

DOI:10.11686/cyxb2024396

http://cyxb.magtech.com.cn

韩大勇, 杨允菲, 李海燕, 等. 基于天然草地12种根茎禾草种群构件年龄结构与衰老过程的趋同适应普遍模式. 草业学报, 2025, 34(11): 217-226.

HAN Da-yong, YANG Yun-fei, LI Hai-yan, *et al.* Universal models of convergent adaptation based on the age structure and senescence process of population modules of 12 rhizomatous grass species in natural grassland, China. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(11): 217-226.

## 基于天然草地12种根茎禾草种群构件年龄结构与衰老过程的趋同适应普遍模式

韩大勇<sup>1</sup>, 杨允菲<sup>1,2\*</sup>, 李海燕<sup>2</sup>, 张维<sup>1</sup>

(1. 新疆薰衣草资源保护与利用重点实验室, 伊犁师范大学生物科学与技术学院, 新疆 伊宁 835000; 2. 植被生态科学教育部重点实验室, 东北师范大学草地科学研究所, 吉林 长春 130024)

**摘要:** 根茎禾草是典型的无性系植物, 其生活型为地下芽植物, 也是北方草原广泛分布的优势植物。将多种根茎禾草研究的零散报道加以集成, 从其共同特征中寻找普遍模式, 揭示同一生活型植物趋同适应的生物学与生态学机理及进化意义。在近30年相关研究成果中, 选用具代表性并且数据丰富的12种根茎禾草, 每种均选用放牧场、割草场和围栏封育草地3种利用方式, 进行了种群构件年龄结构与衰老过程的比较与理论分析。主要发现包括: 1) 所有12种根茎禾草构件的寿命均具有有限性, 分蘖节最多可繁殖4个世代, 最长寿命为5年, 根茎的最长寿命为4年; 2) 3种构件(分蘖株、根茎和芽)的数量除了个别放牧场为稳定型年龄结构外, 其余均为增长型年龄结构; 3) 分蘖节大多从2龄级开始迅速衰老, 根茎的衰老过程相对缓慢。根茎禾草在趋同适应过程中所形成的以根茎芽补充更新1龄级分蘖株的繁殖方式, 具有两个进化意义: 对于个体, 成功地实现了种子实生苗一旦定居, 其基株基因便长寿乃至永生的进化极致; 对于种群, 不仅维持了构件的增长型年龄结构, 也扩展了生长空间, 减少了根茎芽形成的分蘖株与亲株分蘖节芽形成的不同龄级分蘖株之间的竞争。这些适应对种群的生存与发展具有重要的进化意义。

**关键词:** 生活型; 无性系植物; 营养繁殖; 构件; 年龄谱; 分蘖株生产力; 根茎贮藏力

## Universal models of convergent adaptation based on the age structure and senescence process of population modules of 12 rhizomatous grass species in natural grassland, China

HAN Da-yong<sup>1</sup>, YANG Yun-fei<sup>1,2\*</sup>, LI Hai-yan<sup>2</sup>, ZHANG Wei<sup>1</sup>

1. Xinjiang Key Laboratory of Lavender Conservation and Utilization, School of Biological Science and Technology, Yili Normal University, Yining 835000, China; 2. Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

**Abstract:** Rhizomatous grasses are typical clonal plants with a geophytic life form, often found as dominant species widely distributed in China's northern grasslands. This study synthesizes fragmented research findings on various rhizomatous grasses, identifies common patterns from their shared characteristics, and elucidates the biological, ecological, and evolutionary mechanisms underlying the convergent adaptation of plants with the same life form. Based on three decades of related research, 12 representative rhizomatous grass species with robust datasets were

收稿日期: 2024-10-13; 改回日期: 2025-02-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171682, 31472134, 31170504, 30770397, 30270260, 30070137, 39770536)资助。

作者简介: 韩大勇(1978-), 男, 吉林榆树人, 教授, 博士。E-mail: 411430667@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yangyf@mail.nenu.edu.cn

selected. For each species, three land-use types: grazed pasture, mown meadow, and fenced grassland, were analyzed to compare and theoretically interpret the age structure and senescence processes of population modules. Key findings include: 1) All 12 species exhibit finite lifespans in their modules. Tiller nodes can reproduce up to four generations, with a maximum lifespan of five years, while rhizomes have a maximum lifespan of four years. 2) The age structures of three module categories (tillers, rhizomes, and buds) are predominantly expanding type, except in some cases in grazed pastures where stable age structures are observed. 3) Senescence in tiller nodes accelerates significantly from the second age class, whereas rhizome senescence progresses more gradually. The convergent adaptation of rhizomatous grasses has led to a reproductive strategy wherein rhizome buds replenish first-age-class tillers. This strategy achieves two evolutionary milestones: for individuals, once seedlings establish, the genetic lineage of the maternal plant attains longevity or even virtual immortality. For populations, it sustains expanding age structures in modules, expands spatial occupancy, and reduces competition between tillers derived from rhizome buds and those from parental tiller node buds of varying age classes. These adaptations hold critical evolutionary significance for population survival and proliferation.

**Key words:** life-form; clonal plants; vegetative propagation; modules; age spectrum; tiller productivity; rhizome storage capacity

植物对环境的适应有趋同适应和趋异适应。趋同适应是指不同种类的植物在相同或相似的环境条件下形成相同或相似的适应方式和途径,其结果是不同种类植物表现出共同或相似的外貌<sup>[1]</sup>。自从 Humboldt 于 1808 年按植物趋同适应的外貌特征划分生活型以来,许多著名学者都从生长型、休眠芽类型等趋同适应的方式上开展过系统研究,建立了多种不同的植物生活型分类系统<sup>[1]</sup>。但是,由于受到研究方法的限制,趋同适应的研究 200 多年来始终处于群落组成生态结构变化的比较描述阶段。

