

东北草原羊草种群单穗数量性状的生态可塑性

杨允菲, 李建东

(东北师范大学草地研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘要:羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.) 是一种多年生禾本科优良牧草。经过对东北草原 3 个固定样地连续 12a, 分别随机取样 100 个穗状花序的调查和测定, 将羊草种群单穗数量性状的生态可塑性进行了统计分析, 并且分别与不同生长发育阶段气候因子进行了相关分析。结果表明, 羊草种群的单穗长度、小穗数和小花数的生态可塑性变化在样地内和样地间, 以及年度内和年度间均达到了极显著水平。其中, 均表现为年度内大于年度间, 样地内大于样地间, 样地间大于年度间。羊草种群单穗数量性状均与形成性状的生育期, 及其以前各生育期不同阶段的光照时间、积温、降水量有着一定程度的相关关系。在整个冬性枝条生长发育期, 较多的降水、较少的光照时间和较低的积温将对翌年幼穗分化及其生长有一定的促进作用, 而较少的降水、较多的光照时间和较高的积温则有不利用影响; 从拔节到抽穗阶段较多的降水对幼穗分化具有一定的促进作用, 但从返青到抽穗不同阶段较高的积温和较多的光照、以及返青初期较多的降水量则有着一定的不利影响。气候因子对羊草种群幼穗分化滞后效应的生态时间差可长达 10 个月。

关键词:羊草; 穗长; 小穗; 小花; 数量性状; 气候因子; 生态可塑性

The ecological plasticity of the quantitative characters for ear heads of *Leymus chinensis* population in natural meadow in northeast China

YANG Yun-Fei, LI Jian-Dong (Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Key Laboratory for Vegetation Ecology, Ministry of Education, P. R. China, Changchun 130024, China)

Abstract: As a perennial forage, *leymus chinensis* (Trin.) Tzvel has a high potential in vegetative propagation, but low earing and fruiting rates in the natural conditions. This experiment was conducted on the three fixed plots in the natural meadow for the successive 12 years. The samples of 100 ear heads were taken at random in these plots. The ecological plasticity of the quantitative characters for *L. chinensis* ear heads, and its correlation to climatic factors in different growing and developing stages were analyzed statistically. The results showed that there were obviously significant variations in the length of ear heads, number of spikelets and florets of the population within plot and among plots, and within year and among years respectively. For the length of ear heads, number of spikelets and florets of *L. chinensis* there were larger variations within year than those among years, and in each plot than those among plots, and in plots than those among years. The quantitative characters of the ear heads were correlated to growing and developing stages, especial for the sunshine duration, accumulated temperature and rainfall during these stages to some extent. During growing and developing stages for the winter tillers, the more rainfall and less sunshine time and lower accumulated temperature were of much benefit to young ear differentiating growing next year, and the less rainfall and more sunshine duration and higher accumulated temperature were con-

基金项目:国家重点基础发展规划研究(G1999043407, 95-22-02)、国家自然科学基金重点基金(39730110)和国家自然科学基金(39770536)资助项目

收稿日期:1999-05-20; **修订日期:**2000-03-23

作者简介:杨允菲(1956~), 女, 山东省掖县人, 硕士, 教授。主要从事植物种群生态学和草地生态学研究。

trary. From jointing to earing stages, the young ear differentiation favored the more rainfall. However, from greening to earing stages, it was unfavorable for the higher accumulated temperature and more sunshine duration, and also for the more rainfall in early greening stages. With the effect of climatic factors the ecological time lap resulting in the differentiation of young ear heads of *L. chinensis* population was even 10 months.

