开始时,植株高约3.0~4.0 cm。为回避资源向顶或向基传输的影响,在实验中对远端分株进行局部遮荫,用黑色中性遮荫网,遮荫下的PAR强度约为未遮荫的25%,然后采用匍匐茎切断和不切断两种处理。实验期间,每周对实验植物施以营养液( $0.083 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CO}(\text{NH}_2)_2$ ,  $0.022 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{KH}_2\text{PO}_4$ ) 3 L,并施适量的水,使水分和养分不成为植物生长的限制因子。实验从2004年7月10日至9月10日,实验结束后进行收获。

10株植物的分株对的每个处理10个重复,以保证各处理的表型差异不是由于植株间的遗传差异所引起的(Hutchings等,1994)。

### 1.3 测量和分析

分别计数了远端克隆分株部分、近端克隆分株部分以及整个克隆片段的分株数,并用直尺测定其匍匐茎长度和叶柄长。远端和近端分株的叶面积采用称重法来计算(Ye等,2001),首先计算厚薄均匀纸单位面积的重量,然后将叶片描在纸上,剪下纸样并称量,除以单位面积纸的重量即得叶面积。上述指标测定完后,将远端和近端分株分成根、叶(包括叶柄)和匍匐茎三部分,在70℃的烘箱中连续烘54 h,然后用分析天平(精度0.000 1 g)称重。采用One-way ANOVA对近端、远端部分以及整个克隆片段的生物量、分株数和匍匐茎总长和近端、远端部分的叶面积、叶柄长、匍匐茎节间长进行分析,并用Duncan法对均值进行多重比较。

## 2 结果

### 2.1 克隆生长特征

匍匐茎切断处理对远端遮荫分株部分以及整个克隆片段的生物量、匍匐茎总长和分株数有显著影响(图1)。与匍匐茎切断处理相比,当与远端遮荫分株部分相连时,近端分株部分克隆生长特征没有显著的损耗(图1)。由此可见,克隆整合使得野草莓远端遮荫分株部分和整个克隆片段在异质性光照条件下获得显著收益。

### 2.2 克隆形态特征

匍匐茎切断处理对远端遮荫分株的叶面积和叶柄长没有显著影响(图2)。与匍匐茎切断处理相比,当与远端遮荫分株相连时,近端分株的叶面积、匍匐茎节间长和叶柄长没有显著的变化(图2)。由

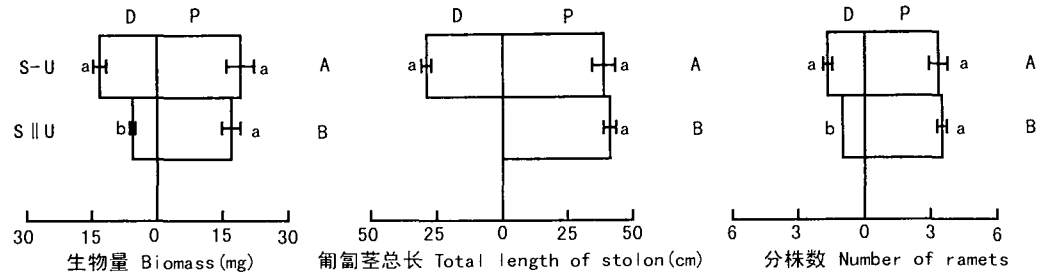


图 1 野草莓远端克隆分株部分(D)、近端克隆分株部分(P)和整个克隆片段的生物量、分株数和匍匐茎总长度(均值±标准误)

Fig. 1 Biomass(mean±SE), total stolon length(mean±SE) and number of ramets(mean±SE) of the distal clonal part, the proximal clonal part and whole clonal fragments in *Fragaria vesca*

匍匐茎连接和切断处理分别表示为 S-U 和 S||U, 远端、近端克隆分株部分之和表示克隆片段, 远端克隆分株部分、近端克隆分株部分具相同小写字母和整个克隆片段具相同大写字母的在  $p=0.05$  差异不显著。

The connection and disconnection treatments between the shaded and the unshaded clonal parts are coded as S-U and S||U respectively. The measurements for clonal fragments are the sum of those for the distal and the proximal clonal parts. For the proximal part and the distal part, horizontal bars sharing the same lowercase letters are not different at  $p=0.05$ . Characters of the clonal fragments marked by the same capital letter are not different at  $p=0.05$ .