根茎型禾草是北方草原广泛分布的优势植物,也是典型的无性系植物,它们除了具有营养繁殖与有性生殖多样化的繁殖系统,还具有相似的更新特征,在林缘草地、典型草原、草甸草原、盐渍化草甸、山地草原均经常依靠营养繁殖形成单一优势种群落。根茎生于地表下 10~20 cm 土层中,在 Raunkiaer 按休眠芽位置划分的生活型分类系统中,根茎型禾草归于地下芽植物大类中。在植物对生态环境的长期适应过程中,尽管亲缘关系较远的不同区系植物种类在形态和生理特性等方面存在较大差异,但同一生活型所具有的趋同适应特性也是其进化的结果。长期以来,有关植物的适应研究基本在系统进化物种的种群以下水平进行,并向更微观的分子、基因水平发展。而对种群以上宏观生态类群如某植物生活型在趋同适应中各种相同或相似的生命活动规律,及其趋同适应进化机理等问题,却一直未能得到试验验证。因此,开展北方草原根茎型禾草广布建群种和局域优势种植物趋同适应特性的系统性研究,经过一定的研究积累,便可从同一生活型的若干植物种群构件的年龄结构和繁殖特性的相似性,以及构件生长发育与衰老过程的相似性中,找到有关趋同适应的普遍模式,解析其生物学与生态学机理及进化意义,继而推动宏观进化生态学实验研究向纵深发展。

## 1 根茎禾草种群年龄结构的系统研究和 30 年的研究积累

中国的北方天然草原区从大兴安岭向松嫩平原延伸的山前台地向西一直到青藏高原东南缘,构成一个大致东西走向的带状分布区域。该区域属温带干旱、半干旱大陆性季风气候,四季分明。降水量为 200~350 mm,东部较为湿润,向西降水量逐渐减少,土壤类型自东向西依次分布黑钙土、栗钙土、棕钙土、棕漠土<sup>[2]</sup>。以羊草 (*Leymus chinensis*) 为建群种或共建种的羊草草地是中国北方天然草原的主要类型,广泛分布于内蒙古中东部和东北松嫩平原。羊草为根茎型无性系禾草,营养繁殖力强,并在羊草草地经常形成单一优势种羊草群落。羊草叶量大,营养丰富,草质优良,无论是显域的羊草草甸草原和羊草草原,还是隐域的羊草草甸,都是优质的放牧场和割草场。但是,在草地畜牧业生产中,由于过度放牧普遍引起草地植被稀疏、优良牧草比例减少、牧草生产力及其

质量同时下降的草地退化现象。为了解决草地退化和退化草地恢复等生产问题,东北师范大学草地科学研究所,在所长祝廷成教授领导下,从20世纪60年代初开始草地植被生态的基础研究,70年代末恢复研究生招生制度后,在研究生毕业论文的选题上重视前沿、热点问题及学科薄弱领域。由于当时招生少,研究队伍力量薄弱,早期的研究生大多都留校工作,并继续从事学位论文的方向或领域的发展与深入研究。随着研究队伍的壮大,各研究领域不断形成了团队。草地植物种群生态学研究团队一直得到国家自然科学基金项目资助,围绕种群生态学研究的核心问题——种群动态开展相关研究。其中,种群年龄结构是反映种群内不同年龄组成员的数量配置状况,可较好地预判种群数量变化过程。最初在“羊草群体寿命的研究”(刘庚长主持,1991—1994年)项目中,便以种群为研究对象,创建了羊草种群年龄结构的研究方法,第一篇相关成果于1995年发表在《植物学报》<sup>[3]</sup>。完善根茎无性系植物种群构件研究方法后<sup>[4]</sup>,继续对不同利用扰动或不同生境的羊草及草地其他根茎禾草种群的年龄结构开展了系统研究,研究地区和生境包括松嫩平原草甸、科尔沁草甸草原、呼伦贝尔沙地草场、新疆伊犁草甸与河漫滩草地等,除了专业学术期刊发表论文,还有18名研究生选题做相关内容研究的学位论文,至今已有近30年的研究积累。

## 2 根茎禾草种群营养繁殖世代的龄级构建与形态学鉴别方法

生物普遍具有繁殖特征。任何生物个体都有出生、生长、衰老和死亡过程。繁殖使物种延续和发展,使种群繁荣。植物有两种繁殖方式,一种是通过有性生殖的种子萌发形成植株的有性繁殖,一种是通过植物体某营养器官分化芽形成植株的营养繁殖。植物均为构件生物,对于根茎型无性系禾草来说,分蘖株有营养株和生殖株,其基部的分蘖节都可以产生芽,根茎节也可以产生芽,这些芽如果向上生长就形成分株,如果横向生长就形成根茎。所以,根茎禾草种群的构件包括分蘖株、芽和根茎。

温带草原区四季分明,草原上的多年生草本植物也总是发生“一岁一枯荣”的季相变化。这就意味着冬季“枯”的只是地上部分,而地下如单子叶植物的分蘖节和根茎,双子叶植物的根颈和根等具有营养繁殖力的宿生器官为多年生,春季能重新生长起来。表面看来,草原上的所有植株都是当年生长起来的,就植株而言,不存在年龄结构问题。但产生这些植物的宿生器官如分蘖节、根茎和根颈等均为多年生,如果把分蘖节不断形成的植株作为营养繁殖世代计,当年生长的植株均是由不同营养繁殖世代组成,根茎禾草种群分蘖株的龄级结构实际上就是营养繁殖世代的结构。经过对分蘖节和根茎形态特征的详细观察,发现根茎禾草的分蘖节均按合轴分枝方式分蘖成株,而单子叶植物没有次生长,不同世代的分蘖株在分蘖节的不同位置上可留下明显的株痕。于是创建了分蘖株和芽的龄级按分蘖节繁殖世代计,根茎的龄级以实际生活年限计的划分与识别方法<sup>[4]</sup>。在此方法中,首先界定分蘖节的营养繁殖世代,以根茎芽形成的分蘖株作为一个新世代的开始,即凡是根茎芽形成的分蘖株为营养繁殖第一世代的是1龄株,由1龄级株分蘖节产生的分蘖株为营养繁殖第二世代的是2龄株,以此鉴别分蘖株龄级;凡是根茎芽为0龄芽,由1龄分蘖节产生的芽为1龄芽,由2龄分蘖节产生的芽为2龄芽,以此鉴别芽龄级。芽是潜在营养繁殖种群,与现实种群分蘖株的关系是:0龄级芽可以补充下一生长季种群的1龄级分蘖株,1龄级芽可成为下一生长季种群的2龄级分蘖株,2龄级芽可成为下一生长季种群的3龄级分蘖株。此方法准确、易于识别和测量,能够实现对同一生活型多种植物采用相同的方法进行部分相同内容的研究。

