

不同放牧强度对人工草地牧草生殖分配及种子重量的影响

包国章¹, 康春莉¹, 李向林²

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

摘要:不同放牧强度对白三叶、红三叶、鸭茅的生殖分配及种子千粒重影响极显著。一定强度的放牧干扰有利于提高休牧后三叶草的花序密度, 但鸭茅花序密度却随放牧强度的提高而出现明显下降。放牧草地三种牧草种群的生殖分配均低于对照草地。在放牧草地, 随放牧强度的提高, 白三叶生殖分配逐渐增加, 红三叶及鸭茅生殖分配逐渐减少。提高放牧强度后, 三叶草千粒重出现递减趋势, 而鸭茅却出现递增趋势, 在无放牧干扰草地, 三叶草种群趋于生产数量较少的大粒种子, 在放牧干扰下, 趋于生产数量较多的小粒种子; 鸭茅种群则出现相反的变化。

关键词:放牧; 生殖分配; 千粒重

Effects of Stocking Intensity on Grass Reproductive Allocation and Grain Weight on the Artificial Grassland

BAO Guo-Zhang¹, KANG Chun-Li¹, LI Xiang-Lin² (1. Department of Environmental Science, Jilin University, Changchun 130023, China; 2. Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(8): 1362~1366.

Abstract: On the artificial grassland of middle high mountainous region of China, the stocking intensity was strictly controlled at three levels according to intake rates: G1(55%), G2(65%) and G3(80%). Field experiment results showed that there was significant relationship between stocking intensity and the reproductive allocation (RA), grain weight of *T. repens*, *T. pratense* and *D. glomerata*. Inflorescence density of clover increased after medium-intensity stocking (G1 or G2) while there was a significant negative relationship between stocking intensity and inflorescence density of *D. glomerata*. The rate of reproductive allocation of the three grasses on the sward grazed was lower than that on the sward non-grazed. On the grazed sward, the RA of *T. repens* increased gradually while that of *T. pratense* and *D. glomerata* decreased with the stocking intensity increased. On the non-grazed sward, the RA of *T. repens*, *T. pratense* and *D. glomerata* were 4.4%, 1.9%, and 25.7% respectively; on the G1 sward, the RA percentages were 0.9%, 0.9%, 4.5% respectively; on the G2 sward, the RA percentages were 1.2%, 0.2% and 1.6% respectively; on the G3 sward, the RA percentages were 2.1%, 0.1% and 0.5% respectively. After the stocking intensity was raised, the thousand-grain weights of two clovers decreased while that of *D. glomerata* increased drastically ($P < 0.001$). On CK, G1, G2 and G3 swards, thousand-grain weights of *T. repens* were 0.4857, 0.4744, 0.4558, 0.4486g respectively; the thousand-grain weights of *T. pratense* were 1.5196, 1.4172, 1.4096 and 1.3897g respectively; and those of *D. glomerata* were 0.8502, 0.9096, 0.9983 and 0.9991g respectively. The clover populations were apt to produce more smaller seeds under stocking pressure and fewer bigger seeds during non-stocking season. The *D. glomerata* population, however, was apt to produce fewer bigger seeds under stocking pressure and more bigger seeds during non-stocking season.

基金项目: 国家“九五”科技攻关资助项目 (96-016-02-02)

野外工作得到鲍健寅、尹少华、傅林谦的帮助, 特致谢意!

收稿日期: 2001-12-12 日期: 2001-12-12

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

Key words:grazing; reproductive allocation; thousand-grain weight
文章编号:1000-0933(2002)08-1362-05 中图分类号:Q142,S812 文献标识码:A

植物的繁殖特征反映了植物对外界环境的进化适应,通过匍匐茎及分蘖繁殖即是牧草种群对放牧干扰的一种适应^[1,2]。与北方草地相比,南方中高山草地有较为理想的水热条件及较长的生长期,牧草生产力高、再生性强、耐牧性好,因此,放牧是该地区人工草地的主要利用方式^[3~6]。在长期放牧干扰下,牧草主要依靠营养繁殖,但不同放牧草地均有一定数量的牧草进行有性生殖,尤其是一些生殖周期较短的下繁型牧草。由于有性生殖有在进化上具有无性繁殖不可替代的优势,分析休牧草地牧草生殖枝密度的变化规律,探明牧草种群在不同放牧强度下的生殖分配特征及种子重量将会有助于了解牧草种群的繁殖对策。