Key words: *Leymus chinensis*; length of ear head; spikelet; floret; quantitative character; climatic factor; ecological plasticity

文章编号:1000-0933(2001)05-0752-07 中图分类号:Q944, Q948.12 文献标识码:A

植物的性状分为遗传型和表现型。遗传型是植物性状的内在特性,表现型是植物内在因素在特定环境条件下的实际可见性状,这种内因通过外在环境作用的表现型也称为数量性状,数量性状的变化程度即为生态可塑性。植物的生长发育很难处于最适的环境条件,尤其对不同个体而言,无论是随着季节和年份变化的气候条件,还是随着生长发育进程的群落条件,总是要产生或大或小的差异,这些差异不仅要影响到各自在整个生育期的生长发育过程,而且最终都要表现在大小、多少等数量性状上。

羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.)是根茎型禾草,营养繁殖力较强。羊草是经济价值较高的优良牧草,多年来一直是重点研究对象,现已有大量报道^[1~18]。但有关羊草种群单穗数量性状的生态可塑性及其对气候变化响应的研究仅见零星报道^[6,7,19,20]。本文根据1983~1994年连续12a在同一片天然羊草草甸3种不同利用方式和利用强度固定样地的调查与测定,从种群水平,定量分析其单穗数量性状的生态可塑性及其与不同生长发育阶段光、热、水3种气候因子的关系,可为羊草种子田的科学管理提供理论依据。

1 材料与方 法

本项研究于1983~1994年,在东北松嫩平原南部、吉林省长岭种马场境内、东北师范大学松嫩草地生态系统研究站(44°30′~44°45′N, 123°31′~124°10′E)进行。在同一片天然羊草草甸上选设3个固定样地每年定期调查与测定:①几十年来作四季牧场的过度放牧地段。雨季之前群落较稀疏,羊草种群分蘖株的密度为 376.5 ± 92.4 个/m²,雨季之后1年生杂草迅速生长起来,并在群落中占较大比重;②几十年来每年8月中旬之前收获1次干草的第1块割草地段。单优势种羊草群落,羊草分蘖株纤细,密度大,为 1080.0 ± 290.8 个/m²。③1980年以前为放牧场,以后封育改为每年8月中旬之前收获1次干草的第2块割草地段。单优势种羊草群落,羊草分蘖株较粗壮。密度居中,为 782.8 ± 278.2 个/m²。有关样地的自然、地理情况前文已有报道^[6,7,20]。

在羊草种群的籽实成熟期,各样地分别随机取300~500个穗状花序,回室内再随机测定和调查100个花序的穗长、小穗数和小花数。在此基础上分别做样地内、样地间和年度内、年度间的生态可塑性统计分析。年度间的气候变化主要采用日照时数、日平均气温之和(积温)及降水量3个气候因子做相关分析。气象资料来源于属同一天气系统范围内、距研究样地约40 km的长岭县气象站(44°15′N, 125°58′E)的观测记录。

2 结果与分析

2.1 单穗长度的生态可塑性

经调查统计,3个样地不同年度羊草种群单穗长度见表1。表1中的平均数(M)代表种群水平的基本数量指标,标准差(SD)反映其绝对变异度,变异系数(CV)反映其相对变异度。表1中羊草种群的单穗长度在年度间的变化范围,放牧地为 9.1 ± 1.24 cm,第1块割草地为 7.8 ± 1.40 cm,第2块割草地为 10.1 ± 1.25 cm,3个样地间为 8.9 ± 1.17 cm;年度间的 CV 以第1块割草地最大,为17.95%,放牧地次之,为13.63%,第2块割草地最小,为12.50%,3个样地平均为13.15%。而在各年度、各样地内所发生的变异,放牧地 SD 的统计值为 1.94 ± 0.44 cm, CV 的统计值为 $22.44\% \pm 8.13\%$;第1块割草地 SD 为 1.86 ± 0.43 cm, CV 为 $25.56\% \pm 8.73\%$;第2块割草地 SD 为 1.88 ± 0.42 cm, CV 为 $19.05\% \pm 4.26\%$ 。3个样地平均 SD 为 1.16 ± 0.56 cm, CV 为 $13.45\% \pm 8.25\%$ 。由此可见,3个样地及其平均 SD 和 CV 均呈年度内大于年度间;

同时也反映出,除了 1983 年和 1991 年外,其它年份的 SD 和 CV 均呈样地内大于样地间。

将羊草种群水平的单穗长度在样地间和年度间的方差分析结果列于表 2。从表 2 的 F 值可以看出,样地间的差异 ($F=30.63$) 大于年度间差异 ($F=8.78$),但年度间的差异也已经达到了极显著水平 ($P=0.000$)。由表 1 和表 2 可以同时反映出,东北草原羊草种群的单穗长度具有较大的生态可塑性。

