

放牧及土壤斑块质量对白三叶密度及分枝格局的影响

包国章¹, 李向林², 白静仁²

(1. 吉林大学环境科学与工程系, 长春 130023; 2. 中国农业科学院畜牧研究所, 北京 100094)

摘要:对白三叶长期禁牧草地及土壤斑块质量不同的春季休牧草地的研究结果显示, 4月份, 在中等放牧强度草地上, 约有76.5%~80.4%的白三叶植株为茎部出现断折的残株, 放牧草地植株密度明显高于对照草地。放牧草地较好的土壤营养条件使白三叶单株构件数量明显上升, 但使分枝强度略有下降。白三叶各构件密度之间存在显著正相关。不同样地上白三叶的分枝均以2、3级分枝为主。放牧草地的分枝角度大小顺序为: 1级分枝角>2级分枝角>3级分枝角; 对照草地为: 2级分枝角>3级分枝角>1级分枝角。放牧及对照草地白三叶平均分枝角分别为73.0°、46.5°。

关键词:白三叶; 放牧; 斑块质量; 密度; 分枝格局

Effects of grazing and patch quality of soil on density and branching pattern of *Trifolium repens*

BAO Guo-Zhang¹, LI Xiang-Lin², BAI Jing-Ren² (1. Department of Environmental Science and Engineering, Jilin University, Changchun 130023, China; 2. Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: Population density and branching pattern of *T. repens* was studied on ungrazed and grazed swards with different soil conditions. The percentage of the stem-severed plants of *T. repens* was 76.5%~80.4%. Compared with the sward ungrazed, the swards moderately grazed kept a higher densities of plant, leaf and stem, and lower number of leaf and the length of stem. The number of modules per plant increased while the branching intensity of *T. repens* decreased on the sward under better soil conditions. There were significant positive correlations between the densities of different modules. The numbers of secondary (S) and tertiary (T) branches were higher than that of primary (P) branch. The orders of the branching angles at different levels on the grazed and ungrazed sward were respectively P>S>T and S>T>P. The average branching angle of *T. repens* on grazed and ungrazed sward were 73.0° and 46.5° respectively.

Key words: *Trifolium repens*; grazing; patch quality; density; branching pattern

文章编号: 1000-0933(2000)05-0779-05 中图分类号: Q142, S812 文献标识码: A

植物种群数量统计的研究热点之一即是克隆植物(Clonal plant)构件(Module)密度及构筑型(Architecture)研究^[1,2]。克隆植物(亦称无性系植物)是一个广泛存在的植物类群,许多常见的经济植物和有害的杂草都具有克隆生长的特性,因此,克隆植物的生态学研究已引起植物种群学家的极大兴趣^[3~9]。植物种群分枝格局(Branching pattern)是指植物在空间的分枝特征,属植物的构筑型研究内容,包括分枝级数、分枝数量及分枝角度等。对具有匍匐茎的植物而言,分枝格局反映了种群小格局或中格局规模下的种群分布特征,是植物种群对环境资源异质性(Resource heterogeneity)的一个可塑反应,是植物觅养生长(Foraging

基金项目:国家“九五”科技攻关资助项目(96-016-02)

该文得到祝廷成及黄文惠教授的指导,特致谢意!

收稿日期:1998-06-19, 修订日期:1998-12-07

作者简介:包国章(1968~),男,内蒙古乌兰浩特人,博士,讲师。主要从事牧草生态学研究。

growth)研究的主要内容^[1,2,10]。

白三叶(*Trifolium repens*)是我国南方人工草地重要牧草^[11],克隆生长在白三叶的种群繁殖中占有重要地位^[12],深入分析放牧干扰及土壤斑块质量对白三叶构件密度及分枝格局的影响有助于揭示白三叶克隆生长习性及其种群扩展、适应机制。

1 研究地点概况及研究方法

1.1 研究地点概况

研究地点位于湖北省宜昌县百里荒示范牧场,地理位置在 30°56'N,110°31'E 附近,海拔约 1200m,年均温 10.2~11.9℃,年降水量 1128~1238mm,极端最高气温 30.5℃,极端最低气温 -10.5℃,土壤类型为山地黄壤,pH5~6,有机质 6%左右。草地类型为白三叶-黑麦草草地,1983 年建植。由于长期过牧,放牧草地已严重退化,黑麦草在草地植物中的比例明显下降,白三叶已成为草地优势种群。