## 3 根茎禾草的种类和相同研究内容的筛选

在近30年对根茎禾草种群构件结构的研究积累中,由于不同研究者侧重的科学问题具多样性,其研究种类和内容均比较丰富。本研究为了便于比较分析,选用既具有代表性、数据积累丰富,又在北方草地广泛分布,并在局域生境均可以形成单一优势种群落的12种根茎禾草,包括羊草<sup>[3,5-11]</sup>、光稃香草(*Anthoxanthum glabrum*)<sup>[12-13]</sup>、牛鞭草(*Hemarthria sibirica*)<sup>[11,14]</sup>、毛秆野古草(*Arundinella hirta*)<sup>[11,15-17]</sup>、根茎冰草(*Agropyron michnoi*)<sup>[18-21]</sup>、大拂子茅(*Calamagrostis macrolepis*)<sup>[11,22-23]</sup>、假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)<sup>[24-26]</sup>、拂子茅(*Calamagrostis epigejos*)<sup>[11,27]</sup>、短芒大麦(*Hordeum brevisubulatum*)<sup>[11,28-29]</sup>、大油芒(*Spodiopogon sibiricus*)<sup>[30-32]</sup>、赖草(*Leymus secalinus*)<sup>[33-34]</sup>、无芒雀麦(*Bromus inermis*)<sup>[35-36]</sup>。每种禾草均选用放牧场、割草场和围栏封育草地3

种利用方式。相同研究内容包括能够反映种群动态的3种构件(分蘖株、根茎和芽)的年龄结构,能够反映构件衰老过程的不同龄级生殖分蘖株和营养分蘖的生产力,以及不同龄级根茎的物质贮藏力。由于根茎禾草不同种类分蘖株的大小差异较大,按照环境容纳量原理,在相同良好生境中,分蘖株小的种类密度大,分蘖株大的种类密度小,实际取样的密度也均差异较大,并且同一种根茎禾草在不同生产利用的草地中其密度差异也较大。因此,本研究3种构件的年龄结构均采用年龄谱这一相对数量指标。许多研究者开展季节动态研究,分株构件的年龄谱和分蘖株生产力多选择在种群数量相对稳定、群落生产量最大的8月数据,根茎长度和芽的年龄谱,以及不同龄级根茎的物质贮藏力多选择在接近入冬前停止生长的9月底和10月初,即最后一次取样的数据。分蘖株的生产力和根茎的物质贮藏力仅选用围封草地的数据。

#### 4 根茎禾草种群趋同适应的普遍模式

##### 4.1 分蘖株普遍为增长型年龄结构

在生长季旺盛期,北方草地12种根茎禾草种群分蘖株由2~4个龄级组成。其中,3种利用方式草地的羊草、根茎冰草和无芒雀麦均由4个龄级组成;短芒大麦由3个龄级组成;光稈香草和牛鞭草均由2个龄级组成;毛秆野古草和大油芒由3~4个龄级组成;拂子茅、大拂子茅、假苇拂子茅和赖草由2~3个龄级组成。各种群在割草场和围封草地均为随着龄级增加所占比例减少的增长型年龄结构,在放牧场个别种类如根茎冰草、无芒雀麦和短芒大麦均以2龄级所占比例最大,但与1龄级相近,呈稳定型外,大多也为增长型年龄结构(图1)。反映了12种根茎禾草的分蘖节最多可繁殖4个世代,具有相同的依靠根茎芽补充1龄级分蘖株,维持其种群分蘖株的增长型年龄结构。

##### 4.2 根茎累积长度普遍为增长型年龄结构

在生长季末期,北方草地12种根茎禾草种群根茎累积长度由2~4个龄级组成。其中,3种利用方式草地的羊草、根茎冰草和无芒雀麦均由4个龄级组成;拂子茅、假苇拂子茅、短芒大麦和牛鞭草由3个龄级组成;光稈香草由

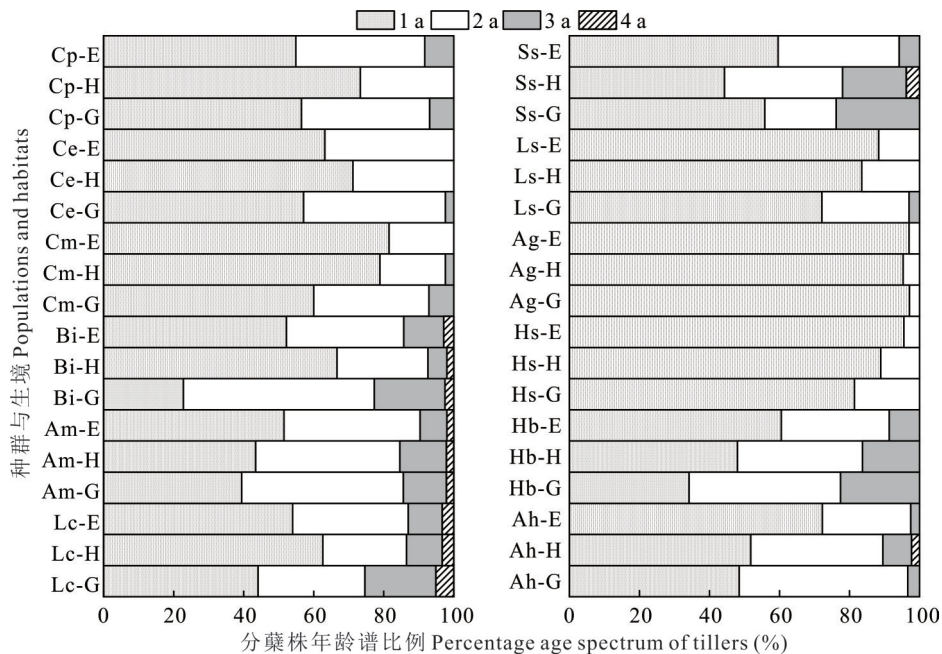


图1 3种利用方式草地12种根茎禾草种群分蘖株的年龄谱

Fig. 1 Age spectrum of population tillers for 12 rhizomatous grasses under three types of grassland utilization

Lc: 羊草 *L. chinensis*; Am: 根茎冰草 *A. michnoi*; Bi: 无芒雀麦 *B. inermis*; Cm: 大拂子茅 *C. macrolepis*; Ce: 拂子茅 *C. epigejos*; Cp: 假苇拂子茅 *C. pseudophragmites*; Ah: 毛秆野古草 *A. hirta*; Hb: 短芒大麦 *H. brevisubulatum*; Hs: 牛鞭草 *H. sibirica*; Ag: 光稈香草 *A. glabrum*; Ls: 赖草 *L. secalinus*; Ss: 大油芒 *S. sibiricus*; G: 放牧场 Grazing pasture; H: 割草场 Mowing meadow; E: 围栏封育草地 Fenced enclosure grassland. 所有数据来源于文献[3,5-36]。All data are from References [3,5-36]. 下同 The same below.