表 1 不同年度各样地羊草种群单穗长度及其变异度

Table 1 The length per ear head and the variance of <i>Leymus chinensis</i> population every stand in different years								
年份 Year	放牧地 Grazing stand		第 1 块割草地 1st haymaking stand		第 2 块割草地 2nd haymaking stand		平 均 Mean	
	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$
1983	6.5±2.35	40.46	4.1±2.00	48.78	8.8±1.32	15.00	6.5±2.35	36.34
1984	8.0±2.85	35.63	6.8±3.03	44.56	8.1±1.62	20.00	7.6±0.72	9.48
1985	9.7±1.90	19.59	7.6±2.01	26.45	10.2±3.04	29.80	9.2±1.38	15.05
1986	7.7±2.02	26.23	8.1±1.56	19.26	9.1±1.89	20.77	8.3±0.72	8.69
1987	9.9±1.92	19.39	8.3±1.83	22.05	9.6±1.80	18.75	9.3±0.85	9.18
1988	10.5±1.50	14.29	9.3±1.33	14.30	11.5±1.68	14.61	10.4±1.10	10.56
1989	7.8±1.32	16.92	6.9±2.01	29.13	8.3±1.86	22.41	7.7±0.71	9.25
1990	9.4±1.70	18.09	8.8±1.53	17.39	10.1±2.00	19.80	9.4±0.65	6.90
1991	9.6±1.46	15.21	7.9±1.76	22.28	12.0±1.83	15.25	9.8±2.06	20.95
1992	9.3±2.24	24.09	8.5±1.61	18.94	11.3±2.09	18.50	9.7±1.44	14.87
1993	9.9±1.72	17.37	7.9±1.98	25.06	10.0±1.88	18.80	9.3±1.18	12.78
1994	10.3±2.27	22.04	9.2±1.70	18.49	10.6±1.58	14.91	10.0±0.74	7.35

表 2 羊草种群单穗长度在样地间和年度间的方差分析

Table 2 The analysis of variance on length per ear head of <i>Leymus chinensis</i> population among stands and years					
变异来源 Source	DF	SS	MS	F	P
样地间 Stands	2	28.85	14.42	30.63	0.000
年份间 Years	11	45.49	4.14	8.78	0.000
误差 Error	22	10.36	0.47		
总和 Total	35	84.70			

表 3 不同年度各样地羊草种群单穗小穗数及其变异度

Table 3 The number of spikelets per ear head and the variance of <i>Leymus chinensis</i> population every stands in different year								
年份 Year	放牧地 Grazing stand		第 1 块割草地 1st haymaking stand		第 2 块割草地 2nd haymaking stand		平 均 Mean	
	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$	$M\pm S D$	$CV(\%)$
1983	9.3±3.87	41.18	6.5±3.06	47.08	13.9±2.49	19.71	9.9±3.74	37.74
1984	11.5±4.29	37.30	9.6±2.51	26.15	11.2±3.27	29.20	10.8±1.02	9.49
1985	14.3±2.64	18.46	12.3±3.33	27.07	14.2±3.34	23.52	13.6±0.92	8.29
1986	15.1±4.82	31.92	14.4±3.06	21.25	16.6±4.79	28.86	15.4±1.12	7.31
1987	17.1±4.27	24.97	14.1±3.19	22.62	15.0±2.60	17.33	15.4±1.26	10.00
1988	16.7±3.41	20.42	12.9±2.35	18.22	14.6±2.78	19.04	14.5±2.20	12.92
1989	12.7±2.61	20.55	12.1±3.84	31.74	13.7±4.04	29.49	12.8±0.81	6.30
1990	17.0±5.19	30.53	13.9±2.85	20.50	16.4±4.93	26.77	15.8±1.64	10.43
1991	13.4±2.58	19.25	13.5±2.44	18.07	15.5±2.49	16.06	14.1±1.18	8.38
1992	14.5±3.13	21.59	12.7±2.23	17.56	15.3±2.13	13.92	14.2±1.33	9.40
1993	13.3±2.87	21.58	12.8±3.01	23.52	14.8±2.83	19.12	13.6±1.04	7.63
1994	14.4±2.20	20.61	14.2±2.59	18.24	14.4±2.19	15.21	14.4±0.25	1.74