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长阳县火烧坪境内,地理位置为 30°27'N,110°40'E。海拔 1895m,年均温 7.6℃,极端最高气温 30.1℃,极端最低气温 -20.1℃,年降水量 1485mm,1~6 月份降水量占全年降水量的 70%,年日照 1800h,年相对湿度约为 80%。草地土壤以棕黄壤为主,pH 值约为 6.2。

1.2 研究方法

1991 年 9 月建植人工草地,总面积 6.4hm²,其中,放牧面积 4.8hm²。主要牧草有鸭茅(*Dactylis glomerata*)、黑麦草(*Lolium preenne*)、白三叶(*Trifolium repens*)和红三叶(*Trifolium pratense*),1992 年秋季对草地进行轻牧,1993 年春季正式进行划区轮牧试验,试验家畜为美利奴羊。按放牧强度把放牧地划分成 3 个大区,大区的放牧强度分别为 G1(6 只羊/hm²)、G2(7.5 只羊/hm²)、G3(10 只羊/hm²),通过扣笼试验将家畜采食率约控制在 55%、65%、80%左右。3 个大区内的轮牧试验同时进行,每一个大区有 4 个重复轮牧小区,每小区轮牧面积为 0.4hm²,轮牧周期 24d,每个小区放牧 5~6d,为了让牧草有较充足的时间进行生殖生长,进而分析不同放牧强度对人工草地牧草生殖分配及种子重量的影响,1996 年 5~7 月份,在各小区划分出休牧试验小区,在牧草开花期测定花序密度,每组测 10 个样(面积 1m²)。另设 4 个小区为对对照样地,即对照组(CK)。由于研究地点处于亚热带,牧草生长期长,杂草生长迅速,为防止草地退化,在生长季对对照样地的牧草进行 2 次刈割。在 1996 年的生长季(5~10 月份)内,每月均采用扣笼法(笼面积为 1m²)测定不同放牧草地鸭茅产量及能量积累,每个放牧强度设固定样 10 个。用 DSC-2000 型热分析仪测定生长季牧草茎叶、生殖枝及根部热值;用电子天平测定成熟的牧草种子千粒重,每一放牧强度共测 10 组。生殖分配(Reproductive allocation)是指植物一年中同化的资源用于生殖的比例^[7],本文牧草生殖分配的计算公式如下:

$$RA = \sum Er / \sum Et$$

式中,RA 为生殖分配(%),Er 为通过扣笼法每月一次测得的牧草生殖器官产量,Et 为用同种方法测得的牧草总产量。

2 结果与分析

6 月份,在休牧试验小区内发现,不同放牧草地,处于开花期的白三叶、红三叶及鸭茅的花序密度出现明显差异,方差分析表明,放牧强度对 3 种牧草花序密度的影响均呈极显著(表 1)。结果证明,即使从春季就开始对草地实施禁牧,牧草的生殖生长仍然受制于往年的放牧干扰。

随着放牧强度的提高,不同牧草的花序密度变化有明显不同。由 CK 到 G3,两种三叶草的花序密度出现低→高→低的变化模式,鸭茅则呈逐渐下降趋势(表 1)。在放牧干扰下,三叶草一方面加快营养生长,增加个体密度及分枝数量^[3,8~13],提高了个体生存机率,同时也增加了单位面积上的花序密度,从而增加了有性生殖的能量投入,有利于提高牧草对放牧的适应。然而,三叶草的花序密度并不随放牧强度的增加而呈线性增加,白三叶和红三叶花序密度的峰值分别出现在 G2、G1 样地,在 G3 样地,其花序密度明显下降。在牧草采食率维持在 80%左右的 G3 样地,草场已严重退化,牧草密度及盖度远不及其他草地,

植株多以残株形式存在,营养生长受到抑制,能够用于生殖生长的能量很少,因此,牧草花序密度较低。与作为下繁草的三叶草相比,上繁草特征较为明显的鸭茅有较强的顶端优势作用,生殖枝高达 80~100cm,生长过程中易被家畜破坏,因此,放牧草地鸭茅的花序密度远低于对照草地,并随放牧强度的提高而进一步下降,其中,G1 样地的花序密度仅为对照样地的 25.7%。由于放牧解除了鸭茅的顶端优势作用,蘖的死亡率明显低于对照草地,丛及蘖密度明显上升^[12],因此,鸭茅种群减少了对生殖枝的能量投入,促进了营养繁殖,显然,在放牧干扰下,单丛及单蘖存活率的提高是鸭茅繁殖的一个主要特征。

表 1 放牧强度对牧草花序密度影响的方差分析
Table 1 Variance analysis of effect of stocking intensity on inflorescence density of the grasses