2 个龄级组成;大拂子茅、毛秆野古草、大油芒和赖草均由 3~4 个龄级组成(图 2)。各种群在割草场和围封草地均随着龄级增加所占比例减少的增长型年龄结构,在放牧场大多为 1 和 2 龄级所占比例较为相近的稳定型年龄结构。反映了 12 种根茎禾草的根茎最多存活 4 年,具有相同的每年生长出大量根茎,维持其种群根茎累积长度的增长型年龄结构。

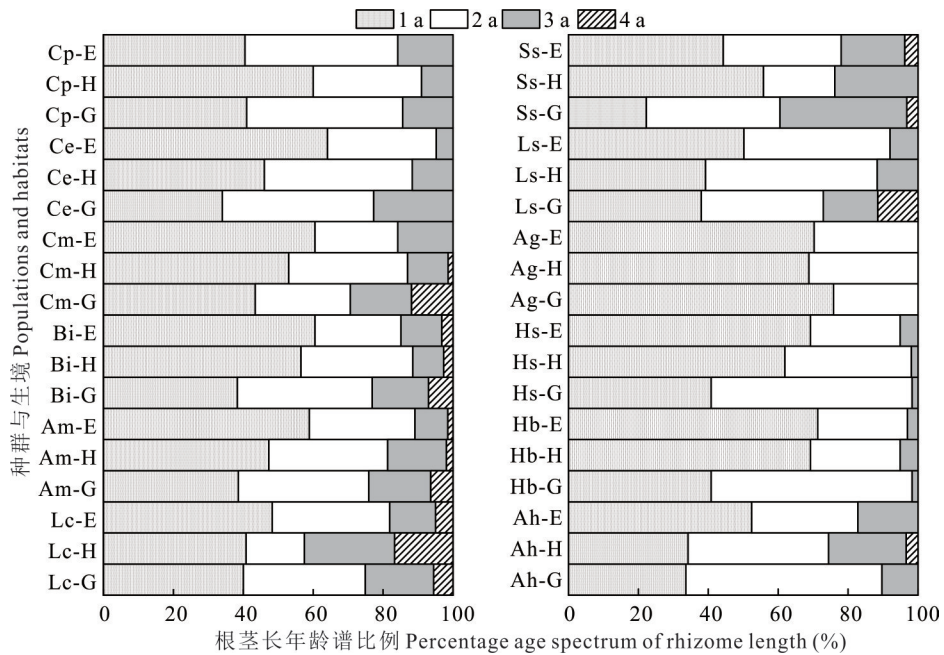


图 2 3 种利用方式草地 12 种根茎禾草种群根茎长的年龄谱

Fig. 2 Age spectrum of rhizome length of populations for 12 rhizomatous grasses under three types of grassland utilization

### 4.3 芽普遍为增长型年龄结构

在生长季末期,北方草地 12 种根茎禾草种群的芽由 2~5 个龄级组成。其中,3 种利用方式草地的羊草均由 5 个龄级组成;根茎冰草和大拂子茅均由 4 个龄级组成;拂子茅、毛秆野古草和赖草均由 3 个龄级组成;光稈香草和牛鞭草均由 2 个龄级组成;假苇拂子茅、大油芒由 3~4 个龄级组成;无芒雀麦和短芒大麦由 3~5 个龄级组成(图 3)。各种群在割草场和放牧场均为随着龄级增加所占比例减少的增长型年龄结构,在围封草地个别种群如无芒雀麦和假苇拂子茅为 1 龄级所占比例少于 2 龄级,整体上为稳定型外,大多也为增长型年龄结构。反映了 12 种根茎禾草具有相同的每年生长出大量 0 龄级根茎芽并维持其种群芽数的增长型年龄结构。

### 4.4 分蘖株生产力普遍随着龄级增加而下降

在生长季最旺盛的 8 月,在围封草地的积累数据中,12 种根茎禾草中 2 龄级以上有生殖分蘖株的有 9 种。经统计比较,随着龄级的增加,两种分蘖株的平均单株生产力均呈下降趋势(图 4)。其中,营养分蘖株中羊草和短芒大麦在 4 个龄级之间均达到了显著差异( $P < 0.05$ ),毛秆野古草在 3 个龄级之间均达到了显著差异,根茎冰草和大拂子茅均为 1 龄级显著高于 2 龄级;生殖分蘖株中毛秆野古草、无芒雀麦、根茎冰草、大拂子茅、大油芒和假苇拂子茅 6 个种群均为 1 龄级显著高于 2 龄级,羊草和短芒大麦的 3 个龄级之间,以及拂子茅的 2 个龄级之间均没有显著差异( $P > 0.05$ )。事实上,分蘖株生产力变化是其分蘖节衰老过程的体现。9 种根茎禾草种群的营养分蘖株和生殖分蘖株的分蘖节均有 2/3(6 种)从 2 龄级开始就显著衰老。

### 4.5 根茎的物质贮藏力普遍下降缓慢

生长季末期,在围封草地 3 龄级以上 9 种根茎禾草中,具有 4 个龄级的羊草、赖草、大油芒和无芒雀麦均在 1~3 龄级之间没有显著差异( $P > 0.05$ ),均在 4 龄级显著下降( $P < 0.05$ ),大拂子茅在 3 龄级显著下降;具有 3 个龄级的 4 种禾草则变化多样,其中假苇拂子茅为 1 龄级显著高于 2、3 龄级,拂子茅为 3 个龄级之间均没有显著差异,毛