2.2 单穗小穗数的生态可塑性

3个样地不同年度羊草种群单穗小穗数的调查统计结果见表3。表3中羊草种群的单穗小穗数在年度间的变化范围,放牧地为 14.1 ± 2.31 个,第1块割草地为 12.4 ± 2.27 个,第2块割草地为 14.6 ± 1.41 个,3个样地间为 13.7 ± 1.80 个;年度间的CV以第2块割草地最大,为26.77%,放牧地次之,为18.31%,第1块割草地最小,为9.66%,3个样地平均为13.11%。。而在各年度、各样地内所发生的变异,放牧地SD为 3.56 ± 0.91 个, CV为 $25.73\%\pm9.74\%$;第1块割草地SD为 2.87 ± 0.47 个, CV为 $24.33\%\pm8.37\%$;第2块割草地SD为 3.07 ± 0.98 个, CV为 $21.06\%\pm6.34\%$ 。3个样地平均SD为 1.39 ± 0.85 个, CV为 $10.80\%\pm8.90\%$ 。由此可见,除了第2块割草地的CV,以及3个样地平均的SD和CV呈年度内小于年度间以外,其它两个样地的SD和CV,以及第2块割草地的CV均呈年度内大于年度间;同时也反映出,除了1983年以外,其它年份的SD和CV均呈样地内大于样地间。

表4 羊草种群单穗小穗数在样地间和年度间的方差分析

Table 4 The analysis of variance on the number of spikelets per ear head of *Leymus chinensis* population among stands and years

变异来源 Source	DF	SS	MS	F	P
样地间 Stands	2	32.44	16.22	11.91	0.000
年份间 Years	11	107.25	9.75	7.16	0.000
误差 Error	22	29.98	1.36		
总和 Total	35	169.67			

表5 不同年度各样地羊草种群单穗小花数及其变异度

Table 5 The number of florets per ear head and the variance of *Leymus chinensis* population every stand in different year

年份 Year	放牧地 Grazing stand		第1块割草地 1st haymaking stand		第2块割草地 2nd haymaking stand		平 均 Mean	
	M±S D	CV(%)	M±S D	CV(%)	M±S D	CV(%)	M±S D	CV(%)
1983	33.4±15.03	45.06	27.5±10.77	39.16	49.0±16.34	33.35	36.6±11.11	30.32
1984	39.8±18.66	46.88	36.9±15.64	42.38	43.9±12.94	29.48	40.2±3.52	8.75
1985	57.1±19.29	33.78	45.4±23.00	50.66	62.7±22.13	35.30	55.1±8.83	16.03
1986	55.9±21.02	37.60	50.0±12.76	27.52	63.9±20.84	32.61	56.6±6.98	12.33
1987	75.6±24.97	33.03	53.5±18.71	34.97	70.6±19.12	27.08	66.6±11.59	17.41
1988	84.7±21.72	25.64	66.9±21.47	32.09	85.0±25.40	29.88	78.9±10.36	13.14
1989	57.9±16.08	27.77	46.2±18.00	38.96	67.7±22.94	33.88	57.3±10.76	18.80
1990	84.7±27.12	32.02	55.8±15.31	27.44	85.0±25.05	29.47	75.2±16.77	22.31
1991	85.5±24.92	28.16	52.0±15.96	30.69	78.9±22.06	27.96	73.1±18.92	25.87
1992	63.3±22.75	35.94	44.9±13.69	30.49	67.1±16.51	24.61	58.4±11.87	20.32
1993	65.6±24.00	36.59	45.3±15.32	33.82	73.3±21.84	29.80	61.4±14.46	23.56
1994	65.7±20.58	31.32	53.9±15.33	28.44	73.1±26.83	36.70	64.2±9.68	15.08

表6 不同年度羊草种群单穗小花数在样地间和年度间的方差分析

Table 6 The analysis of variance on the number of florets per ear head of *Leymus chinensis* population among stands and years

