

西藏特有灌木砂生槐繁殖生长对海拔和沙埋的响应

赵文智^{1,2}, 刘志民¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所; 2. 冻土工程国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要:砂生槐是西藏特有植物, 主要分布在雅鲁藏布江中游地区及拉萨河、年楚河等主要支流宽谷区。为评价高原海拔引起的干湿条件变化对砂生槐繁殖和生长的影响, 沿雅鲁藏布江河谷 600 多公里海拔从 3139m 到 3925m 的样带上, 对砂生槐天然种群进行了调查。结果表明: 沿着高原河谷海拔升高的梯度, 降水量由 600mm 下降到 400mm, 年平均气温由 8.2℃ 下降到 5.8℃, 砂生槐的种群密度趋向增加, 基径趋于减小, 但植株高度和新枝长度并未随海拔升高呈明显升降变化。种子库密度、种子千粒重、实生苗密度、萌蘖苗密度也没有随海拔高度的变化而呈明显的升降变化。砂生槐适应海拔引起的干湿条件的变化在生殖方面并为作出大的调整, 但在适应风沙干扰方面表现了繁殖方式的调整, 即在未受沙埋时, 种子繁殖趋向占主导地位; 在生境受到沙埋时, 营养繁殖趋向占主导地位。繁殖方式的调整可能是砂生槐适应风沙干扰的最主要对策。

关键词: 西藏; 砂生槐; 种子繁殖; 萌蘖繁殖; 沙埋; 海拔

Responses of Growth and Reproduction of *Sophora moorcroftiana* to Altitude and Sand-Burying in Tibet

ZHAO Wen-Zhi^{1,2}, LIU Zhi-Min¹ (1. Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. State Key Lab of Frozen Soil Engineering, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 73000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(1): 134~138

Abstract: *Sophora moorcroftiana* is an endemic shrub species in Tibet, which mainly distributes in the middle reaches area and several main tributaries' wide valley such as Nianchu River and Lhasa River of Yalu Tsangbo River. In order to evaluate how water-heat changing induced by plateau altitude affects the growth and reproduction of *S. moorcroftiana* in Tibet Plateau, some parameters of growth and reproduction of the natural population at a transect from 3139 m to 3925 m above sea level, about 600 km in length, along the Yalu Tsangbo River were investigated. Also the relationships between the depth of sand-burying and some parameters of growth and reproduction of *S. moorcroftiana* respectively, were investigated to determine how *S. moorcroftiana* responses to sand-burying. The results are suggested as follows:

In the middle reaches area, with an elevation of 3000 m over, of Yalu Tsangbo River, the rainfall decreases with elevation increasing, which is different with typical mountains where rainfall increases with elevation increasing; mean annual air temperature reduces at a rate of 0.25℃ per one hundred meter, whereas it reduces at a rate of 0.5~0.65℃ per one hundred meter with elevation increasing at typical mountains when elevation is 3000 m over.

The population density increases and the basal diameter declines with altitude increasing. However, the height, length of new bud, density of seed bank, weight of one thousand seeds, density of seedling and sprouting do not obviously increase or decrease with altitude increasing.

S. moorcroftiana reproduces by means of seedling under the condition that sand-burying does not occur, but tends to regenerate by means of sprouting once the sand-burying at its habitat occurs to some extent. However it does not adjust their reproduction to response to the change of altitude that may set off change of rainfall and air temperature, etc. Adjustment of reproduction way maybe a major strategy of *S. moorcroftiana* responsig to desertification environment.

Key words: Tibet; *Sophora moorcroftiana*; Seedling reproduction; Sprouting reproduction; Sand-burying; Altitude

基金项目: 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所知识创新课题(210081)和中国科学院寒区旱区环境与工程研究所知识创新课题(210049)资助

