

克隆植物矮嵩草对放牧的等级性反应

朱志红¹, 王 刚², 王孝安¹

(1. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; 2. 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要:对高寒草甸克隆植物矮嵩草(*Kobresia humilis*)基株、分株片断和分株 3 个层次构件单元的数量、生物量性状及其变异系数在不同放牧强度处理间以及构件等级间的变化进行了研究。研究工作于 1999 年至 2001 年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸内进行。家畜放牧实验设 4 个放牧强度水平。研究结果显示, 3a 中矮嵩草克隆等级基株层次只有分株数和叶数在放牧处理间表现出显著差异($F_{(3,56)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$), 而死亡分株百分数、死亡叶片百分数、基株大小以及繁殖分配 4 个性状在 3a 中未表现出显著差异($F_{(3,56)} < F_{0.05}$, $p > 0.05$), 占被测性状的 57.1%; 与此同时, 分株片断和分株两个层次在第 1 年就有 50% 以上的性状达到显著差异, 到第 3 年时全部被测性状都表现出显著差异($F_{(3,56)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$)。放牧第 3 年时, 基株、分株片断和分株层次达到显著差异的性状数分别为 42%、100% 和 100%。性状的变异系数在等级间的变化均表现为分株 > 分株片断 > 基株层次或分株 > 分株片断的顺序。被测性状的变异系数在放牧强度间无显著差异, 在放牧第 1、第 2 和第 3 年, 变异系数在等级间有显著差异的性状比例分别为 42%、71% 和 85%。这说明克隆植物矮嵩草基株、分株片断和分株各层次被测性状在放牧强度处理间表现出的差异性不同, 具有显著差异的性状比例在基株层次少, 在分株片断和分株层次高, 相同性状在处理间的差异可能先出现在分株和分株片断层次, 后出现在基株层次。放牧强度不影响性状的相对变异, 但长期持续的放牧扰动使性状在等级间的变异性逐渐增大。这些结果说明矮嵩草构件等级对放牧扰动具有明显的等级性反应, 并可概括为“分株层次 > 分株片断层次 > 基株层次”的等级反应模式。研究结果证实我们关于克隆植物等级选择模式的推断。

关键词:克隆植物; 等级选择; 放牧处理; 矮嵩草

文章编号: 1000-0933(2006)01-0281-10 中图分类号: Q948, S812 文献标识码: A

Hierarchical responses to grazing defoliation in a clonal plant *Kobresia humilis*ZHU Zhi-Hong¹, WANG Gang², WANG Xiao-An¹ (1. College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062; 2 State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 281 ~ 290.

Abstract: The physiological integration of physically connected ramets may modify phenotypic plasticity and result in differences in plastic responses among hierarchical levels of clonal plants. In order to demonstrate the hierarchical responses to natural selection in clonal plants, we conducted a study to investigate the variances in the life history traits among grazing treatments and among hierarchical levels of clonal plant *Kobresia humilis* in an alpine meadow from 1999 to 2001. Our study site was located at the Haibei Alpine Meadow Research Station in Menyuan County, Qinghai Province, China. A fenced Tibetan sheep pasture, which was divided into four grazing pressures of ungrazed control, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, was established in 1998. Three levels of modular hierarchy are genet level, ramet fragment level and ramet level in a clone. At the genet hierarchical level, the number of ramets and leaves per genet differed among grazing treatments for three years ($F_{(3,56)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$) but the dead leaf and ramet percentages, genet size and reproductive allocation remained constant. Traits differed among grazing treatments for 42.9% of all measured traits in the level in whole study period. At the ramet fragment and ramet levels, over 50% of measured traits differed among grazing treatments in first year and then all of them differed in last year. Differences in reproductive allocation among grazing treatments at the ramet fragment and ramet levels occurred in the second and last years

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39760023)

收稿日期: 2005-03-08; 修订日期: 2005-09-04

作者简介: 朱志红(1963~), 男, 陕西米脂人, 博士, 教授, 主要从事植物生态学和放牧生态学研究. E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 39760023)

Received date: 2005-03-08; Accepted date: 2005-09-04

Biography: ZHU Zhi-Hong, Ph.D., Professor, mainly engaged in plant ecology & rangeland ecology. E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn

respectively. The number of traits that showed differences among grazing treatments for genet, ramet fragment and ramet hierarchical level in last year account for 42%, 100% and 100% of all measured traits, respectively. These results indicated that there are different variances of measured traits among grazing treatments for three levels of the modular hierarchy in the clonal plant *K. humilis*. The ratio of traits showing differences among grazing treatments is greater at the ramet fragment and ramet levels than at the genet level, and trait differences among grazing treatments appeared earlier at the ramet fragment and ramet levels than at the genet level.

Coefficients of variance of measured traits were highest at the ramet level, intermediate at the ramet fragment level and lowest at the genet level but showed no differences among grazing treatments. Traits showing significant differences in coefficient of variance among hierarchical levels comprised 42%, 71% and 85% of all measured traits in 1999, 2000 and 2001, respectively. These results indicate that different grazing intensities did not affect the variances of traits among hierarchies but lengthening time of grazing disturbances will gradually enlarge trait variances. Our results showed that the extent of phenotypic variation in the modular hierarchy of *K. humilis* is greatest at the ramet level and lowest at the genet level. The model of hierarchical responses to grazing defoliation may be "ramet level > ramet fragment level > genet level". In this model, the ramet is a fundamental unit of functional response and natural selection in the *K. humilis* modular hierarchy and has greatest phenotypic variation in response to disturbance, whereas the genet is a relative stable unit in modular hierarchy. Thus we demonstrated the existence of hierarchical selection in this clonal plant species.