变异来源 Source	DF	SS	MS	F	P
样地间 Stands	2	2733.81	1366.90	44.70	0.000
年份间 Years	11	5412.82	492.07	16.09	0.000
误差 Error	22	672.70	30.58		
总和 Total	35	8819.32			

将羊草种群水平的单穗小穗数在样地间和年度间的方差分析结果列于表 4。从表 4 的 F 值可以看出, 样地间的差异 ($F=11.91$) 大于年度间差异 ($F=7.16$), 但年度间的差异也已经达到了极显著水平 ($P=0.000$)。由表 3 和表 4 可以同时反映出, 东北草原羊草种群的单穗小穗数具有较大的生态可塑性。

2.3 单穗小花数的生态可塑性

3 个样地不同年度羊草种群单穗小花数的调查统计结果见表 5。表 5 中羊草种群的单穗小花数在年度间的变化范围, 放牧地为 64.4 ± 17.24 个, 第 1 块割草地为 48.2 ± 9.88 个, 第 2 块割草地为 68.4 ± 12.52 个, 3 个样地平均为 60.3 ± 12.81 个; 年度间 CV 以放牧地最大, 为 26.77% , 第 1 块割草地次之, 为 20.50% , 第 2 块割草地最小, 为 18.41% , 3 个样地平均为 21.24% 。而在各年度、各样地内所发生的变异, 放牧地 SD 为 21.34 ± 3.67 个, CV 为 $34.07\% \pm 5.88\%$; 第 1 块割草地 SD 为 16.33 ± 3.49 个, CV 为 $34.74\% \pm 6.98\%$; 第 2 块割草地 SD 为 21.00 ± 4.12 个, CV 为 $30.84\% \pm 3.57\%$ 。3 个样地平均 SD 为 11.24 ± 4.13 个, CV 为 $18.66\% \pm 6.17\%$ 。由此可见, 除了 3 个样地平均的 SD 和 CV 呈年度内小于年度间以外, 其它 3 个样地的 SD 和 CV 均呈年度内大于年度间。同时也反映出, 除了 1983 年和 1990 年的 SD 以外, 其它年份的 SD 和各年份的 CV 均呈样地内大于样地间。

将羊草种群水平的单穗小花数在样地间和年度间的方差分析结果列于表 6。从表 6 的 F 值可以看出, 样地间的差异 ($F=44.70$) 大于年度间差异 ($F=16.06$), 但年度间的差异也已经达到了极显著水平 ($P=0.000$)。由表 5 和表 6 可以同时反映出, 东北草原羊草种群的单穗小花数具有较大的生态可塑性。

表 7 不同样地羊草种群单穗数量性状与气候因子的相关系数

Table 7 The correlation coefficients quantitative characters per ear head and climatic factors on *Leymus chinensis* population in different stands