收稿日期: 2000-09-29 修订日期: 2001-08-10

作者简介: 赵文智(1966~), 男, 陕西省定边县人, 博士。主要从事干旱区恢复生态学和生态水文学研究。

文章编号:1000-0933(2002)01-0134-05 中图分类号:Q948 文献标识码:A

植物对海拔和风沙干扰表现了各种各样的响应。典型山地垂直植被带上的植物种组成和群落格局会因海拔而变化^[1~3]。植物生活型会在海拔梯度上发生变异^[4],植物的萌发也与海拔相关^[5]。植物在响应风沙干扰时生长和繁殖表现尤为突出^[6],特别是萌繁繁殖方面。所以,Price 和 Marshall 指出在未来的生态学研究应在真实的环境异质性背景下研究植物萌繁的生态和进化意义,因为这一研究具有很大的实用价值^[7]。近年来,植物的繁殖生态学受到越来越多的重视,它不仅关系到植物的进化途径和适生对策^[8],也关系到生态恢复和濒危植物危种的保护^[9,10]。但有关高原植物对海拔和风沙干扰的响应研究并不多见。

砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)是一种广泛分布于西藏雅鲁藏布江河谷、山坡、沙地上的豆科灌木^[11],为西藏特有植物种^[12]。分布区海拔高度大致为 3500~4100m^[13],但最近的调查发现海拔 2900m 左右也有分布^[14]。近年来,砂生槐不仅受到了研究者的注意^[14~16],而且被用于沙漠化土地的恢复^[17]。然而,由于青藏高原的特殊性,有关能深刻反映砂生槐适应和进化方面的研究尚做得较少。

假设作为西藏特有的灌木砂生槐的种群密度、高度和基径等种群生长特性可能沿海拔梯度呈明显的梯度规律,而繁殖特性沿海拔高度可能没有明显的规律,只是在遇到沙埋干扰时,通过繁殖对策上的调整得以在沙地上生存。为了验证上述假说,沿雅鲁藏布江河谷 600 多公里的样带,在大约 800m 的海拔梯度对大体处于同纬度的砂生槐天然种群进行了专门考察,旨在揭示高原河谷这种特殊地理单元砂生槐种群的繁殖生长与海拔引起的水热条件变化的关系,以及砂生槐对高原河谷风沙干扰的响应。

1 研究区概况

研究区选择在雅鲁藏布江中游河谷阶地的朗县(N29°02',E93°02')、加查(N29°07',E92°39')、扎囊(N29°15',E91°29')、曲水(N29°17',E90°37')、日喀则(N29°20',E89°21')、谢通门(N29°20',E88°21'),海拔 3139~3925m 之间,降水量 400~600mm 之间,年平均气温 5.8~8.2℃之间。土壤为雅鲁藏布江河谷阶地上发育的锥形土,也有风沙土分布。植被从东到西依次为森林灌丛到灌丛,河谷地区主要的乔木树种有高山松(*Pinus densata*),栎树(*Quercus* spp),灌木有砂生槐,绣线菊(*Spiraea* spp),鼠李(*Rhamnus* spp)和多花亚菊(*Ajania myriantha*)。处在研究区最干旱、寒冷的谢通门地区植被组成中灌木以砂生槐为主。

2 研究方法

2.1 野外取样 (1)在朗县、加查县、扎囊县、曲水县、日喀则市、谢通门县的地形和土壤大致相似的未受干扰的河谷阶地上各随机选择 5 块样方,样方面积 10m×10m。调查每块样方中的灌丛密度、1~2a 实生苗密度、1~2a 萌蘖苗密度、在每个样方内随机选择 30 丛砂生槐,调查灌丛高度和最大枝条的基径。在每个样方内随机选择 30 个 20cm×20cm×5cm 的小样方,调查种子库密度。收集上述 6 个研究区的砂生槐种子,在实验室风干后测定千粒重。(2)在雅鲁藏布江日喀则江当宽谷段随机选择 50 块未受人为平茬的样地,除调查灌丛密度、1~2a 实生苗密度、1~2a 萌蘖苗密度、灌丛高度和最大枝条的基径、种子库密度外,还调查了沙埋深度。(3)在雅鲁藏布江日喀则宽谷段沙丘上选择 30 个剖面,调查保存在剖面中因沙埋致死的枝条当年生长度,导致枝条沙埋致死的当年沙埋深度被认为是砂生槐忍耐沙埋的极限深度。根据枝条分支情况和年轮数确定当年致死枝条的沙埋深度。(4)在雅鲁藏布江日喀则宽谷段受沙埋扰动的生境上随机选 60 丛灌丛,调查沙埋深度、灌丛高度、萌条数及萌条的高度。