1.2 研究方法

该项研究始于 1996 年,在上述白三叶-黑麦草草地划分出 3 个不同样地,即放牧地 1(G1)、放牧地 2(G2)及对照样地(CK)。G1 和 G2 样地均采用连续放牧,放牧家畜为罗姆尼羊,牧草利用率约为 70%。G1 样地为坡地,坡度 25~30°,土壤斑块质量较差,G2 样地为平地,由于能量及营养物质的投入较多,土壤斑块质量较好。对照样地长期禁牧,3 个样地的土壤条件见表 1。

1998 年 4 月在上述 3 个样地对白三叶进行取样,取样面积为 0.25m²,每个样地取 10 次样。分别统计植株、叶、茎、分枝密度及分枝强度,本文把白三叶 3 个小叶构成的一片复叶记为一个叶,把长度为 1m 的白三叶茎上平均分枝数量记为分枝强度(Branching intensity)。测定 3 个样地白三叶的各级分枝数量及分枝角度。1 级分枝(Primary branch)是指由白三叶源株(Genet)直接生长出的

枝条,由于源株的判定较为困难,本文根据笔者的经验把相对独立的一个白三叶植株记为一个株源;2 级分枝(Secondary branch)、3 级分枝(Tertiary branch)分别指由 1 级、2 级分枝生长出的枝条。1 级分枝之间夹角称为一级分枝角(Primary branching angle),2 级分枝与 1 级分枝、3 级分枝与 2 级分枝之间的夹角分别称为 2 级、3 级分枝角。采用重铬酸钾法测定草地土壤有机质含量,采用重量法测定土壤含水量,采用环刀法测定土壤容重。

2 结果与分析

2.1 放牧及土壤斑块质量对白三叶构件密度的影响

在放牧草地,由于白三叶长期受家畜的啃食,多数植株的匍匐茎存在不同程度的破坏,形成彼此独立的残株,放牧地 G1 和 G2 残株密度分别为 688.4 株/m²、843.2 株/m²(图 1),分别为未受损完整植株(完株)的 4.1 倍和 3.3 倍。以上结果说明,在放牧草地,特别是土壤营养条件较差的放牧草地,白三叶主要是以残株形式存在,这些残株可以不断生长、扩展,这是白三叶克隆生长的一个特点。未受损的完整植株多数为年龄较小,分枝较少的个体,对环境资源的需求较高。

由图 1 得知,放牧地白三叶植株密度明显高于对照地,密度相差悬殊,G1、G2 和 CK3 个样地的白三叶总植株密度分别为 856.0 株/m²、1102.4 株/m²、5.3 株/m²,样地 CK 白三叶植株密度仅为样地 G2 的 0.6%。放牧干扰抑制了牧草的过度生长,避免了因植株过大而造成的个体死亡。在放牧地,由于植株生长矮小,植株个体之间的竞争减弱,大量植株可以长期共存。较高的植株密度是白三叶对放牧干扰所做出的形态适应,种群的高密度、低竞争提高了白三叶单株的生存几率。此外,由于植株密度反映了源株密度,而高的源株密度是种群遗传多样性所需要的,因此,从生态适应的角度来看,高的植株密度将有利于白三叶耐牧性的提高。除放牧以外,土壤斑块质量是影响白三叶植株密度另一个主要因子。土壤斑块质量较好的样地 G2,白三叶植株密度约为样地 G1 的 1.3 倍。显然,良好的土壤营养条件降低了植株的死亡率,促进

表 1 研究地点土壤条件

Table 1 Soil condition of the research sites

样地 Site	土壤有机质 含量 Organic matter content of soil (%)	土壤容重 Unit weight of soil (g/cm ³)	土壤含水量 Moisture content of soil (%)
放牧地 1 G1	5.5	1.08	18.9
放牧地 2 G2	7.6	0.90	20.7
对照地 CK	7.9	0.81	21.5