Key words: clonal plant; hierarchical selection; grazing treatments; *Kobresia humilis*

20 世纪 80 年代末以前,人们普遍认为自然选择作用于植物的遗传个体水平^[1-4],选择是通过遗传个体的繁殖差异实现的^[5]。植物构件理论的发展以及 Tuomi 和 Vuorisalo^[6-8]提出的克隆植物等级选择(hierarchical selection)观点,使这种传统认识受到质疑。Tuomi 和 Vuorisalo 认为克隆植物构件等级(modular hierarchy)中的任何层次都可能具有进化上的重要意义,从植物枝条构件到整个植株的各层次都包含选择作用^[7]。Eriksson 和 Jerling^[5]提出的等级选择模型描述了植物中“个体”单元的 3 个层次或等级,即分株(ramet)、分株片断或克隆片断(ramet fragment or clonal fragment)和基株(genet),它们都受选择的影响。因此,自然选择作用也会表现出等级性。

由于克隆植物相连分株间的生理整合作用能够修饰表型可塑性,使其在不同等级水平上的可塑性反应存在差异^[9-11]。虽然这方面的直接研究很少,但有些研究结果已显示出克隆植物具有等级性反应的特点。如 Kays 和 Harper 在多年生黑麦草(*Lolium perenne*)自疏试验中发现,在不同的基株初始密度下,分蘖密度仅依赖于光照强度而迅速收敛于一个平衡水平,而基株密度在 180d 的试验中则没有达到平衡^[12]。Hartnett 对一枝黄花(*Solidago canadensis*)叶片、分株和分蘖密度调节的研究表明,各部分数量动态的调节都是叶片出生率减少、死亡率增加以及叶片较早发生死亡的综合结果^[13]。Kik 等对葡茎剪股颖(*Agrostis stolonifera*)移居和分化的研究表明,在 4 个不同的生境中,并非所有的表型特征都有相同的变异系数^[14]。Price 在对欧亚活血丹(*Glechoma hederacea*)进行选择采摘作用的研究中发现,同一克隆的两个初级匍匐茎以完全不同的方式发育^[15],说明匍匐茎分枝在该植物中是一个功能反应的结构水平。何维明等的研究表明黍(*Panicum miliaceum*)分株和基株对异质养分环境的反应具有等级性,源株和分蘖株对相同环境的反应存在差异^[16]。这些结果表明在各种选择压力作用下构件等级间的反应确有不同。但这种反应是否存在某种规律?对此问题的初步认识是:由于克隆植物存在构件等级,其种群调节是各等级层次综合作用的结果,各层次对环境变化的功能反应或敏感程度不同,低层次(或较小的形态学单位)的构件单元反应较敏感,开始发生反应的时间最快,表型变异最大^[17,18]。也就是说,在分株、分株片断和基株 3 个等级层次中,分株层次的表型变异应当最大。为证实这个推断,以矮嵩草(*Kobresia humilis*)为研究对象,进行了一项为期 3a 的家畜放牧实验,从分株、分株片断和基株 3 个层次考察了植物的放牧反应,并主要就以下问题进行了研究:①矮嵩草构件等级中的不同水平对放牧选择作用的反应是否相同?②这种反应是否具有规律性?③这种反应是否与放牧强度的变化有关?

1 实验方法

1.1 研究对象

矮嵩草是莎草科嵩草属多年生短根茎草本植物^[19],为典型密集型(phalanx type)构型(architecture)^[20]。其构件等级包括基株、分株片断和分株3个层次。基株由若干成簇的分株片断组成,多为圆形株丛,外径不等。分株片断间由短根茎相连,每个片断内含有数目不等的分株(或称分蘖,tiller)。矮嵩草的克隆生长以分株和分株片断数量的增加以及基株直径的扩大为特征。这种克隆生长形式在草地群落植物中具有代表性。

1.2 研究地区自然环境概况

放牧实验于1998年10月至2001年6月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸内进行。该站位于青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内的风匣口。站区地形以低山、丘陵、滩地和河流阶地为主,海拔3200~3500m。年均温-1.7℃,年均降水量614.8mm,80%集中于6~8月份。年蒸发量1162.3mm。矮嵩草草甸是站区主要群落类型,在当地为冬春草场,每年11月至翌年5月底进行放牧。群落的植物种类组成、结构特征、生产力变化及放牧演替规律等已有众多研究^[17-21]。

1.3 实验设计与取样

实验采用单因素设计。实验区用网围栏围建于1998年4月初,面积5.46hm²。设不放牧(对照)、轻度放牧、中度放牧和重度放牧4个处理区,放牧强度(藏系羯羊数目/hm²)分别为0.0、2.0、4.0和8.0(文中分别以阿拉伯数字1、2、3、4表示),放牧结束时的牧草利用率分别达到当年净初级生产量的0%、30%、50%和90%。中度放牧与当地天然放牧强度接近。实验区围建后即进行了2个月的放牧预实验。预实验结束后,在每个处理区选外径25~30cm的3个矮嵩草基株,并在每个基株内随机选10个分株片断,绘图标记它们的位置,作为永久观察对象。1998年11月开始正式放牧实验。