2.2 数据分析 利用 Microsoft Excel 对种群属性做描述统计和相关性分析,相关分析的基础数据为本文 6 个研究区的 30 个样方和日喀则地区的 50 个样方的数据。沙埋与种子库密度、实生苗密度和萌蘖苗密度的回归拟合以日喀则江当地未受平茬干扰的 50 个样方为基础数据。沙埋厚度与灌丛高度、萌条数、萌条高度是以沙埋生境上调查的 60 丛灌丛为基础的。利用 Micro-Origin 5.0 软件进行回归方程的拟合。

3 结果与分析

3.1 砂生槐种群生长对海拔的响应

在 3139~3925m 的海拔梯度上,砂生槐种群密度呈上升的趋势,种群个体基径呈下降趋势,但种群高度和新梢生长量并没有随海拔升高而呈明显的升降规律(表 2)。

表 1 不同海拔砂生槐种群生长特征

Table 1 Growth characteristics of <i>Sophora moorcroftiana</i> at the sites with different above sea level							
调查地 Site	海拔(m) Elevation	年均温(℃) annual mean temperature	降水量(mm) Annual rainfall	密度	高度(m) Height	新梢长度(cm) Length of bud	基径(cm)
				(株/100m ²)			Basal
				Population density			diameter
朗县 Nangxian	3139	8.2	600	23±9.2	68.3±18	20.3±4.0	2.60±0.25
加查 Gyaca	3210	8.0	490	44±14.6	55.7±6.6	18.2±1.1	2.00±0.20
扎囊 Zhanang	3588	7.8	420	71±23.9	30.4±3.9	9.9±1.5	0.87±0.10
曲水 QuXu	3626	7.4	440	86±20.5	59.9±4.1	26.3±4.7	0.70±0.04
日喀则 Xigaze	3820	6.3	420	96±14.0	22.9±1.7	5.8±1.1	0.70±0.12
谢通门 Xaitongmoin	3925	5.8	400	101±37.3	35.6±5.6	19.2±6.8	0.71±0.05

3.2 砂生槐繁殖对海拔响应

海拔的变化往往引起高原水热条件的变化,但与种群繁殖有关的指标,如种子库密度、种子千粒重、实生苗密度和萌蘖苗密度都没有沿海拔梯度呈明显的升降规律(表 2),由此推断在研究区范围内砂生槐在繁殖方面并没有对水热条件变化作出响应。

表 2 不同海拔地区砂生槐种群繁殖特征
Table 2 Reproduction characteristics of *Sophora moorcroftiana* at the sites with different above sea level

调查地	种子库密度 度(粒/m ²)	种子千粒重(g) Weight of a thousand seed	实生苗密度 (株/100m ²) Density of seedling	萌蘖苗密度 (株/100m ²) Density of sprouting bud
Site	Density of seed bank	Weight of a thousand seed	Density of seedling	Density of sprouting bud
朗县 ^①	9.0±3.9	41.59±1.22	16.8±11.6	0
加查 ^②	12.3±2.4	43.54±1.15	25.0±6.3	0
扎囊 ^③	14.5±8.5	37.13±1.34	19.6±6.2	3.2±3.1
曲水 ^④	8.2±5.3	42.42±0.61	54.8±29.8	14.0±3.1
日喀则 ^⑤	9.3±3.2	41.33±0.61	6.8±1.8	8.6±17.6
谢通门 ^⑥	6.4±1.9	35.39±0.72	13.6±10.9	0