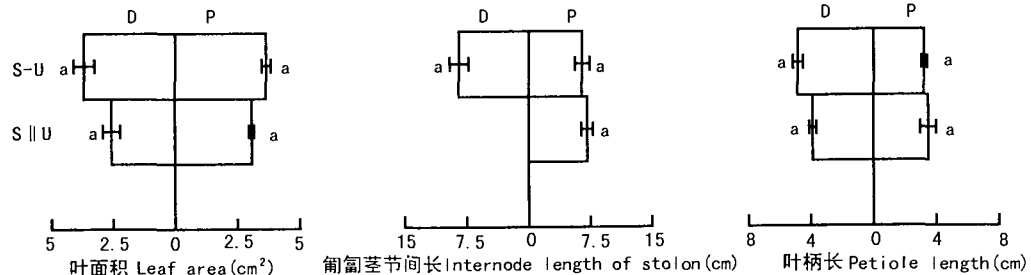


图 2 野草莓远端克隆分株(D)、近端克隆分株部分(P)的叶面积、平均匍匐茎节间长、叶柄长(均值±标准误)

Fig. 2 Leaf area (mean±SE), internode length of stolon(mean±SE), petiole length (mean±SE), of the distal clonal parts and the proximal clonal parts in *Fragaria vesca*

匍匐茎连接和切断处理分别表示为 S-U 和 S||U, 远端克隆分株部分、近端克隆分株部分具相同小写字母的在  $P=0.05$  差异不显著。

The connection and disconnection treatments between the shaded and the unshaded clonal parts are coded as S-U and S||U respectively. For the proximal part and the distal part, horizontal bars sharing the same lowercase letters are not different at  $p=0.05$ .

此可见, 克隆整合修饰作用对克隆分株的形态特征没有显著影响。

### 3 讨论

光合产物、水分和养分等资源从“源分株”向“汇分株”的传输, 可能会影响“源分株”的生长(Pitelka 等, 1985)。本实验中, 野草莓相连分株间的克隆整合并未导致近端克隆分株部分(未遮荫)的显著损耗(图 1)。实验中, 远端克隆分株部分和整个克隆片段的净收益类似于受局部环境胁迫的许多物种如 *Glechoma hederacea* (Slade 等, 1987)、局部干旱胁迫的 *Hydrocotyle bonariensis* (Evans, 1991) 和 *Potentilla anserina* (van 等, 1999)、局部养分胁迫的 *G. hederacea* (Slade 等, 1987) 和 *H. bonariensis* (Evans, 1991)、局部盐分胁迫的 *H. bonariensis* experi-

encing local salinity (Evans 等, 1992)、局部病原体感染的 *Carex arenaria* (D' Hertefeldt 等, 1998) 和局部沙埋的 *P. anserina* (Yu 等, 2002)。本实验中, 野草莓近端克隆分株部分未遭受显著损耗的可能原因之一在于, 输出到远端遮荫克隆分株部分的资源, 对于近端克隆分株部分而言, 往往是维持其生长和繁殖多余的部分。因此, 失去这些资源将不影响近端克隆分株部分的存活和生长。如 *G. hederacea* (Slade 等, 1987) 和 *P. anserina* (van 等, 1999) 没有显著损耗的另一种可能解释在于, 近端克隆分株部分的资源吸收速率或资源吸收结构由于受到相连远端遮荫克隆分株部分产生的强汇的影响而显著增加 (van Kleunen 等, 1999)。

野草莓广泛分布在林下或林缘生境中, 有时也生长于草本植物群落中, 其匍匐茎相连的克隆分株

可以跨越林下、林缘或没有高草的开阔地(Chen等, 2003),从而使其相连分株常常经历异质性光环境。克隆整合是克隆植物有效利用异质分布的资源,从而提高其存活与生长,被认为是一种重要的适应对策(Pitelka等,1985)。本实验中野草莓在经历了异质性光照处理,其相连分株间发生了克隆整合,而克隆整合提高了其适合度。因此,克隆整合对野草莓在其生境中的存活与生长是非常重要的。