观察记载于1999年至2001年每年的6~10月份进行。这一时期为当年放牧结束后的植物再生期。记载内容包括所选基株各分株片断内的总分株数、叶数、开花分株数(秆数)及它们的死亡数,用以表征构件数量性状。记载时间在每月中旬,每次记载时的放牧处理和基株顺序均相同,以减少系统误差。此外,每年8月15日左右,在各处理区随机选3个基株,整丛连根挖出,洗净,置于恒温干燥箱70℃下烘36h,完整计数每基株的分株片断数和每分株片断内分株数,称取每分株地上生物量(叶重+秆重)(mg),并依此计算分株片断和基株的地上生物量及繁殖分配,用以表征构件生物量性状。

在每年放牧结束后的植物再生期,为防止其它草食动物啃食取样对象,用1m×1m×0.7m的铁丝网扣笼将所选基株罩住。

1.4 数据分析

分株、分株片断和基株3个等级层次具有嵌套式结构,每一层次均由其下一层次组成。由于矮嵩草为密集丛生型植物,每个基株内往往包含众多分株片断,要在野外进行大量样本的完整计测难度很大。同时每个基株生存年限不同,其构件数量和生物量都可能相差较大。为了在不同基株间以及在放牧处理间有一个相对统一的比较标准,本研究在表征构件数量性状时,用每基株中所选的10个分株片断来表示该基株,计为单位基株。据此,分别以单位基株、分株片断和分株作为构件等级单元,对数据进行整理,计算每个等级单元的分株数(the number of ramets, *TNR*)、开花分株百分数(percentage of flowering ramets, *PFR*)、死亡分株百分数(percentage of dead ramets, *PDR*)、叶数(the number of leaves, *TNL*)、死亡叶片百分数(percentage of dead leaves, *PDL*)、构件等级单元大小以及繁殖分配(reproductive allocation, *RA*)7项数量和生物量性状(分株层次为后4项),表征这3个等级层次克隆生长、繁殖和构件死亡特性的变化。数据分析包括:

(1)用SPSS中One-Way ANOVA程序分年度进行方差分析,揭示这3个等级层次的放牧反应特性。

(2)变异系数(coefficient of variances, *CV*)是一个与算术平均值和标准差都相关的不带单位的量,可用来精确比较样本间的变异性。本研究计算性状的变异系数[$CV = (\text{标准差}/\text{平均值}) \times 100\%$],采用One-Way ANOVA程序进行方差分析,比较3个等级间性状变异性的变化和规律。

(3)分析性状的变异系数与放牧强度间的关系,确定放牧扰动强度对各性状变异性的影响。

分析前对所有数据进行方差的正态性和同质性检验。平均值的多重比较采用 Duncan 氏检验。统计分析的显著性水平设为 $p \leq 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 放牧反应的等级性

方差分析显示(表 1),在不同放牧强度的作用下,基株层次 3a 中只有分株数和叶数在放牧处理间表现出显著差异($F_{(3,56)} > F_{0.05}, p < 0.05$),在第 1 年有 28.6% 的性状在处理间没有出现显著差异,而且该层次死亡分株百分数、死亡叶片百分数、基株大小以及繁殖分配 4 个性状在 3a 中一直未表现出显著差异($F_{(3,56)} < F_{0.05}, p > 0.05$),占被测性状的 57.1%。

分株片断和分株两个层次在第 1 年就有 50% 以上的性状达到显著差异,第 3 年时全都表现出显著差异($F_{(3,56)} > F_{0.05}, p < 0.05$);在基株和分株片断层次,第 1 年时开花分株百分数没有显著差异,第 2 年开始出现显著差异。在分株片断和分株层次,繁殖分配分别从第 2 和第 3 年出现显著差异。放牧第 3 年,基株、分株片断和分株层次具有显著差异的性状分别占 42%、100% 和 100%。这些结果说明,矮嵩草构件等级被测性状在放牧采食作用下表现出的差异显著性程度在基株、分株片断和分株层次间不同,在处理间具有显著差异的性状在基株层次少,在分株片断和分株层次多,而且相同性状在处理间的差异可能先出现在分株和分株片断层次,后出现在基株层次,即这种表型可塑性反应具有等级性特征,性状在基株层次可能不表现出差异或差异程度较小,表型可塑性低,而在分株片断和分株层次的差异较大,可塑性高。

表 1 不同放牧强度对各等级层次性状变化影响的 ANOVA 表
Table 1 ANOVA for effects of grazing treatments on traits of variously hierarchical levels