牧草类别 Grass species	自由度 df		F 值 F-value	P 值 P-value
	组间 Factor	组内 Error		
白三叶 <i>T. repens</i>	3	36	6.47	<0.001
红三叶 <i>T. pratense</i>	3	36	6.80	<0.001
鸭茅 <i>D. glomerata</i>	3	36	13.04	<0.001

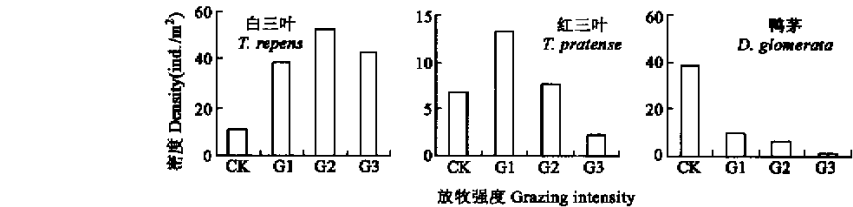


图 1 采用不同强度放牧后的休牧草地牧草花序密度的影响

Fig. 1 Effect of stocking intensity on inflorescence density of the grasses during non-stocking season next year
放牧后,3 种牧草的年能量积累均明显增加,白三叶在 G2 样地、红三叶及鸭茅在 G1 样地出现能量年积累的最大值(表 2),分别比对照样地提高 7.5、0.8、1.3 倍。3 种牧草中,白三叶再生能力最强,放牧后能量积累最快,鸭茅次之,红三叶再生能力最弱。在所有放牧草地,白三叶生殖枝能量积累均高于对照草地,并随放牧强度的提高而进一步增加,与此相反,放牧草地红三叶及鸭茅的生殖枝能量积累均低于对照草地,并随放牧强度的增加而进一步降低。与红三叶及鸭茅相比,白三叶株形矮小,每形成一个生殖枝所需能量较少,同时,由于叶片再生能力强,匍匐茎发达,采食后生长快,这些生物、生态学特点保证了白三叶在放牧干扰下较高的生殖生长能力。增加生殖枝能量积累有利于提高放牧草地白三叶实生苗密度及土壤种子库中的种子数量,这有利于提高白三叶对放牧干扰及环境胁迫的抗性。由于红三叶植株高度明显高于白三叶,放牧地许多红三叶在刚进入花期就已被被家畜啃食,在 G1 草地,其生殖枝能量积累略低于白三叶,而在过度放牧的 G3 样地则仅为 G1 样地的 4.5%。在 G2、G3 样地,鸭茅生殖枝能量积累量为 G1 样地的 26.3、3.4%,仅占对照样地的 10.1%、1.4%。

表 2 不同放牧强度下牧草产量及总能量积累
Table 2 Yield and total energy accumulation of grasses under different stocking intensity

组成 Components	白三叶 <i>T. repens</i>				红三叶 <i>T. pratense</i>				鸭茅 <i>D. glomerata</i>			
	CK	G1	G2	G3	CK	G1	G2	G3	CK	G1	G2	G3
产量 Yield (g/(m ² ·a))	R 0.39	0.50	0.90	1.02	1.01	0.81	0.12	0.04	29.18	11.743	3.07	0.40
	T 8.8	55.6	74.8	48.5	54.8	87.9	76.9	41.9	113.4	259.8	197.5	80.6
能量积累	R 7.5	10.6	19.4	21.2	17.8	16.1	2.4	0.8	522.7	211.7	55.7	7.1
EA(kJ/(m ² ·a))	T170.6	1176.1	1614.4	1007.8	962.8	1737.2	1545.6	814.7	2031	4684.2	3586.6	1440.3

* R:生殖枝 Reproductive shoots,T:整株 Whole plants

对牧草生殖分配的分析结果表明,红三叶及鸭茅的生殖分配变化模式与其生殖枝能量积累模式是相似的,由 CK 到 G3,呈递减趋势,红三叶的生殖分配分别为 1.8%、0.8%、0.2%、0.1%;鸭茅分别为 25.7%、4.5%、1.6%、0.5%,造成这种递减的原因前文已有所述。与红三叶及鸭茅不同,放牧草地白三叶生殖分配均明显高于对照草地,但随放牧强度的提高而逐渐增加,由 CK 到 G3,分别为 4.4%、0.9%、1.2%、2.1%(图 2)。由表 2 可以看出,放牧草地白三叶生殖分配较低的原因在于其整株的能量积累远高于