① Nangxian; ② Gyaca; ③ Zhanang; ④ QuXu; ⑤ Xigaze; ⑥ Xaitongmoin

3.3 砂生槐对风沙干扰的响应

沙埋深度越大,种子库密度越小(图 1a),实生苗密度也越小(图 1b)。一定程度的沙埋还可以促进砂生槐萌蘖更新,但当积沙厚度超过 100~120cm 时,砂生槐萌蘖数会随积沙厚度的增加而减少(图 2a)。一定程度沙埋也可以促进灌丛生长。当积沙厚度为 20~40cm 时,砂生槐灌丛高度达到最大(图 2b)。一定程度的沙埋可以促进砂生槐萌蘖苗的生长,但当积沙厚度超过 80cm 时,砂生槐萌蘖苗高度会随积沙厚度的增加而下降(图 2c)。在日喀则地区调查的 30 个剖面内沙埋致死的砂生槐枝条当年生长长度为 12~43cm,其统计平均值为 32±8cm,由此可以推断砂生槐忍受沙埋的极限深度约为 32±8cm,当沙埋深度超该极限深度时就会导致枝条死亡。

4 讨论 万方数据

一般地,对于典型山地而言,海拔越高,降水越多^[18];海拔越高,气温越低,但也有不规则分布的情

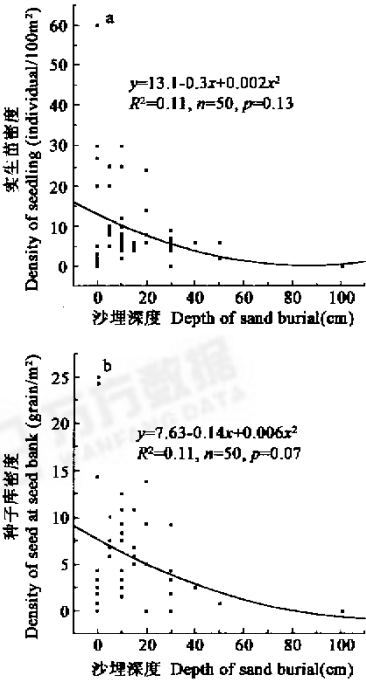


图 1 实生苗密度、种子库密度与沙埋深度回归方程
Fig. 1 Regression equation between depth of sand burial and density of seedling, density of seed bank
a Density of seedling b Density of seed bank

况。一般地,对于典型山地而言,海拔越高,降水越多^[18];海拔越高,气温越低,但也有不规则分布的情

表 3 种群特征相关分析

	种子库密度	种群密度	实生苗密度	萌蘖苗数	种群高度	当年枝长度	基径
种子库密度 Density of seed bank	1						
种群密度 Population density	0.05	1					
实生苗密度 Density of seedling	0.59***	0.11	1				
萌蘖苗数 Density of sprouting bud	-0.27**	0.13	-0.16	1			
种群高度 Height	0.38***	-0.33**	-0.40***	-0.15	1		
当年枝长度 Length of sprouting bud	0.38***	-0.21*	0.46***	-0.13	0.83***	1	
基径 Basal diameter	0.15	-0.70***	0.07	-0.40***	0.46***	0.21	1

$|r_{0.001(90)}|=0.34; |r_{0.01(90)}|=0.27; |r_{0.05(90)}|=0.21$

形^[3]。西藏雅鲁藏布江高原河谷区,海拔梯度变化引起的降水与气温变化与山地不完全相同。首先,降水量随海拔的升高而降低,这与山地的情况相反;其次气温的变化虽然与山地的规律相似,但变化率小于山地。在山地中当海拔超过 3000m 时,气温随海拔每升高 100m 下降 0.5~0.65℃,而西藏雅鲁藏布江中游高原河谷区在近 800m 的海拔梯度上气温仅下降 2.4℃,即 0.25℃/100m。对砂生槐这一西藏特有植物而言,在该海拔梯度其他条件类似的生境,除天然种群密度增加和基径降低外,植株高度、当年枝长度均未表现明显的吻合规律,其繁殖方式也未随海拔变化而明显调整。这可能与研究区降水量在 400mm 以上,年平均气温在 5.8℃以上,水热条件对灌木砂生槐的生存与生长不构成限制因素有关。随海拔升高,气压降低,太阳辐射增强对砂生槐生长和繁殖方面的有何影响尚不清楚。

均衡是难于琢磨的进化难题,即在某一条件下授予适应的特性的获得必然不可避免地导致另一条件下的适应的丧失^[6]。最优的均衡是使适应达到最大的那种^[19]。对于砂生槐,存在种子繁殖和营养繁殖间的均衡,营养繁殖主要是萌蘖繁殖,它是在沙埋和干扰情况下,砂生槐用于种群增殖的一种对策。