等级层次 Hierarchical levels	性状 Traits	1999		2000		2001	
		F 值 F values	p	F 值 F values	p	F 值 F values	p
基株 Genet	分株数 The number of ramets	4.569	0.006	3.029	0.037	5.252	0.003
	叶数 The number of leaves	4.741	0.005	3.615	0.019	5.394	0.002
	开花分株百分数 Percentage of the flowering ramets	0.672	0.573	5.179	0.003	15.39	0.000
	死亡分株百分数 Percentage of the dead ramets	0.388	0.762	0.042	0.988	0.575	0.634
	死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	0.416	0.742	0.060	0.981	0.570	0.637
	基株大小 Genet size	1.006	0.439	0.694	0.581	0.896	0.484
分株片断 Ramet fragment	繁殖分配 Reproductive allocation	0.032	0.995	0.860	0.500	2.766	0.111
	分株数 The number of ramets	6.283	0.000	14.106	0.000	19.408	0.000
	叶数 The number of leaves	6.466	0.000	17.291	0.000	18.835	0.000
	开花分株百分数 Percentage of the flowering ramets	0.663	0.576	18.291	0.000	38.545	0.000
	死亡分株百分数 Percentage of the dead ramets	3.762	0.011	0.749	0.532	2.849	0.037
	死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	4.080	0.007	0.871	0.456	4.365	0.005
分株 Ramet	分株片断大小 The size of a ramet fragment	21.629	0.000	25.550	0.000	14.721	0.000
	繁殖分配 Reproductive allocation	2.396	0.067	3.234	0.022	3.962	0.008
	叶数 The number of leaves	0.285	0.836	6.474	0.000	16.542	0.000
	死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	3.645	0.013	4.927	0.002	7.805	0.000
	分株大小 Ramet size	97.496	0.000	55.345	0.000	89.968	0.000
	繁殖分配 Reproductive allocation	1.157	0.325	1.527	0.206	3.962	0.008

2.2 构件等级间性状变异的等级性

对各性状变异系数在等级层次间进行的比较显示(图 1),除叶片数外的其余性状的变异系数在等级间的变化均表现为分株 > 分株片断 > 基株层次或分株 > 分株片断的顺序,具有等级性特征。叶数、死叶片百分数和繁殖分配($F_{(2,9)} > F_{0.05}, p < 0.05$)3 个性状的变异系数在 3a 中均表现出等级层次间的显著差异,其它性状的变异系数至少有 1 年出现显著差异(表 2)。从 1999 年到 2001 年,随放牧年限增加,变异系数在等级层次间出现显著差异的性状比例逐年增多,分别为 42%、71% 和 85%(表 2),说明持续的放牧扰动会使性状的变异系数在等级间的差异程度逐渐增大。

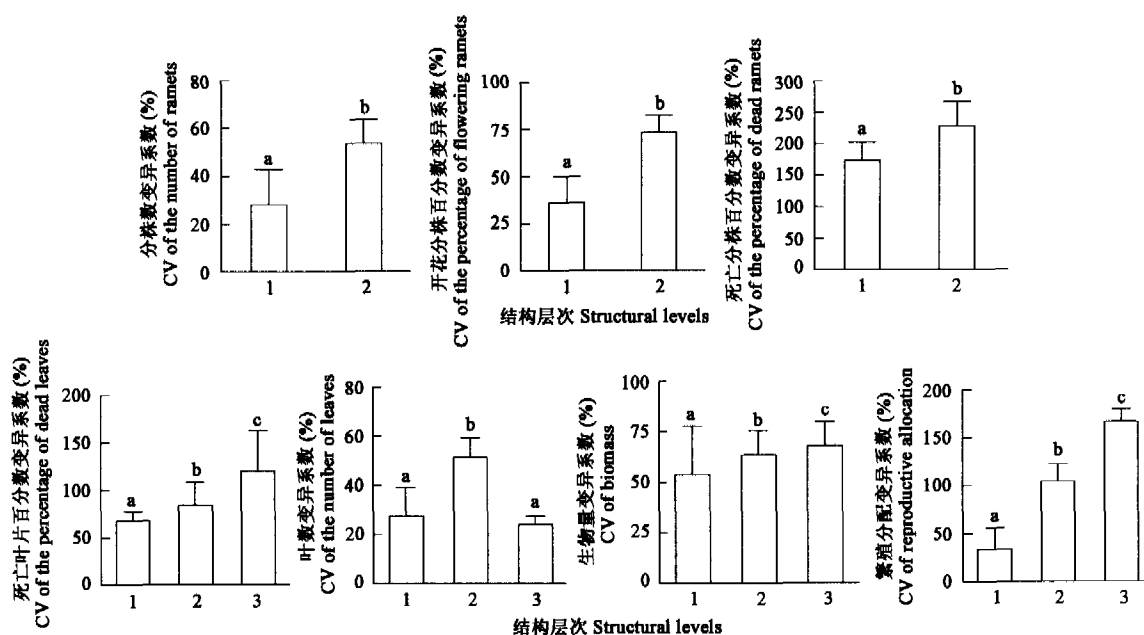


图1 不同等级层次性状变异系数的比较

Fig.1 Comparison of coefficients of variance of traits between hierarchical levels

表2 不同等级层次对性状变异系数影响的 ANOVA 表

Table 2 ANOVA for effects of hierarchical levels on coefficients of variance of traits