对照草地,这就造成了放牧草地白三叶生殖枝能量积累相对较多、生殖分配相对较少的现象。笔者认为在放牧草地随放牧强度的提高其生殖分配为何反而递增,是白三叶对放牧干扰的一种进化适应。高强度的放牧干扰增加了牧草所处环境的不确定性,白三叶在加快无性繁殖的同时,逐步提高对有性生殖的能量投入,以提高种群的适应性,同时也增加了土壤中的白三叶种子数量,保证了在高强度干扰的同时,土壤中维持一定数量的白三叶种子的存在,能够及时补充白三叶种群的实生苗数量。

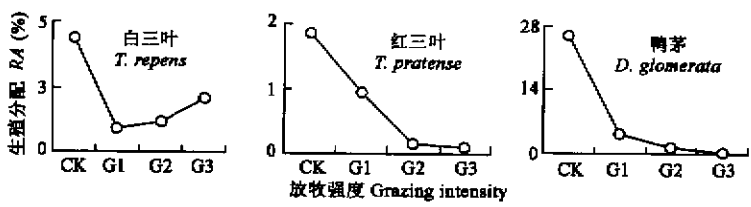


图 2 放牧强度对牧草生殖分配的影响

Fig. 2 Effect of stocking intensity on reproductive allocation of grasses

除了对牧草花序密度、生殖分配有明显影响外,放牧对 3 种牧草种子千粒重也有极显著的影响,方差分析中的 P 值均小于 0.001(表 3)。放牧对 2 种三叶草的种子千粒重的影响是相似的,由 CK 到 G3,牧草千粒重呈逐渐下降趋势,白三叶千粒重分别为 0.4857、0.4744、0.4558、0.4486;红三叶为 1.5196、1.4172、1.4096、1.3897(g)。如前所述,放牧草地三叶草花序密度明显高于对照草地,虽然植物种群通常并不以降低种子重量为代价去适应干扰

及逆境,而通常是减少种子产量^[1],但放牧草地高密度的花序及生殖分配决定了放牧草地三叶草不可能在种子数量及重量两方面均占优势。对于植物种间竞争因放牧而减弱的南方放牧草地而言,由于环境容纳量大,植物生长快,牧草种群生产较多数量的小种子比生产较少数量的大种子具有更大的适应性,其原因在于,草地高密度的实生苗将提高单株牧草的存活机率,当地放牧草场密如地毯似的牧草群落外观可以作为这种观点的一个有力依据。除此原因外,过牧也会导致牧草千粒重的下降。虽然 G3 样地三叶草花序密度低于 G2 样地,但三叶草的千粒重仍低于 G2 样地,这表明,长期高强度的放牧严重抑制了三叶草的种子生产,无论是在种子数量上,还是在种子重量上,过牧草地三叶草均不占优势。与三叶草相反,3 种不同放牧强度的放牧草地鸭茅千粒重均高于对照草地,并与放牧强度成正比。自然生长状态下鸭茅形成的花穗多数在 50cm 以上,显然,在家畜啃食频繁的放牧草地,鸭茅的成穗率是极低的,这就保证了极少数能够成穗的鸭茅能够获得充足的营养物质及光照,因此,种子千粒重较高;而在对照草地,由于牧草无放牧干扰,植株高大,成穗率高,种内及种间竞争激烈,高密度生殖枝之间对阳光及养分的竞争也较为激烈,密度制约现象明显,因而其千粒重低于放牧草地。这种放牧草地牧草种子千粒重高于禁牧草地的现象在我国的东北羊草草原也有报道^[14]。

3 讨论

放牧对牧草的生殖分配、千粒重及休牧后牧草花序密度的影响因牧草生物学及生态学特性的不同而不同,在亚热带高山人工草地,作为下繁草的白三叶及下繁草生长特点较为明显的红三叶,由于植株矮小,生殖枝受到家畜啃食的概率相对较低,加之放牧后种群密度上升,因而,多数放牧地三叶草的花序密度在休牧后高于对照草地。放牧草地白三叶较低的生殖分配及较高的生殖枝能量积累既保证了白三叶能够增加有性生殖而获得的较高适应性,同时也保证了种群的高密度^[8,9],这种同时加强有性生殖及无性繁殖的种群繁殖模式使白三叶极好地适应了放牧干扰。在植物种子生产的“少而大”或“多而小”的问题探索上,应充分考虑到环境容纳量及干扰因素。白三叶及红三叶的种子生产模式表明,在环境容纳量较高、因干扰而使种内及种间竞争明显降低的生境中,“多而小”的种子生产模式更有利于提高牧草种群适应放牧干扰。在放牧