气候因子 Climatic factor	每穗长度(cm) Length of ear head				小穗数 / 穗 Number of spikelets per ear head				小花数 / 穗 Number of florets per ear head			
	G	H ₁	H ₂	M	G	H ₁	H ₂	M	G	H ₁	H ₂	M
$\sum T(8)(C)$	-0.634 *	-0.588 *	-0.172	-0.522	-0.592 *	-0.663 *	-0.181	-0.579 *	-0.539	-0.633 *	-0.478	-0.561
$\sum T(9)(C)$	-0.135	-0.147	-0.131	-0.153	-0.440	-0.340	-0.738 **	-0.522	-0.363	-0.248	-0.439	-0.370
$\sum T(8\sim 9)(C)$	-0.488	-0.396	-0.156	-0.385	-0.481	-0.533	-0.443	-0.545	-0.466	-0.425	-0.501	-0.482
$\sum T(4)(C)$	-0.108	-0.191	-0.062	-0.136	-0.253	-0.168	-0.148	-0.217	-0.228	-0.207	-0.095	-0.186
$\sum T(5)(C)$	-0.339	-0.499	-0.342	-0.439	-0.610 *	-0.433	-0.510	-0.575 *	-0.592 *	-0.611 *	-0.606 *	-0.621 *
$\sum T(4\sim 5)(C)$	-0.295	-0.458	-0.263	-0.380	-0.574	-0.400	-0.434	-0.526	-0.545	-0.541	-0.457	-0.533
$\sum S(9)(h)$	-0.393	-0.463	-0.263	-0.416	-0.514	-0.511	-0.528	-0.572	-0.414	-0.241	-0.405	-0.381
$\sum S(8\sim 9)(h)$	-0.347	-0.331	-0.257	-0.345	-0.238	-0.447	-0.277	-0.361	-0.322	-0.384	-0.464	-0.375
$\sum S(8\sim 10)(h)$	-0.412	-0.339	-0.407	-0.425	-0.236	-0.328	-0.279	-0.311	-0.300	-0.342	-0.464	-0.375
$\sum S(9\sim 10)(h)$	-0.441	-0.389	-0.462	-0.475	-0.368	-0.268	-0.396	-0.373	-0.314	-0.211	-0.428	-0.335
$\sum S(5)(h)$	-0.481	-0.389	-0.545	-0.519	-0.308	-0.189	-0.377	-0.309	-0.435	-0.334	-0.541	-0.458
$\sum S(4\sim 5)(h)$	-0.292	-0.226	-0.489	-0.367	-0.204	-0.054	-0.416	-0.218	-0.330	-0.118	-0.364	-0.297
$\sum R(9)(mm)$	0.295	0.350	0.150	0.297	0.368	0.337	-0.026	0.292	0.246	0.145	0.059	0.167
$\sum R(9\sim 10)(mm)$	0.126	0.349	0.140	0.233	0.278	0.386	0.205	0.334	0.024	0.032	-0.034	0.008
$\sum R(4)(mm)$	-0.639 **	0.728 **	-0.232	-0.619 *	-0.584 *	-0.777 **	-0.087	-0.598 *	-0.404	-0.579 *	-0.357	-0.447
$\sum R(5)(mm)$	0.030	0.162	0.159	0.132	0.214	0.076	0.318	0.206	0.301	0.146	0.383	0.298

G, 放牧地; H₁, 第 1 块割草地; H₂, 第 2 块割草地; M, 3 块样地平均; *, $p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; $\sum T$, 积温; $\sum S$, 日照时间; $\sum R$, 降水量; 括号里数字表示前一年 8~10 月份和当年 4~5 月份. G, Grazing stand; H₁, 1st haymaking stand; H₂, 2nd haymaking stand; M, Mean of three stands; *, $p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; $\sum T$, Accumulated temperature; $\sum S$, Sunshine duration; $\sum R$, Rainfall; Expression from August to October previous year and from April to May present year in bracket numeral

万方数据

2.4 单穗数量性状与气候因子的关系

在东北松嫩平原,羊草种群 4 月初返青,5 月下旬开始抽穗,6 月中旬盛花期,7 月下旬籽实成熟,8 月份以后进入果后营养期,并形成大量冬性分蘖株^[1~3],10 月末冬性分蘖株进入休眠期。在 6 月中旬,羊草种群的分蘖株 83.9%~98.4% 为冬性枝条,春性枝条仅占 1.6%~16.1%;在生殖分蘖株中,冬性枝条的比例高达 93.8%~100%^[4]。从表 1、表 3、表 5 中可以同时看出,3 个样地羊草种群单穗的穗长、小穗数、小花数,在各年度间均具有大体相同的变化趋势。如果把各数量性状在样地间的差异视为不同利用干扰所致,则年度间的生态可塑性必然是由共同作用因子所致。经过分别与各生育期不同阶段光照时间、积温和降水量的相关分析,将诸数量性状与影响较大的各阶段气候因子之间的相关系数列于表 7。从表 7 可以看出,3 个样地羊草种群各单穗数量性状分别与前一年度 8~9 月份不同阶段的积温、8~10 月份不同阶段的降水量,以及当年 4~5 月份不同阶段的积温和日照时间、4 月份的降水量呈一定程度的负相关,而与前一年度 9~10 月份不同阶段的降水量和当年 5 月份的降水量呈一定程度的正相关。其中,以前一年度 8 月份的积温、当年 4 月份的降水和 5 月份的积温影响较为突出,有的已达到 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 的显著与极显著水平。上述相关分析的结果,反映了羊草种群冬性分蘖株生长发育阶段,以及从拔节到抽穗阶段较多的降水对幼穗分化及其生长均有一定的促进作用,但在冬性分蘖株生长发育阶段和从返青到抽穗不同阶段较高的积温和较多的光照、以及返青初期较多的降水则对幼穗分化及其生长有着一定的不利影响。由于早春的阴雨天气可引起光照时间和积温的减少,因此,单穗数量性状与当年 4 月份的降水量呈负相关现象,也表明在返青初期的 3 种气候因子中,光温因子是羊草种群单穗数量性状的更重要作用因子。