相关分析表明,种子库密度与实生苗密度、种群高度、当年新枝长度明显正相关,与萌蘖苗数明显负相关;种群密度与种群高度、当年新枝长度、基径明显负相关;实生苗密度与种群高度明显负相关,与当年新枝长度明显正相关;萌蘖苗数与基径明显负相关;种群高度与当年枝长度和基径明显正相关(表 3)。

种子库密度与萌蘖条数显著负相关,本身就说明萌蘖条数的增加与种子密度的减少同步。萌蘖条数与实生苗密度呈负相关,这说明实生苗增加时萌蘖苗减少(表 3),表明萌蘖繁殖和实生苗繁殖之间的均衡关系。当沙埋达到一定深度时,土壤中种子和实生苗几乎没有时,萌蘖苗数和萌蘖苗高度正趋向达到最大,进一步说明了**较强的均衡**关系。根据野外观察,沙埋既可能是局部偶然的,如由于植株的阻沙作用而形成了很小的盾状沙片,涉及范围仅 1~2m²,植株少量覆沙;也可能是连年不断的,如生长在流动或半固定沙丘顶

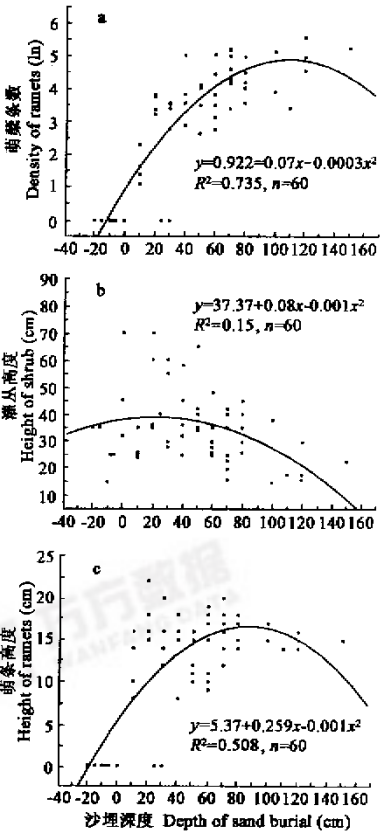


图 2 沙埋深度与砂生槐生长萌蘖回归方程
Fig.2 Regression equations between depth of sand burial and some parameters of *S. moorcroftiana*
a Density of ramets; b Height of shrub;
c Height of ramet

进一步说明了**较强的均衡**关系。根据野外观察,沙埋既可能是局部偶然的,如由于植株的阻沙作用而形成了很小的盾状沙片,涉及范围仅 1~2m²,植株少量覆沙;也可能是连年不断的,如生长在流动或半固定沙丘顶

部或背风坡脚的植株,年年均遭受沙埋,有时全部植株遭受沙埋。少量覆沙其厚度与植株高度相比较小,对植物的生殖生长影响也就小。

沙埋降低了种子库密度和实生苗数量,也降低了砂生槐种群的有性繁殖能力(图 2)。这是因为沙埋造成 2 年生以上枝条大部分被埋在沙土中,而有种子生产能力的枝条至少是 2 年生的。沙埋还影响砂生槐生长。在由多种植物组成的群落中积沙之所以可以促进砂生槐的生长是因为沙埋造成大多数植物种退出群落,从而减少了砂生槐与群落内其他植物之间的资源竞争^[14]。但在单优种群中,种群内种间竞争不存在,适度沙埋仍然还会促进砂生槐的生长的机制尚不清楚,仍需要从植物生理的角度上分析。

实生苗密度与种子库密度呈正相关,遵循种子越多,萌发和保存的概率越大的一般规律。而萌蘖苗数与种子库密度呈显著负相关则说明种群在种子生产少的情况下,通过萌蘖的方式进行更新,以维持种群稳定的适应对策。种群高度及新枝生长量分别与种群种子库密度呈显著正相关,表明高生长和新枝生长越好的种群,种子生产能力越强。基径和年龄具有明显的线性关系,种群高度、基径分别和种群密度呈显著负相关,表明高生长越大、年龄越大的种群,密度越小。实生苗密度与种群生长高度呈显著负相关,表明灌丛生长较好的情况下,尽管种子库密度增加,但萌发后实生苗的保存率较低。萌蘖是在沙埋和干扰情况下,种群维持稳定的一种对策。基径与萌蘖苗的密度呈显著的负相关,说明对于年龄大的个体即使在沙埋和其它干扰存在的情况下,萌蘖能力也很低。新枝生长量与高度呈显著正相关,表明高度大的个体其生长速率也大。