表 3 放牧强度对牧草种子千粒重影响的方差分析
Table 3 Variance analysis of effect of stocking intensity on thousand grain weight of grasses

牧草类别 Grass species	自由度 <i>df</i>		<i>F</i> 值 <i>F</i> -value	<i>P</i> 值 <i>P</i> -value
	组间 Factor	组内 Error		
白三叶 <i>T. repens</i>	3	36	41.01	<0.001
红三叶 <i>T. pratense</i>	3	36	54.95	<0.001
鸭茅 <i>D. glomerata</i>	3	36	74.65	<0.001

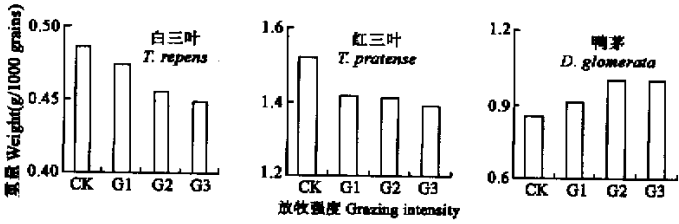


图 3 不同放牧强度下牧草种子千粒重

Fig. 3 Thousand grain weight of grasses under different stocking intensity

草地,由于鸭茅多数生殖枝在开花之前就被家畜啃食,生殖枝密度远低于禁牧草地,生殖枝之间对阳光、养分竞争的密度效应并不存在,加之放牧地具有粪肥等较多的能量投入,其种子千粒重高于禁牧地。鉴于无放牧草地鸭茅种群较低的总能量积累、较高的生殖分配及较差的适口性,在放牧管理上,以鸭茅为优势种的人工草地休牧期不宜过长。

参考文献

[1] Harper J L. Population Biology of Plants. Academic Press,1977. 24~30.

[2] Zhong Z C(钟章成). The reproductive strategy of plant. *Chinese Journal of Ecology*(in Chinese)(生态学杂志), 1995, **14**(1):37~42.

[3] Bao G Z(包国章), Li X L(李向林), Bai J R(白静仁). Effects of grazing and patch quality of soil on density and branching pattern of *Trifolium repens*. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 2000, **20**(5):779~783.

[4] Liu H Q(刘海泉),Huang W H(黄文惠). Effects of grazing intensity and sward height on yield and composition of *Lolium perenne*-*Trifolium repens* swards. *Acta Agrestia Sinica*(in Chinese)(草地学报), 1991, **1**(1):100~105.

[5] Huang W H(黄文惠). The status of domestic and foreign grassland and the development trend of Chinese artificial grassland. *Grassland of China*(in Chinese)(中国草地), 1982, **1**:24~27.

[6] Huang W H(黄文惠), Wang P(王培). *Studies on grassland development of high mountain area in subtropical region*(in Chinese). Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 1992. 1~11.

[7] Silvertown J W(1982). In: Zhu N(祝宁) Trans. *et al. Introduction to plant population ecology*(in Chinese). Harbin: Northeast Forestry Press, 1987. 106~111.

[8] Fan F C(樊奋成), Wang P(王培), Xia J X(夏景新), *et al.* Studies on turnover of leaf tissue in mixed swards of perennial ryegrass/white clover under different grazing systems. *Acta Agrestia Sinica*(in Chinese)(草地学报), 1994, **2**(1)22~29.

[9] Xia J X(夏景新). Grazing ecology and its application in pasture management. *Grassland of China*(in Chinese)(中国草地), 1993, **4**:64~70.

[10] Zhu L(朱琳), Huang W H(黄文惠), Su J K(苏加楷). The effect of grazing intensity on features of leaf number. *Acta Agrestia Sinica*(in Chinese)(草地学报), 1995, **3**(4)297~304.

[11] Chapman D F, Robson M J, Snaydon R W. The growth and carbon allocation patterns of white clover (*Trifolium repens* L.) plants of contrasting branching structure. *Journal of Experimental Botany*, 1992, **69**:523~531.

[12] Hodgson J(1990). In: Gong Y M(弓耀明), *et al.* Trans. *Grazing management*(in Chinese). Beijing: Science Press, 1993.

[13] Simpson D, Wilman D, Adams W A. The distribution of white clover (*Trifolium repens* L.) and grasses within six sown hill swards. *Journal of Applied Ecology*, 1987, **24**:201~216.

[14] Yang Y F(杨允菲), Zhu T C(祝廷成). A study on seed production of *Aneurolepidium chinensis* population in different ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 1988, **8**(3):256~263.