3 讨论与结论

3.1 植物数量性状的生态可塑性,是植物对环境应力的适应性反映,适应性越广,生态幅度越大,其可塑性也越大。羊草是气候和土壤水、盐等因子的广幅种之一。在我国,从暖温带至寒温带,从海拔 200 m 以下的平原草地到海拔 2000 m 以上的高寒草地,从湿润、半湿润的林缘草甸到干旱草原均有分布,在风沙土、钙质土、黑钙土、草甸土、轻中度盐碱土上均可良好生长。羊草是根茎型禾草,再生性强,具有耐牧性和耐刈性,喜中生而耐旱、耐湿润、耐水淹,喜肥而耐瘠薄,喜中性土壤而耐盐、耐碱。从而使羊草种群的个体之间具有较大的生态可塑性,即使是遗传力较大的生殖器官,羊草种群的单穗长度、小穗数和小花数的变异在样地内和样地间,以及年度内和年度间均达到了极显著水平。

3.2 羊草种群单穗数量性状的生态可塑性大体呈年度内大于年度间,如果从自然条件的气候因素考虑,则年度内的可塑性是由生长季内不同个体生长发育阶段和幼穗分化时期的气候异质性所致,而年度间的可塑性是由生长季间的气候变化所致。在松嫩平原,羊草种群的花期可持续 30d 左右,其幼穗分化的时间则要更长。种群的幼穗分化时期延续的越长,个体所处的气候异质性就越大,而年度之间相同时期气候变化则相对要小,致使羊草种群单穗数量性状的生态可塑性表现为年度内大于年度间。

3.3 羊草种群单穗数量性状的生态可塑性大体呈样地内大于样地间,如果从人为干扰因素考虑,则样地内的可塑性是由种群内不同个体生长发育状况或被干扰程度的差异所致,而样地间的可塑性是由利用方式和利用强度,以及土壤环境条件所致。本研究的放牧样地为四季放牧利用的重牧草场,由于频繁采食,个体在抽穗前被损害的程度会有较大的差异;而两块割草样地虽然在幼穗分化及其生长期没有家畜采食,但个体在生长发育中不仅具有时间上的气候异质性,而且具有空间上群落微环境的小气候异质性,致使羊草种群单穗数量性状的生态可塑性表现为样地内大于样地间。

3.4 羊草种群单穗数量性状的生态可塑性均呈样地间大于年度间,如果从自然条件的气候因素和人为干扰因素一并考虑,则样地间的可塑性是由人为扰动所致,而年度间的可塑性是由气候变化所致。由于同样地的群落特征和环境条件均具有较大的差异,从而表现出人为利用干扰比气候变化的影响更大。

3.5 经相关分析,羊草种群单穗数量性状均与形成这些性状生育期以前的各生育期不同阶段的光照时间、积温、降水量等气候因子有着一定程度的相关关系,尤其与冬性枝条生长发育期,有的已达到显著或极显著水平。表明,气候因子滞后效应的生态时间差可长达 10 个月之久。同时也表明,冬性枝条生长发育期与翌年幼穗分化及其生长有着较大的内在联系,冬性枝条生长发育状况可持续影响到种群翌年幼穗分化。