了植株的生长,使草地保持着较高的白三叶植株密度。

与植株密度的变化规律相似,白三叶茎、叶及分枝密度的大小顺序均为: $G_2 > G_1 > CK$ (表 2)。家畜的啃食作用破坏了白三叶生长点,解除了部分白三叶的顶端优势,促进了侧枝的生长,从而使白三叶茎密度明显增加。然而,放牧使白三叶茎密度增加的主要原因在于,放牧降低了白三叶个体之间的竞争,维持了草地较高的白三叶植株密度,茎的死亡率也随之下降^[11,12]。进一步对 3 个样地白三叶单株茎长度的测定结果显示,样地 CK 的单株茎最长,为 113.2cm/株,分别为 G_1 、 G_2 样地的 3.5 及 2.5 倍(图 2)。对照地白三叶单株茎长度明显大于放牧地,由此可以认为,白三叶种群在放牧地及对照地分别采取了不同的密度适应对策。在放牧地,白三叶把茎构件分配给大量单株茎较短的植株,牧草侧重于群体水平上对放牧干扰的适应;在对照地,则把茎构件分配给少量单株茎较长的植株,侧重于个体水平上对种内竞争的适应。除了放牧干扰外,良好的土壤营养条件是保持白三叶较高茎及叶密度的另一个重要因素。

表 2 不同样地白三叶构件密度

Table 2 Module density of *T. repens* on different sites (0.25m²)

项目 Item	放牧地 1	放牧地 2	对照地	F 值
	G1	G2	CK	F value
叶密度 Leaf density	3950.0±2241.8	5702.6±2333.4	412.0±114.6	10.9
茎密度 Stem density (m/0.25m ²)	29.3±16.4	53.1±23.8	5.6±1.6	11.5
总分枝密度 Total branch density (0.25m ²)	1506.4±774.9	2531.7±1030.6	121.8±35.2	14.4
长度≥0.5cm 分枝密度 Branch density ($L \geq 0.5$ cm)	1239.8±702.3	2123.2±976.2	117.8±33.6	11.6
长度<0.5cm 分枝密度 Branch density ($L < 0.5$ cm)	266.6±178.1	408.5±179.6	33.6±4.0	10.4

$P < 0.001$

本文把白三叶的分枝密度分为两组,一组分枝长度 $L \geq 0.5$ cm,另一组 $L < 0.5$ cm,由表 2 可知,3 个样地两组分枝密度均有显著差异。样地 G_2 白三叶总分枝密度最高,分别为样地 G_1 及 CK 的 1.7 倍及 20.8 倍,同白三叶茎密度的变化模式相似,白三叶分枝密度主要决于株密度的大小,而不是单株分枝数量。统计结果表明,放牧地 G_1 和 G_2 白三叶平均单株分枝数量仅为样地 CK 的 7.8% 及 10%。白三叶的分枝强度对分枝数量也有较大的影响,样地 G_1 和 G_2 的分枝强度分别为样地 CK 的 2.4 倍及 2.2 倍。与土壤营养条件较好的 G_2 样地相比,土壤营养条件较差的 G_1 样地白三叶分枝强度增加了 7%,这是白三叶为提高资源利用率而对低质量土壤斑块所做出的一种适应。分枝强度是评价白三叶种群对环境资源利用强度的一个重要参数,显然,分枝强度及分枝密度越大,白三叶对环境资源的利用也就越强。

G_1 、 G_2 样地白三叶各构件之间存在着明显的密度相关,由表 3 可知,放牧地白三叶茎密度严格制约着分枝密度,而茎密度的大小又制约着白三叶的叶片密度。

2.2 放牧及土壤斑块质量对白三叶分枝格局的影响

白三叶的分枝格局主要取决于两个参数,即分枝数量及分枝角度。白三叶分枝主要由 1 级、2 级及 3 级分枝组成,各级分枝在不同的样地差异较大。在 G_2 样地,白三叶以 2 级分枝为主,占总分枝的 55.6%,1 级、3 级分枝均占 22.2%;在样地 CK,白三叶以 2 级、3 级分枝为主,各占 41.1%,1 级分枝占 17.8%(图 3)。样地 CK 3 级分枝所占比例增加的原因在于,对照地白三叶植株个体大,单株占有的资源空间明显大于放牧地,植物枝条得到充分的生长发育,有充足的营养及生长期以生成 3 级分枝。无论是对照地,还是放牧地,白三叶均以 2 级分枝为主,说明白三叶是一种分枝能力较强的牧草,这是该牧草对放牧长期进化适应的结果。在放牧地,由于白三叶易受家畜啃食,其源株易被分割成几个独立生长的残株,如果在源株水平