张淑敏等(2000)研究发现,绢毛匍匐委陵菜遮荫斑块分株叶柄长度由于连着未遮荫斑块中的分株而变得更长。在我们的研究中,没有观察到克隆整合对克隆形态可塑性的修饰作用(图2)。环境变化导致对选择压力的可塑性反应可能影响物种存活和种群变化。研究显示,表型可塑性使得植物对环境变化的适应是有利的。然而,表型可塑性反应并不一定都是适应的。在资源水平低或环境胁迫的生境中,例如高盐草甸中,选择压力倾向于形态和生长可塑性低的植物(de Kroon等,1997; Yu等,2002)。在寒冷的极地苔原生境中,通常认为植物的表型可塑性是低的(Chapin等,1993; Diggle,1997),原因在于在如此生境中植物生长和形态可塑性的花费非常高(Hutchings等,1994)。我们研究中的植物来自海拔3 944 m的高山环境,低的大气温度以及由此所致的低的水分和养分供应显著影响植物的生长。在这种资源供应的时空变化不可预测生境中,高的形态可塑性并不一定有利于资源的获取(Hutchings等,1994)。在这样的生境中,克隆生长而非克隆形态更易对资源供应发生反应(Dong等,1999)。

### 参考文献:

- 渝德浚. 1985. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 37: 351—352.
- Chen JS(陈劲松), Dong M(董 鸣), Yu D(于 丹), et al. 2004. Intraclonal spatial division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resources(资源交互斑块性生境中两种不同分枝型匍匐茎植物的克隆内分工)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 24(5): 920—924.
- Chen JS(陈劲松), Dong M(董 鸣), Yu D(于 丹). 2003. The characteristics of stoloniferous herb *Fragaria vesca* L. ramet population and their variation along an altitudinal gradient in the eastern edge of the Qing-Zang Plateau in China(青藏高原东缘匍匐茎草本野草莓的分株种群特征及其沿海拔梯度的变化)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 23(3): 428—435.
- Caldwell MM, Percy RW. 1994. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Belowground[M]. San Diego: Academic Press, 106—123.
- Chapin III F S, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress[J]. *Am Nat*, 142: 78—79.
- D' Hertefeldt B, van der Putten W H. 1998. Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens[J]. *Oikos*, 81: 229—237.
- de Kroon H, van Groenendael J. 1997. The Ecology and Evolution of Clonal Plants[M]. Leiden: Backhuys Publishers, 203—274.
- Diggle P K. 1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis[J]. *Am J Bot*, 84: 149—154.
- Dong M, Alaten B. 1999. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, Chinese[J]. *Plant Ecology*, 141: 53—58.
- Evans J P. 1991. The effects of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial *Hydrocotyle bonariensis*[J]. *Oecologia*, 86: 268—275.
- Evans J P, Whitney S. 1992. Clonal integration across a salt gradient by a non-halophyte, *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae)[J]. *Amer J Bot*, 79: 1 344—1 347.
- Frankland J C, Ovington J D, Marcrac C. 1963. Spatial and seasonal variation in soil, litter and vegetation in some Lake District woods[J]. *J Ecol*, 51: 97—112.
- Hutchings M J, de Kroon H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition[J]. *Advances Ecol Res*, 25: 159—238.
- Marshall C. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets[M]//van Groenendael J, de Kroon H(eds). *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague: SFB Academic Publishing: 23—41.
- Pitelka L F, Ashmun J W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants[M]//Jackson J B G, Buss L W, Cook R E(eds). *The Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press: 399—435.
- Stuefer J F, Hutchings M J. 1996. Environmental heterogeneity and clonal growth: a study of the capacity for reciprocal translocation in *Glechoma hederacea* L[J]. *Oecologia*, 100: 302—308.
- Slade A J, Hutchings M J. 1987. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea* [J]. *J Ecol*, 75: 1 023—1 036.
- van Kleunen M, Stuefer J F. 1999. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling[J]. *Oikos*, 85: 135—145.
- Ye Y, Tan FY, Lu CY. 2001. Effects of soil texture and light on growth and physiology parameters in *Kandelia candel* [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 1: 42—49.
- Yu FH, Chen YF, Dong M. 2002. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China[J]. *Evol Ecol*, 15: 303—318.
- Zhang SM(张淑敏), Chen YF(陈玉福), Dong M(董 鸣). 2000. Clonal plasticity in response to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophylla* [J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 42: 89—94.