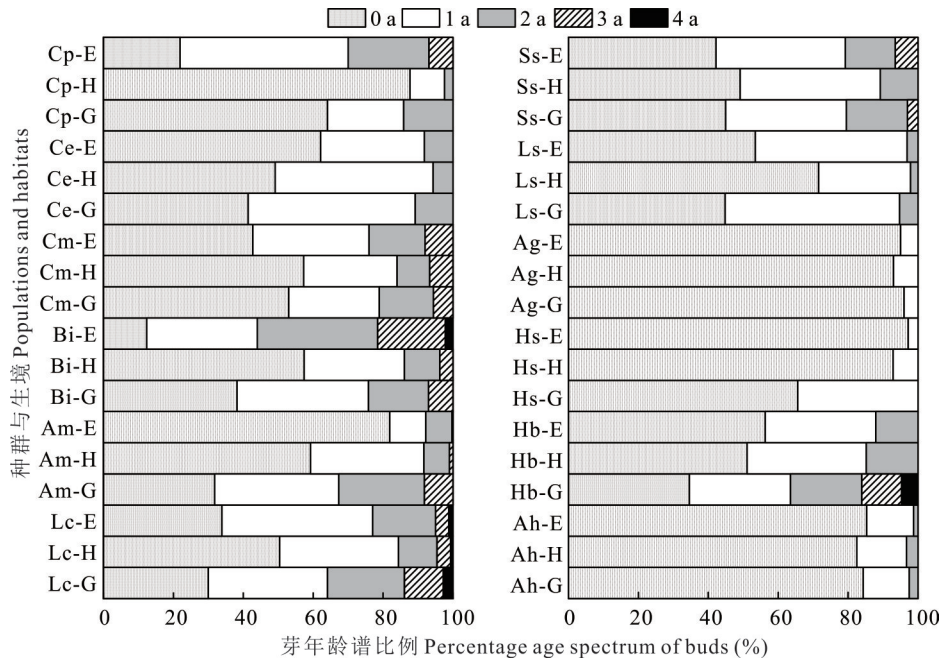


图3 3种利用方式草地12种根茎禾草种群芽的年龄谱

Fig. 3 Age spectrum of population buds for 12 rhizomatous grasses under three types of grassland utilization

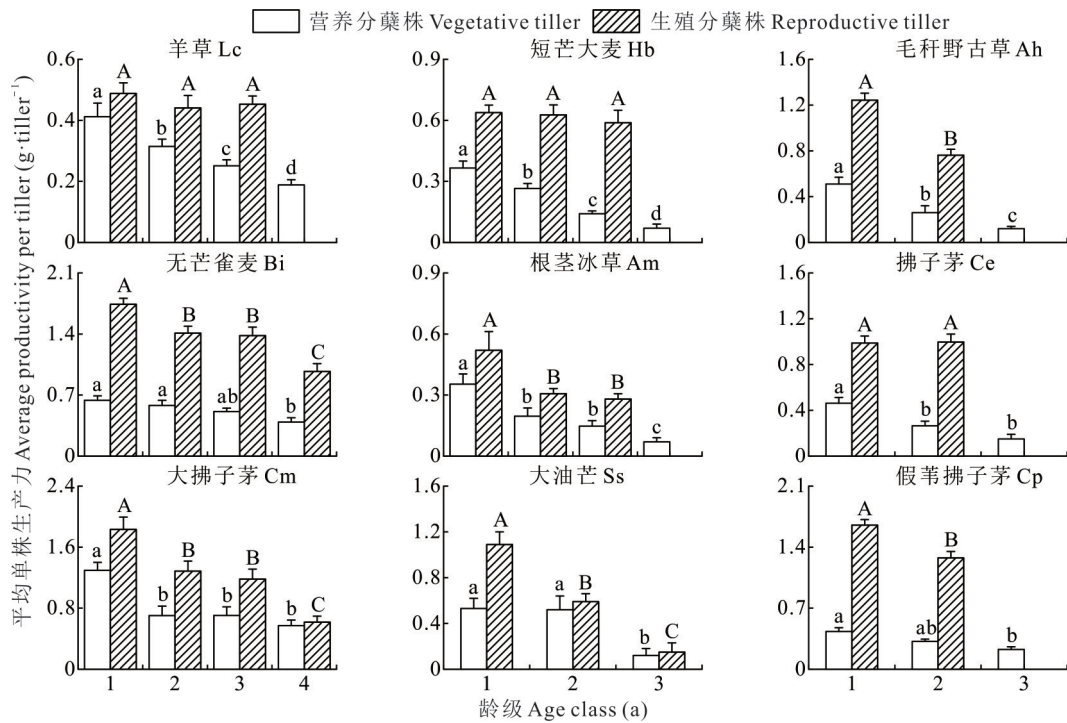


图4 围封草地9种根茎禾草种群营养分蘖株和生殖分蘖株的平均单株生产力

Fig. 4 Average productivity per-tiller of vegetative tillers (V) and reproductive tillers (R) of 9 rhizomatous grass populations in enclosed grassland

不同小写字母表示营养分蘖株间差异显著,不同大写字母表示生殖分蘖株间差异显著,下同。Different lowercase letters indicate significant differences among vegetative tiller individuals; Different uppercase letters indicate significant differences among reproductive tiller individuals. The same below.

秆野古草为3龄级显著低于2龄级,牛鞭草则3个龄级之间均存在显著差异( $P < 0.05$ ,图5)。事实上,根茎贮藏力变化也是其根茎衰老过程的体现。9种根茎禾草种群根茎的衰老大多有一个相对缓慢的过程。