性状 Traits	1999		2000		2001	
	F 值	P	F 值	P	F 值	P
	F values	P	F values	P	F values	P
分株数 The number of ramets	1.766	0.263	2.139	0.213	53.987	0.000
叶数 The number of leaves	15.309	0.001	9.945	0.005	58.580	0.000
开花分株百分数 Percentage of the flowering ramets	3.466	0.114	9.145	0.021	21.800	0.003
死亡分株百分数 Percentage of the dead ramets	4.040	0.090	8.932	0.022	1.626	0.286
死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	18.515	0.001	8.460	0.009	27.351	0.000
构件单元大小 Size of modular unit	0.451	0.651	0.658	0.541	6.420	0.019
繁殖分配 Reproductive allocation	49.133	0.000	60.111	0.000	54.513	0.000

2.3 放牧强度与性状变异

矮嵩草构件等级各个被测性状的变异系数在放牧强度间都无显著差异(表3),说明各性状的相对变异性在放牧强度处理间相同,不受放牧强度的影响。

表3 放牧强度对性状变异系数影响的 ANOVA 表

Table 3 ANOVA for effects of grazing treatments on coefficients of variance of traits

性状 Traits	1999		2000		2001	
	F 值	P	F 值	P	F 值	P
	F Values	P	F Values	P	F Values	P
分株数 The number of ramets	0.039	0.988	0.705	0.303	1.358	0.375
叶数 The number of leaves	0.059	0.980	0.612	0.626	0.775	0.540
开花分株百分数 Percentage of the flowering ramets	0.017	0.996	0.612	0.642	0.296	0.828
死亡分株百分数 Percentage of the dead ramets	1.534	0.336	0.637	0.630	0.054	0.981
死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	0.297	0.827	0.432	0.736	0.556	0.659
构件单元大小 Size of modular unit	0.050	0.984	0.428	0.738	1.919	0.205
繁殖分配 Reproductive allocation	0.125	0.827	0.132	0.938	0.125	0.943

2.4 放牧强度与性状平均值变化

为了从总体上反映各性状平均值在不同放牧强度下的变化,在分年度分析的基础上(表1),用3年的数据合并进行的方差分析表明(图2),单位基株和分株片断的分株数和叶数均随放牧强度增加而增加(基株:

$F_{(3,179)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$; 分株片断: $F_{(3,1799)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$), 开花分株百分数在重度、中度和轻度放牧处理间无差异, 在对照处理中较高; 每分株片断死亡分株百分数和死亡叶片百分数在放牧处理间的变化没有规律性, 但每分株死亡叶片百分数却随放牧强度增加而显著降低 (分株: $F_{(3,1799)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$), 说明放牧采摘刺激再生, 减小了叶片死亡率; 分株片断大小 ($F_{(3,1902)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$)、每分株叶片数及分株大小 ($F_{(3,7662)} > F_{0.05}$, $p < 0.05$) 在轻度放牧处理高于其它处理; 3a 中, 虽然各等级的繁殖分配在放牧处理间的变化随年份有所不同 (表 1), 但总体看, 不论是单位基株、分株片断还是分株, 繁殖分配在放牧处理间均无显著差异。