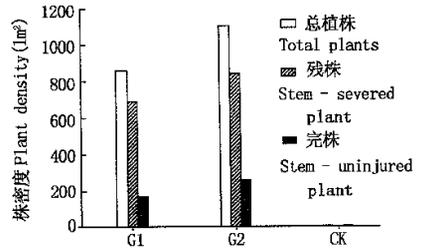


图 1 不同样地白三叶植株密度

Fig. 1 Plant density of *T. repens* on different sites

上对 2、3 级进行野外统计,难免有一定的误差,即一些源株水平上的 3 级分枝会被记为残株水平上的 2 级分枝。本文的各级分枝数量均是对独立生长的植株进行统计所得,从而避开了源株密度不易测定的难题。

表 3 放牧地白三叶不同构件密度之间的模拟方程

Table 3 Simulated equations of module densities of *T. repens*

X	Y	方程 Equation	样本数 Number of sampling	相关系数 <i>r</i>	F 值 F value
茎密度 Stem density (m/0.25m ²)	分枝密度 Branch density (0.25m ²)	G1 $y=153.0+46.2x$	10	0.9768	166.5***
茎密度 Stem density (m/0.25m ²)	叶密度 Leaf density (0.25m ²)	G2 $y=576.6+36.8x$	10	0.8493	20.7***
茎密度 Stem density (m/0.25m ²)	分枝密度 Branch density (0.25m ²)	G1 $y=677.8+111.6x$	10	0.8163	16.0***
茎密度 Stem density (m/0.25m ²)	叶密度 Leaf density (0.25m ²)	G2 $y=1943.9+70.8x$	10	0.7212	8.7*

*** $P < 0.001$, * $P < 0.05$

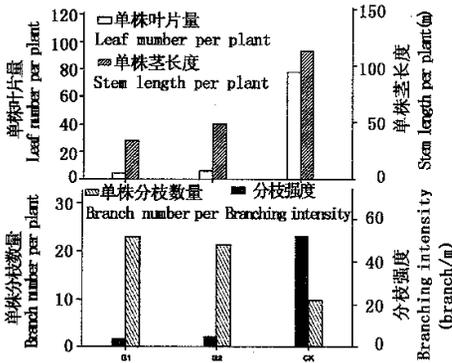


图 2 不同样地白三叶平均单株构件数量

Fig. 2 Average number of modules per plant of *T. repens* on different sites

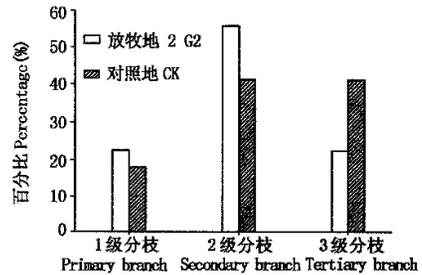


图 3 不同样地白三叶各级分枝百分比

Fig. 3 Percentage of branches at different level of *T. repens* on different sites

分枝角度是反映植物空间构筑型的一个重要参数^[10],在对照地及放牧地,白三叶各级分枝角度均有显著差异(表 4)。在对照地,白三叶植株密度小,个体大,单株 1 级分枝多,因此一级分枝角度相对较小;在放牧地,白三叶植株密度大,个体小,单株 1 级分枝少,因此,一级分枝角度相对较大。一级分枝角度越小,植株的生长型越趋向于丛生型,一级分枝角越大,植株的生长型则越趋向于匍匐型。显然,个体的丛生生长不利于植物种群对土壤资源的充分利用。在放牧地,白三叶 2、3 级分枝明显大于对照地,较大的 2、3 级分枝角使白三叶匍匐茎更易于在草地上进行“迂回”生长,使白三叶单位长度匍匐茎对土壤斑块的占有面积增大,这种高匍匐茎密度下的白三叶迂回生长使其对环境资源的利用率大为提高。