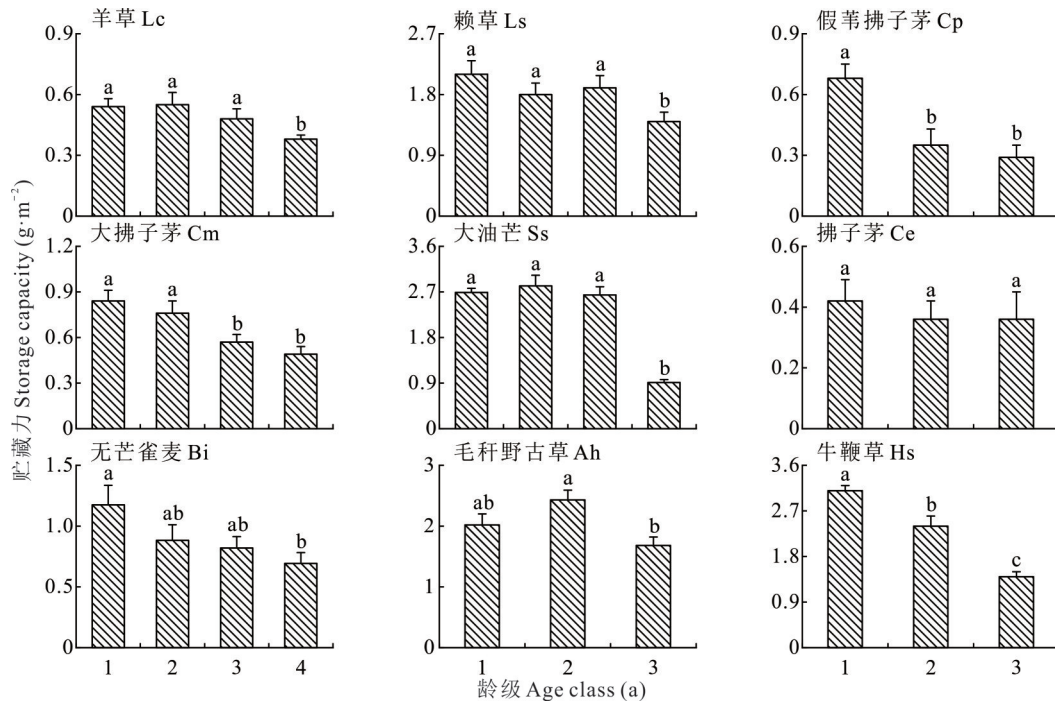


图 5 围封草地 9 种根茎禾草种群平均单位长度的根茎贮藏力

Fig. 5 Average storage capacity per unit length of rhizomes of 9 rhizomatous grass populations in enclosed grassland

## 5 根茎禾草种群趋同适应模式的理论分析

### 5.1 构件寿命的有限性

在根茎禾草种群构件中,根茎和分蘖节是多年生的。其中,在研究方法界定根茎的年龄以实际生活年限判断,在根茎年龄结构中最高龄级就是该种类根茎的最多生活年限<sup>[3-4]</sup>。12 种根茎禾草根茎由 2~4 个龄级组成。其中,羊草、根茎冰草、无芒雀麦、大拂子茅、毛秆野古草、大油芒和赖草 7 种相对长寿种类的根茎最多生活年限均为 4 年,而最短寿命光稈香草根茎的最多生活年限只有 2 年;分蘖株的年龄以分蘖节营养繁殖世代判断,在分蘖株年龄结构中最高龄级就是该种类分蘖节的最多世代数,依此再进一步判断分蘖节生活年限。在一个生长季内各种根茎禾草的分蘖节只在果后营养期繁殖一次。如果最初的根茎芽生长为冬性株,其分蘖节就跨越了两个生长季。因此,分蘖节的最多生活年限是最多世代数加一<sup>[3-4]</sup>。12 种根茎禾草种群分蘖株由 2~4 个龄级组成,其中,羊草、根茎冰草、无芒雀麦、毛秆野古草和大油芒 5 种相对长寿种类分蘖节最多生活年限均为 5 年,而光稈香草和牛鞭草 2 种相对短寿种类分蘖节的最多生活年限均为 3 年。不同龄级间分蘖株生产力和根茎养分贮藏力的变化可以在一定程度上反映其衰老过程。9 种根茎禾草种群无论营养分蘖株还是生殖分蘖株大多从 2 龄级就呈显著的衰老迹象,即使根茎的养分贮藏力衰老迹象普遍滞后,但也真实地反映其衰老。因此,各种根茎禾草的构件因衰老而导致其寿命均很有限。

对不同环境下各植物种群分蘖株、根茎和芽年龄结构对比表明,在种群能够进行充分生长的围封草地中,除假苇拂子茅、无芒雀麦和羊草之外,大部分植物种群的分蘖株、根茎和芽表现出相似的趋同适应方式,各类构件均以 1 a 所占比例最高。在受干扰的放牧草地,各植物种群的分蘖株、根茎和芽构件种群结构也表现出类似的变化趋势,各类构件尽管 1 a 级所占比例下降,而 2 或 3 a 级所占比例增加,但是总体上仍以 1 a 所占比例最高。说明无论是否受到干扰,各种根茎禾草的不同构件均具有协同的变化过程,共同维持种群的增长,表现出进化上的内在稳定性。

### 5.2 基株基因的长寿性与永生秘诀

贪生、怕死、追求长寿一并谓之“好生”。对于人类而言,“好生”虽然是每个健康人与生俱来的思想意识,但也

是本性;对于其他生物而言,“好生”则是生物进化最基本但尚未被科学认知的生物共同属性之一。纵观生物发展史,任何生物的个体都会在有限的生命活动时间里,克服千辛万苦活下来,都在为分分秒秒地延长寿命而抗争不止。根茎无性系禾草在趋同适应过程中形成了以营养繁殖更新,尤其以根茎芽补充更新1龄级(幼龄级)分蘖株的种群更新方式,致使一定空间范围内,不同龄级分蘖株总是来自同一粒种子萌发基株的无性繁殖,年复一年,长此以往,既实现了基株基因的长寿性,也是适宜环境条件下根茎禾草的基株基因获得永生的秘诀。不仅如此,根茎禾草趋同适应所产生根茎是一种既具营养繁殖,又可以贮藏大量营养的多功能构件。相对于分蘖节而言,根茎的营养物质贮藏量远多于分蘖节,而相对于分蘖节芽而言,根茎芽在形成分蘖株尚不能自给自足光合营养物质之前,从根茎就近获得的养分要比分蘖节芽形成的分蘖株更优先,在芽的最初生长阶段就占有优势。另外,根茎芽还蕴含种群层面生存与发展的进化意义,虽然植物营固着生长,但根茎生长具一定可动性,总是远离亲株,在扩展种群空间的同时,根茎芽形成的分蘖株也减少了与亲株分蘖节芽形成的不同龄级分蘖株之间的竞争<sup>[3]</sup>。分蘖株的大量形成客观上也有利于种群产生更多的种子,促进种群的有性生殖过程,从而更有利于种群的遗传变异,丰富种群的遗传多样性,扩大种群的空间分布范围,提高种群对不同环境的适应性。以上对根茎禾草基株无性繁殖的生物学与生态学原理的解析,也是对“好生”这一生物共同自然属性的最好诠释。根茎禾草在趋同适应过程中,成功地实现种子实生苗(基株)一旦定居,其基因将长生不死,达到极致“好生”的进化结果。在12种根茎禾草种群的构件组成中,根据分蘖株数量、根茎长度和芽数量大多保持增长型年龄结构等特征,在北方草地畜牧业生产管理中,根茎禾草草地一旦利用过度发生退化,采用围栏封育的方法,便可快速自然恢复。