简言之,砂生槐种群的繁殖特性并不随海拔梯度而呈明显的规律,这说明砂生槐适应的海拔范围较广,对因海拔变化而变化的气候条件也有较强的适应性。风沙干扰降低砂生槐种群的种子繁殖能力,但一定程度的风沙干扰却促进了砂生槐种群的萌蘖繁殖。砂生槐种群在遇到风沙干扰时的这种均衡正是砂生槐种群适应沙漠和沙漠化环境的对策。

参考文献

- [1] Hegazy A K, EI-Demerdash M A and Hosni H A. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 1998, **38**: 3~13.
- [2] Gutierrez J R, Lopez-Cortes, F and Marquet P A. Vegetation in an altitude gradient along the Rio Loa in the Atacama Desert of northern Chile. *Journal of Arid Environments*, 1998, **40**:383~399.
- [3] Kotze D C and O'Connor T G. Vegetation variation within and among palustrine wetland along an altitude gradient in KwaZulu-Natal, South Africa. *Plant Ecology*, 2000, **146**: 77~96.
- [4] Poven N P, Hernandez-Trejo H and Rico-Gray V. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid vally of Zapotitlan, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2000, **11**: 39~42.
- [5] Abulfatih H. A Seed germination in Acacia species and their relation to altitude gradient in south-western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 1995, **31**: 171~178.
- [6] Schenk H J. Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 41~52.
- [7] Price E A C and Marshall C. Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 3~7.
- [8] Grime J P, Thompson K, Hunt R, *et al*. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 1997, **79**: 259~281.
- [9] Huang Z and Gutterman Y. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. *Journal of Arid Environments*, 1998, **38**: 27~43.
- [10] Hegazy A K. Intra-population variation in reproductive ecology and resource allocation of the rare biennial species *Verbasum sinaiticum* Benth. in Egypt. *Journal of Arid Environments*, 2000, **44**: 185~196.
- [11] Zhang J W(张经纬). *Vegetation in central Tibet*(in Chinese). Beijing:Science Press. 1966. 26~27.
- [12] Sheng, W S(沈渭寿). Floristic features of sand vegetation in the middle reaches of the Yarlung Zangbo, Xizang (Tibet). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (in Chinese)(植物分类学报), 1996, **34**(3):276~281.
- [13] Team for Comprehensive Surveying of Tibet and Qinghai Plateau from Chinese Academy of Sciences (TCSTQP-CAS) (中国科学院青藏高原综合科学考察队). *Vegetaion in Tibet*. Beijing: Science Press. 1988 (in Chinese with English abstract).
- [14] Zhao W Z(赵文智). A preliminary study on the arenaceous adaptability of *Sophora moorcroftiana*. *Acta Phytocologica Sinica*(in Chinese)(植物生态学报), 1998, **22**(4): 379~384.
- [15] Wang, W Y(王义为). Observations on the capacity of drought-resistance of *Sophora moorcroftian*. *Acta Botanica Sinica* (in Chinese)(植物学报), 1980, **22**(3):293~294.
- [16] Chen H S(陈怀顺), Liu Z M(刘志民). Characteristics of *Sophora moorcroftiana* population and its roles in valley vegetation. *Dynamics of Network of Resource and Eco-environment Research*(in Chinese), 1997, **8**(3).
- [17] Liu Z M(刘志民). *Comprehensive Rehabilitation of desertified lands in the Middle Basins of the Yarlung Zangbo River, the Lhasa River and the Nianchu River*(in Chinese). Beijing: Environment Sciences Press, 1998, 56~59.
- [18] Diaz S and Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**: 463~474.
- [19] Crawley M J. *Plant Ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1986. 256~257.