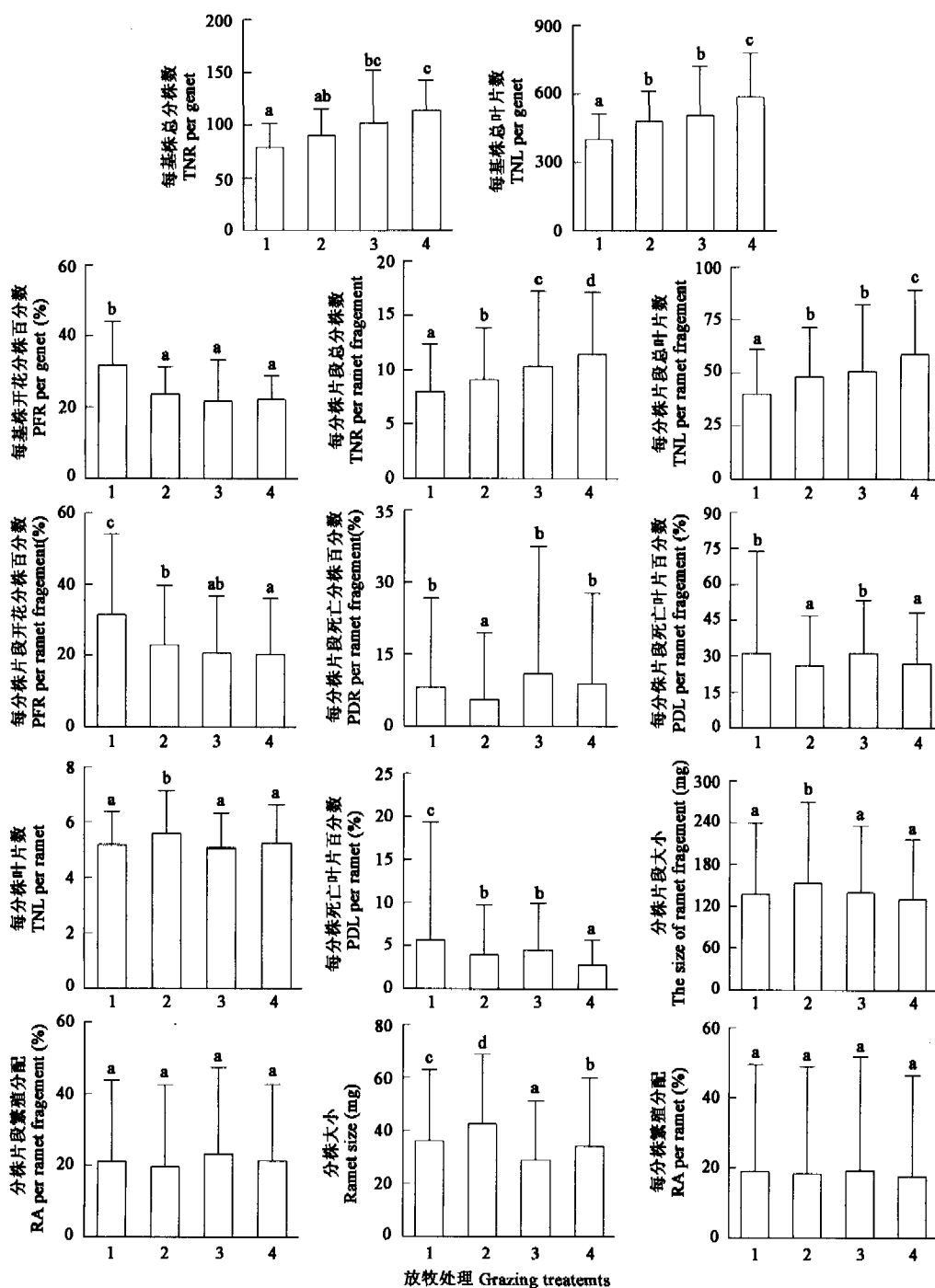


图 2 矮嵩草构件等级各性状在不同放牧强度作用下的变化

Fig. 2 Changes of various traits of modular hierarchy of *Kobresia humilis* under different grazing intensity

由于在每分株片断的分株数和分株大小之间存在着显著的负相关关系($r = -0.220^{***}$, $p = 0.000$, $n = 1897$),因此虽然分株片断大小和分株大小在放牧处理间有差异(图 2),但基株大小在放牧处理间却无差异(表 1),即单位基株内的分株在重度放牧处理下多而小,在不放牧或轻度放牧处理下少而大,两者共同作用导致单位基株大小在放牧处理间无差异。

3 讨论

3.1 矮嵩草对放牧的等级性反应

矮嵩草构件等级对放牧扰动发生反应时呈现明显的等级性。具体表现在:第一,基株层次上出现显著性差异的性状比例小,而分株片断或分株层次上的大;第二,绝大多数性状的变异系数在等级间的变化均表现为分株 > 分株片断 > 基株层次或分株 > 分株片断层次的顺序;第三,随放牧年限增加,越来越多性状的平均值在分株和分株片断层次表现出放牧处理间的显著性差异,而在基株层次则没有变化,特别是构件单元大小、繁殖分配和构件死亡特性在基株层次保持恒定,而在其它层次的变化较大;第四,性状的变异系数在等级间的差异程度随放牧年限的增加而逐渐增大。这些结果说明如果分别从基株、分株片断和分株 3 个层次来考察矮嵩草构件等级对放牧的反应特性,则基株层次相对“迟钝”,而分株片断和分株层次则更为“敏感”。换句话说,就性状在放牧处理间的均值差异性 or 表型可塑性而言,分株片断和分株层次大于基株层次;就性状的相对变异性而言,也是分株片断和分株层次大于基株层次,其中分株层次的变异性可能最大。同时性状的相对变异性与放牧强度无关,而延长放牧时间则会加大性状在等级间的相对变异。

对于变异系数与等级层次(1:基株;2:分株片断;3:分株)间所作的相关分析表明,除叶数以外,其余性状的变异系数与等级间均为显著正相关(表 4),进一步说明性状的变异性具有从基株等级向分株等级变化而增大的性质。因此,可将矮嵩草构件等级对放牧扰动发生反应的这些特点简单概括为“分株层次 > 分株片断层次 > 基株层次”的等级反应模式。

由于克隆植物的结构和生活史性状本身的特点,可能并非所有的性状都能表现出这种等级反应模式,如本研究中基株、分株片断和分株 3 个层次叶片数及其变异系数的变化就说明了这一点。一方面,单位基株和分株片断叶数在放牧处理间具有显著差异,而每

分株叶数却出现无差异的情况,如在 1999 年就是如此(表 1);另一方面,虽然叶数的变异系数在等级间具有显著差异(表 2),但却表现为分株层次 < 分株片断层次 > 基株层次的顺序(图 1),与 3 个等级层次无线性相关关系(表 4),只表现为分株片断层次 > 基株层次的顺序。克隆植物具有一种巢式或嵌套式的构件等级系统,该系统中每一层次均由其下一层次组成,二者具有完全包含与被包含的对应关系,分株是其最基本的结构单元和繁殖单元。在矮嵩草构件等级中,尽管单位基株和分株片断的分株数和叶数都随放牧强度增大而增加,但每分株叶片数却在轻度放牧处理较高(图 2),并没有随放牧强度发生规律性的增加或减少。另外,在分株层次每分株叶数较低的变异系数(基株层次:18%~41%;分株片断层次:47%~58%;分株层次:23%~26%)以及 1999 年出现的无差异情况都可能说明每分株叶数是一个相对稳定的性状。相关分析表明,每分株片断分株数和每分株叶数之间为显著的负相关($r = -0.221^{***}$, $p = 0.000$, $n = 1800$),因此单位基株和分株片断叶数随放牧强度增大而增加的现象完全是由于分株数的增加引起的,并不是每分株叶片数增加引起的。总之,一个相对稳定的生活史性状,可能不会表现出典型的等级反应模式。