#### 参考文献 References:

- [1] Yang Y F, Zhu T C. Plant ecology. Beijing: Higher Education Press, 2011.  
杨允菲, 祝廷成. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [2] Shen H H, Zhu Y K, Zhao X, *et al.* Analysis of current grassland resources in China. Chinese Science Bulletin, 2016, 61(2): 139–154.  
沈海花, 朱言坤, 赵霞, 等. 中国草地资源的现状分析. 科学通报, 2016, 61(2): 139–154.
- [3] Yang Y F, Liu G C, Zhang B T. An analysis of age structure and the strategy for asexual propagation of *Aneurolepidium chinense* population. Acta Botanica Sinica, 1995, 37(2): 147–153.  
杨允菲, 刘庚长, 张宝田. 羊草种群年龄结构及无性繁殖对策的分析. 植物学报, 1995, 37(2): 147–153.
- [4] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. Methods of study on age structures of clonal populations in rhizome type grass. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 1998(1): 54–58.  
杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 根茎禾草无性系种群年龄结构的研究方法. 东北师大学报(自然科学版), 1998(1): 54–58.
- [5] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. Comparison of age structures of the tillers in the *Leymus chinensis* population, a clonal grass species under different ecological conditions. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(3): 302–308.  
杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草种群分蘖植株年龄结构的比较分析. 生态学报, 1998, 18(3): 302–308.
- [6] Ding X M, Wang Y X, Yang Y F. Study of age structure of *Leymus chinensis* populations in different soil substrates in the Songnen Plain. Pratacultural Science, 2004, 21(2): 45–48.  
丁雪梅, 王涌鑫, 杨允菲. 松嫩平原不同土壤基质条件下羊草种群年龄结构的研究. 草业科学, 2004, 21(2): 45–48.
- [7] Li H Y, Yang Y F. Age structures on clonal populations of *Leymus chinensis* in the process of restoration succession after the flooded meadow in the Songnen Plains of China. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(10): 2171–2177.  
李海燕, 杨允菲. 松嫩草原水淹恢复演替过程中羊草无性系种群构件的年龄结构. 生态学报, 2004, 24(10): 2171–2177.
- [8] Jiao D Z, Ding X M, Yang Y F. Age structure of modules of *Leymus chinensis* populations in different habitats in Zhalong Nature Reserve of China. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(6): 617–620.  
焦德志, 丁雪梅, 杨允菲. 扎龙自然保护区不同生境条件下羊草种群构件的年龄结构. 生态学杂志, 2006, 25(6): 617–620.
- [9] Jia F Q, Jianaer·A han, Zhang X F, *et al.* Age structures of components of *Leymus chinensis* population in different habitats in the Yili River Valley area, China. Chinese Journal of Grassland, 2011, 33(2): 95–99.  
贾风勤, 贾娜尔·阿汗, 张相锋, 等. 伊犁河谷不同生境羊草种群构件的年龄结构. 中国草地学报, 2011, 33(2): 95–99.
- [10] Zhang J Y, Wang R Y, Li H Y, *et al.* Age structure of *Leymus chinensis* population modules in different habitats of Songnen Plain, China. Chinese Journal of Grassland, 2020, 42(4): 73–78.

- 张嘉恒, 王柔懿, 李海燕, 等. 松嫩平原不同生境羊草种群构件的年龄结构. 中国草地学报, 2020, 42(4): 73—78.
- [11] Li H. Studies on the reproductive characteristics and convergent adaptation theory of rhizome grass population in Songnen Plain. Changchun: Northeast Normal University, 2022.  
李红. 松嫩平原根茎型禾草种群的繁殖特性及趋同适应机理研究. 长春: 东北师范大学, 2022.
- [12] Yang Y F, Li J D, Zheng H Y. Vegetative propagation characters of clonal populations of *Hierochloa glabra* in Songnen Plain. Chinese Journal of Applied Ecology, 1997, 8(6): 571—574.  
杨允菲, 李建东, 郑慧莹. 松嫩平原光稈茅香无性系种群的营养繁殖特征. 应用生态学报, 1997, 8(6): 571—574.
- [13] 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. Chinese Journal of Grassland, 2018, 40(5): 36—42.  
盛军, 朱瑶, 李海燕, 等. 松嫩平原异质生境光稈茅香种群构件结构的比较. 中国草地学报, 2018, 40(5): 36—42.
- [14] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. Vegetative propagation of clonal population of *Hemarthria japonica* in Songnen Plain of China. Acta Prataculturae Sinica, 1997, 6(2): 36—40.  
杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 松嫩平原牛鞭草无性系种群的营养繁殖策略. 草业学报, 1997, 6(2): 36—40.
- [15] Yang Y F, Zhang H J, Zhang B T. Propagation of *Arundinella hirta* clonal population in Songnen Plain of China. Acta Prataculturae Sinica, 1998, 7(1): 1—5.  
杨允菲, 张洪军, 张宝田. 松嫩平原野古草无性系种群的营养繁殖特征. 草业学报, 1998, 7(1): 1—5.
- [16] Li C C, Li H Y, Yang Y F. Dynamics of module structures on *Arundinella hirta* populations in Songnen Plains of China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2609—2615.  
李程程, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原野古草种群构件结构动态. 生态学报, 2015, 35(8): 2609—2615.
- [17] Feng J, Liu Z K, Li H Y, *et al.* Effects of enclosure and long-term mowing on vegetative propagation characteristics of *Leymus chinensis* and *Arundinella hirta* populations in the Songnen grassland, China. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(5): 50—60.  
丰吉, 刘志扩, 李海燕, 等. 围栏封育和长期刈割对松嫩草地羊草和野古草种群营养繁殖特征的影响. 草业学报, 2023, 32(5): 50—60.
- [18] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. The effects of grazing on age structure in clonal populations of *Agropyron michnoi*. Acta Phytoecologica Sinica, 2001, 25(1): 71—75.  
杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 放牧干扰对根茎冰草无性系种群年龄结构的影响. 植物生态学报, 2001, 25(1): 71—75.
- [19] Jin X M, Ai L, Liu J D, *et al.* Dynamics of age structures on *Agropyron michnoi* and *Leymus chinensis* in different communities. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(18): 5406—5413.  
金晓明, 艾琳, 刘及东, 等. 不同群落中米氏冰草和羊草的年龄结构动态. 生态学报, 2011, 31(18): 5406—5413.
- [20] Jin X M, Ao Y G, Ai L, *et al.* Age structures of *Agropyron michnoi* in Hulunbeier sandy grassland. Acta Agrestia Sinica, 2011, 19(3): 367—371, 387.  
金晓明, 敖永贵, 艾琳, 等. 呼伦贝尔沙地米氏冰草种群构件年龄结构动态. 草地学报, 2011, 19(3): 367—371, 387.
- [21] Jin X M, Liu J D, Lu X S, *et al.* Relationship between vegetative potential populations and actual populations of *Agropyron michnoi*. Acta Prataculturae Sinica, 2012, 21(6): 228—234.  
金晓明, 刘及东, 卢欣石, 等. 米氏冰草营养繁殖潜在种群与现实种群的关系. 草业学报, 2012, 21(6): 228—234.
- [22] Yang Y F, Zhang B T, Li J D. Quantitative characteristics of vegetative propagation of *Calamagrostis rigidula* clonal population in Songnen Plain of China. Acta Prataculturae Sinica, 1998, 7(4): 7—12.  
杨允菲, 张宝田, 李建东. 松嫩平原硬拂子茅无性系种群营养繁殖的数量特征. 草业学报, 1998, 7(4): 7—12.
- [23] Zhang W, Jianer·A han, Zhao Y, *et al.* Population age structures of *Calamagrostis macrolepis* under two habitats in Yili of Xinjiang. Acta Agrestia Sinica, 2011, 19(6): 898—903.  
张维, 贾娜尔·阿汗, 赵玉, 等. 新疆伊犁2种生境大拂子茅种群年龄结构研究. 草地学报, 2011, 19(6): 898—903.
- [24] Yang Y F, Zheng H Y. Age structure of clone population of *Calamagrostis pseudophragmites* in the Songnen Plain of China. Acta Prataculturae Sinica, 2000, 9(3): 8—13.  
杨允菲, 郑慧莹. 松嫩平原假苇拂子茅无性系种群的年龄结构. 草业学报, 2000, 9(3): 8—13.
- [25] Zhao Y, Li H Y, Janar·A han, *et al.* Components and age structures of *Calamagrostis pseudophragmites* population modules in the Yily River Valley area, China. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(2): 89—94.  
赵玉, 李海燕, 贾娜尔·阿汗, 等. 伊犁河谷不同生境假苇拂子茅种群构件组成及其年龄结构. 草业学报, 2009, 18(2): 89—94.