3.6 植物的生长发育是一个连续的自然过程,并且在不同生长发育阶段对环境条件的要求不同。因此,生

态因子的主导地位及其作用经常发生着变化。从表 7 的相关程度看,在羊草种群冬性枝条生长发育阶段的 8~10 月份,3 种气候因子的主导地位依次为积温、光照时间和降水量;在从返青到幼穗分化前期的 4~5 月份为积温、光照时间和降水量。由于早春的阴雨天气可引起光照时间和积温的减少,因此,尽管羊草种群单穗数量性状与当年 4 月份的降水量呈较密切的负相关现象,但并不意味着降水量是主导因子,而意味着在返青初期的 3 种气候因子中,光温因子是羊草种群单穗数量性状的更重要作用因子。从表 7 各因子所起的作用看,在整个冬性枝条生长发育期,较多的降水、较少的光照时间和较低的积温将对翌年幼穗分化及其生长有一定的促进作用,而较少的降水、较多的光照时间和较高的积温则有不利用影响;从拔节到抽穗阶段较多的降水对幼穗分化及其生长具有一定的促进作用,但从返青到抽穗不同阶段较高的积温和较多的光照、以及返青初期较多的降水量则对幼穗分化及其生长有着一定的不利影响。因此,在种子田的管理中,可在冬性枝条生长发育期前期的 8~10 月份和拔节期的 5 月份灌水,既可满足植物生产的需要,又可降低地表温度,从而促进幼穗分化。对于相关分析中有时出现异常的相关性和各样地相关程度的差异,可能与放牧和割草对植物个体的生长发育和养分积累必然产生不同程度的影响有关。

参考文献

- [1] 李月树,祝廷成. 羊草种群地上部生物量形成规律的探讨. 植物生态学与地植物学丛刊,1983,7(4):289~298.
- [2] 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.
- [3] 杨允菲,张宝田. 松嫩平原羊草种群营养繁殖的季节动态及其生物量与密度关系的分析. 植物学报,1992,34(6):443~449.
- [4] 杨允菲,祝 玲. 松嫩平原十五种多年生禾草种群营养繁殖体冬眠特性的分析. 草业学报,1994,3(3):26~31.
- [5] 郭继勋,祝廷成. 气候因子对东北羊草草原羊草群落产量影响的分析. 植物学报,1994,36(10):790~796.
- [6] 杨允菲,祝廷成. 不同生态条件下羊草种群种子生产的探讨. 生态学报,1988,8(3):256~262.
- [7] 杨允菲,祝廷成. 羊草种群种子生产的初步研究. 植物生态与地植物学学报,1989,13(1):73~78.
- [8] 王昱生. 羊草 (*Leymus chinensis*) 种群无性系种群动态的初步研究. 生态学报,1993,13(4):291~299.
- [9] 王振堂,祝廷成. 羊草小群落扩散过程的初步研究. 生态学报,1985,5(3):213~222.
- [10] 王德利,祝廷成. 不同种群密度羊草生态场梯度及其变化特征. 应用生态学报,1995,6(1):29~33.
- [11] 王仁忠. 放牧影响下羊草种群生物量形成动态的研究. 应用生态学报,1997,8(5):505~509.
- [12] 王仁忠. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报,1997,21(4):304~311.
- [13] 杨允菲,郑慧莹,李建东. 松嫩平原 2 个趋异类型羊草无性系种群特征的比较研究. 植物学报,1997,39(11):1058~1064.
- [14] 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.
- [15] 杜占池,杨宗贵. 羊草光合生态特性的研究. 植物学报,1983,25(4):370~379.
- [16] 殷立娟,石德成,王 萍. 盐碱化草地羊草生长的适应性与耐盐渗透调节. 植物学报,1993,35(8):619~625.
- [17] Suhayda C G, Yin L J. Correlation between frees Ca, Mg concentrations and growth and chlorophyll content of *Leymus chinensis* under Na₂CO₃ salinity. *Chin J Bot.*, 1994,6:48~53.
- [18] 石德成,殷立娟. Na₂CO₃胁迫下羊草的胁变反应及其数学分析. 植物学报,1992,34(5):386~393.
- [19] 杨允菲,张宝田. 不同阶段的光温因子对羊草种群种子生产性状的影响. 草业科学,1991,8(5):8~13.
- [20] 杨允菲,祝 玲. 松嫩平原天然羊草种群结实器官性状的波动与气候因子关系的研究. 植物学报,1993,35(6):472~479.