3.2 等级反应产生的可能原因

出现分株层次 > 分株片断层次 > 基株层次的等级性反应至少可能有两个原因:第一,由克隆植物风险分

表 4 变异系数与等级层次间的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficient between coefficients of variance and hierarchical levels

测项 Items	r	p	n
分株数 The number of ramets	0.729**	0.000	24
叶数 The number of leaves	-0.098	0.568	36
开花分株百分数 Percentage of the flowering ramets	0.858**	0.000	24
死亡分株百分数 Percentage of the dead ramets	0.641**	0.001	24
死亡叶片百分数 Percentage of the dead leaves	0.609**	0.000	36
构件单元大小 Size of modular unit	0.340*	0.043	36
繁殖分配 Reproductive allocation	0.949**	0.000	36

摊^[5,26-28]机制所决定,即当放牧选择压力同时作用于各等级层次时,它们所承受的扰动甚至死亡风险是不同的,外层(如分株层次)承受的风险大于内层(如基株层次),放牧扰动效应也首先在外层表现出来且变异较大。以往的研究表明,在矮嵩草构件等级中,同一放牧处理下分株死亡概率大于分株片断死亡概率,而分株片断死亡概率又大于基株死亡概率^[24]。可以形象地说,这就像是一种逐级“缓冲”作用,外层的数量或大小变异经过内层调整后,扰动效应被“吸纳”,使内层的变异性降低,外层构件单元较高的表型变化分摊并大大降低了基株受损或死亡的风险^[24]。第二,由克隆植物的巢式构件等级系统所决定。在该系统中,某个性状的变化对各层次的相对影响不同,对各层次来说变异性也不同。例如分株片断内分株的产生或死亡并不能增加或减少分株片断的数量,只是影响到分株片断的大小,但就分株层次本身而言,却是其构件数量的变化。有学者认为,这些过程可能都与克隆植物生理整合机制有关^[9-11]。

3.3 矮嵩草放牧反应的等级选择模式

Tuomi 等^[6-8]以及 Eriksson 和 Jerling^[5]提出的构件等级和等级选择概念是研究自然选择对克隆植物作用的重要思想方法,是对构件理论发展的巨大贡献。本文借用其基本观点,提出矮嵩草在刈牧选择压力下的等级选择模式(图 3)。

从克隆植物构件等级概念出发(图中 C 箭头),图左侧为矮嵩草克隆等级,包含 4 个表型选择水平^[5]。当发生刈牧作用后(图中 A 箭头),选择效应将按照分株层次→分株片断层次→基株层次的等级性反应模式逐层传递(图中 C 箭头)。但由于克隆植物的构型约束性,高层次的性状或特性将会调整或“吸纳”较低层次的变化(图中 B 箭头),从而避免高层次性状出现大的变异。由于各等级具有不同的表型可塑性和变异性,分株作为最基本的功能反应单元和自然选择单位表现出的变异性最大,因而受到的选择强度也最大,放牧选择的净效应最终将通过分株层次发生的变异被传递到随后的世代中^[7]。本文结果也证实,在克隆植物中,自然选择不仅作用于基株水平,而且作用于从基株、分株片断直到分株的各个等级水平,选择作用强度或选择效应应具有分株层次>分株片断层次>基株层次的模式。