表 4 不同样地白三叶分枝角度的比较

Table 4 Comparison of branching angles of *T. repens* on different sites

样地 Site	1 级分枝角度 Primary branching angle			2 级分枝角度 Secondary branching angle			3 级分枝角度 Tertiary branching angle			平均分枝角度 Average branching angle
	平均值 Mean	标准误 SE	变异系数 C·V	平均值 Mean	标准误 SE	变异系数 C·V	平均值 Mean	标准误 SE	变异系数 C·V	
	放牧地 2 G2	84.8°	3.1°	26.6	71.4°	0.2°	25.4	65.0°	4.3°	
对照地 CK	28.7°	2.9°	72.5	56.0°	2.7°	32.9	44.8°	2.3°	37.1	46.5°
F 值 F value			175.6			23.0			19.1	—

$P < 0.001$ 万方数据

放牧地白三叶各级平均分枝角度的大小顺序为:1 级角 > 2 级角 > 3 级角,对照地则为:2 级角 > 3 级角

>1 级角。放牧地的平均分枝角度为 73.0° , 对照地为 46.5° 。可见, 白三叶的分枝角度在不同生态条件下具有较大的可塑性。放牧地 2 级平均分枝角度及对照地 3 级平均分枝角度分别接近于放牧地和对照地平均分枝角度, 代表了这两类样地的白三叶种群分枝角水平。

3 结论与讨论

放牧对白三叶匍匐茎具有明显损伤作用, 从而使多数白三叶植株以残株形式存在。放牧干扰及良好的土壤营养条件使白三叶、茎及分枝密度显著增加。适当的放牧及对放牧草地进行能量、营养物质的投入有助于维持构件及植株的高密度。放牧地白三叶平均单株茎长度明显小于对照地。在放牧草地, 白三叶植株密度较高、单株匍匐茎较短, 从而表现出群体水平上对放牧干扰的适应; 在对照地, 白三叶植株密度较低, 单株匍匐茎较长, 从而表现出个体水平上对种内竞争的适应。白三叶各构件密度之间存在显著正相关。

白三叶是分枝能力较强的牧草, 在不同样地, 白三叶各级分枝的组成及分枝角度存在显著差异, 从而表现出不同的分枝格局。放牧地以 2 级分枝为主, 对照地 3 级分枝所占比例明显上升。放牧地 1 级分枝平均角度最大, 3 级最小, 对照地 2 级分枝平均角度最大, 1 级最小。放牧地白三叶平均分枝角度明显大于对照地, 这有利于提高白三叶对环境资源的利用率, 从而有利于白三叶的觅养生长。在建植亚热带人工草地时, 应考虑选用具有高分枝能力及大分枝角的白三叶品种, 以提高牧草对环境资源的利用率。

参考文献

- [1] de Kroon H & Shieving F. Resource allocation pattern as a function of clonal morphology: a general model applied to foraging clonal plant. *J. Ecol.* 1991, **79**: 519~530.
- [2] 王昱生, 盖晓春. 羊草无性系植物种群觅养生长格局与资源分配的研究. *植物生态学报*, 1995, **19**(4): 293~301.
- [3] Cain, M L. Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*. 1994, **74**(4): 933~944.
- [4] Callaghan T V, et al. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos*. 1992, **63**: 341~347.
- [5] Eriksson O. Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserinal* (Rosaceae): the relation between growth form and dry weight allocation. *Oecologia*. 1985, **66**: 378~380.
- [6] Slade A J and Huchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* 1987, **75**: 95~112.
- [7] Salzman A G. Habitat selection in a clonal plant. *Science*. 1985, **228**: 602~604.
- [8] 董 鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**(10): 828~835.
- [9] 刘 庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. *生态学杂志*, 1995, **14**(3): 40~45.
- [10] 陈 尚, 王 刚, 李自珍. 白三叶分枝格局的研究. *草业科学*, 1995, **12**(2): 35~39.
- [11] 朱 琳, 等. 不同放牧强度对多年生黑麦草——白三叶草地群体密度的影响. 中亚热带中山草地畜牧业优化生产模式研究. 北京: 中国农业科技出版社, 1996, 120~127.
- [12] 包国章, 等. 亚热带中山白三叶-红三叶草地白三叶种群生物量动态研究. 见: 张坚中, 等主编. 中亚热带中山草地畜牧业优化生产模式研究. 北京: 中国农业出版社, 1996. 183~189.