- [26] Zhao Y, Liu Y, Zhang X F. Dormancy module structures of *Calamagrostis pseudophragmites* populations in the Yily River Valley area of Xinjiang, China. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(6): 1059—1064.  
赵玉, 刘影, 张相锋. 伊犁河谷地不同生境天然假苇拂子茅种群冬眠构件的结构. *草地学报*, 2012, 20(6): 1059—1064.
- [27] Zhang L D, Li H Y, Yang Y F. Age structures of modules in a *Calamagrostis epigejos* population in single—species dominant patches in the Songnen Plain of China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(9): 20—27.  
张露丹, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原单优种群落斑块拂子茅种群构件的年龄结构. *草业学报*, 2016, 25(9): 20—27.
- [28] Li H, Yang Y F, Qiao X B. Age structure of tillers of *Hordeum brevisubulatum* clone in Songnen Plain of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 403—407.  
李红, 杨允菲, 乔喜波. 松嫩平原野大麦无性系分蘖株的年龄结构. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 403—407.
- [29] 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 268—273.  
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. *生态学报*, 2004, 24(2): 268—273.
- [30] Li H Y, Yang Y F. Age structures of *Spodiopogon sibiricus* populations on weedy meadow and elm woodland in Songnen Plain, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(8): 1982—1986.  
李海燕, 杨允菲. 松嫩平原杂类草甸和榆树疏林草原大油芒种群的年龄结构. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 1982—1986.
- [31] Li H Y, Yang Y F, Li J D, *et al.* Comparison of module characteristics of *Spodiopogon sibiricus* populations in different vegetation types. *Chinese Journal of Grassland*, 2011, 33(6): 35—40.  
李海燕, 杨允菲, 李建东, 等. 不同植被类型大油芒种群构件特征的比较研究. *中国草地学报*, 2011, 33(6): 35—40.
- [32] Sheng J, Zhu Y, Li H Y, *et al.* Effects of long-term moving and enclosure on module traits of *Spodiopogon sibiricus* populations. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(3): 545—550.  
盛军, 朱瑶, 李海燕, 等. 长期刈割及围栏封育方式对大油芒种群构件特征的影响. *草地学报*, 2018, 26(3): 545—550.
- [33] Yang Y F, Zhang B T. Clone growth and age structure on the modules of *Leymus secalimus* in the Songnen Plains of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11): 2109—2112.  
杨允菲, 张宝田. 松嫩平原赖草无性系生长及其构件的年龄结构. *应用生态学报*, 2004, 15(11): 2109—2112.
- [34] Yang Y F, Song X H. Age structure on population modules of *Leymus secalimus* in the process of the vegetative restoration in storage pools of coal ash in general firepower plant, Tongliao. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(4): 116—118.  
杨允菲, 宋向华. 通辽火电厂储灰池植被恢复过程中赖草种群构件的年龄结构. *草业学报*, 2005, 14(4): 116—118.
- [35] Ma Y N. Research on module structures of *Bromus inermis* population in artificial grassland. Changchun: Northeast Normal University, 2008.  
马轶男. 人工草地无芒雀麦种群构件结构的研究. 长春: 东北师范大学, 2008.
- [36] Zhang W, Jianaer·A han, Zhang N, *et al.* The age structure of *Bromus inermis* populations in two habitats in Yili of Xinjiang. *Pratacultural Science*, 2012, 29(5): 798—803.  
张维, 贾娜尔·阿汗, 张娜, 等. 新疆伊犁两种生境无芒雀麦种群的年龄结构. *草业科学*, 2012, 29(5): 798—803.