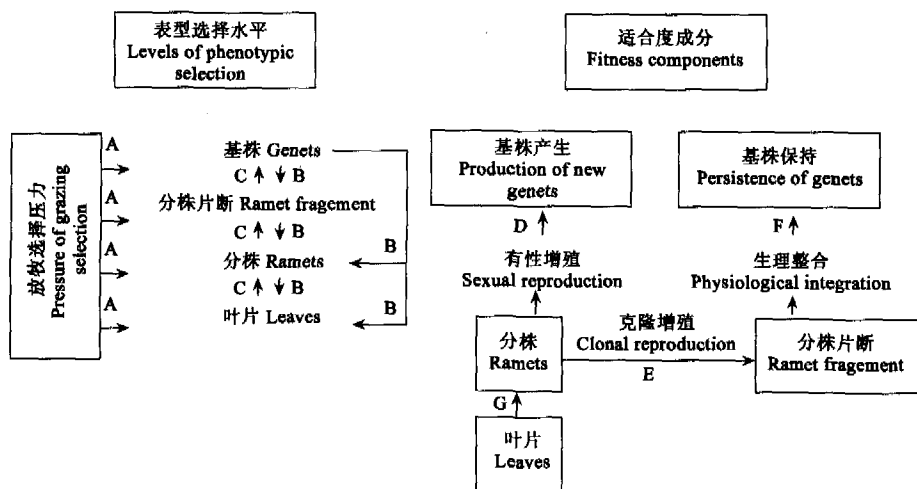


图 3 矮嵩草刈牧选择的等级模式图

Fig. 3 A hierarchical model of defoliation selection in *Kobresia humilis*

图右侧是与基株适合度(fitness)有关的生活史性状间的关系。基株适合度由基株的存活和新基株产生两部分组成^[5]。分株行有性繁殖(图中 D 箭头)和克隆繁殖(图中 E 箭头)使基株适合度增加。分株片断间的生理整合对基株的保持具有重要作用(图中 F 箭头),同时也能调节分株的动态和行为特征。叶片作为最基本的同化单元,仅在生长、光合等方面直接对分株适合度产生影响(图中 G 箭头)。因此,从等级选择的角度来看,凡是影响分株适合度的环境胁迫或外扰动变化最终都可能影响到基株适合度。如果基株层次上发生大的变

化则必将引起种群和群落的波动及演替,波动的幅度和演替的方向可能取决于胁迫或扰动的性质、强度及持续的时间等。这种影响的效果也可能与植物种及群落特性有关。如果仅从草地放牧管理的角度出发,所谓合理的放牧利用实际上就是将放牧扰动控制在仅能影响低等级性状的水平,而使基株或分株片断等级水平的性状少受影响并长期保持稳定状态。如果后者在某种强烈的、长时间的扰动影响下发生了较大变化,如死亡率增加,则草地退化就不可避免了。因此本文结果也说明对克隆植物放牧扰动等级性反应的研究可能从另一个方面揭示植物种群动态、群落演替的机制以及与草食动物间的关系。

本模式图可能仅适用于与矮嵩草相似的克隆植物,研究结果也只是初步证实了等级性反应的存在。对于克隆植物等级选择理论和实践的研究,有赖于今后在多种构型的克隆植物中进行长期多因子及其变化的实验工作,以期同时证实等级性反应的普适性以及等级选择的进化意义。

References:

- [1] Harper J L. Population Biology of Plants. London and New York: Academic Press, 1977.
- [2] Hughes T P. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist*, 1984, 123: 778 ~ 795.
- [3] Jackson J B, Coats C A G. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 1986, 313: 7 ~ 22.
- [4] Sackville Hamilton N R, Schmid B, Harper J L. Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 1987, 232: 35 ~ 57.
- [5] Eriksson O, Jerling L. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: Van Groenendael, J. & H. de Kroon eds. *Clonal growth in plants: Regulation and function*. The Netherlands: SPB Academic Publishing, 1990. 79 ~ 94.
- [6] Tuomi J T, Vuorisalo T, Laiho P. Components of selection: an expanded theory of natural selection. In: de Jong, G. ed. *Population genetics and evolution*. Berlin: Springer-Verlag, 1988. 33 ~ 42.
- [7] Tuomi J, Vuorisalo T. Hierarchical selection in modular organisms. *Trends Ecology & Evolutionary*, 1989, 4: 209 ~ 213.
- [8] Tuomi J, Vuorisalo T. What are the units of selection in modular organisms? *Oikos*, 1989, 54: 227 ~ 233.
- [9] Alpert P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecology*, 1999, 141: 99 ~ 106.
- [10] Turkington R, Hamilton R S, Gliddon C. Within population variation in localized integrated responses of *Trifolium repens* to biotically environments. *Oecologia*, 1991, 86: 183 ~ 192.
- [11] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia*, 1995, 101: 282 ~ 288.
- [12] Kays S, Harper J L. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 1974, 62: 97 ~ 105.
- [13] Hartnett D C, Bazzaz F A. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental population of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 429 ~ 443.
- [14] Kik C, van Andel J, van Delden W, et al. Colonization and differentiation in the clonal perennial *Agrostis stolonifera*. *Journal of Ecology*, 1990, 78: 949 ~ 961.
- [15] Price E A C. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea* II. The effect of selective defoliation. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 39 ~ 47.
- [16] He W M, DONG M. Ramets and genets in the tillering clonal herb *Panicum miliaceum* hierarchical response to heterogeneous nutrient environments. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2): 169 ~ 175.
- [17] Zhu Z H, Wang G. The structural hierarchy and the functional hierarchy in clonal plants. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*. Ecology Supplement, 2001, 37: 153 ~ 158.
- [18] Zhu Z H, Wang G, Zhao S L. Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14: 40 ~ 45.
- [19] Yang Y C. The genus *Kobresia* Willd. in Qinghai. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1976, 14: 41 ~ 50.
- [20] Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 1981, 69: 743 ~ 755.
- [21] Yang F T, Lu G Q, Shi S H. The structure characteristics and production of alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Biologica Plateau Sinica*, Beijing: Science Press, 1985, 4: 49 ~ 56.
- [22] Zhou X M, Wang Q J, Zhang Y Q, et al. Quantitative analysis of succession law of the alpine meadow under the different grazing intensity. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1987, 11: 276 ~ 285.

- [23] Wang Q J, Yang F T, Shi S H. A preliminary study on formation of belowground biomass in a *Kobresia humilis* meadow. The proceedings of the international symposium of alpine meadow ecosystem, Beijing: Science Press, 1988. 73 ~ 81.
- [24] Wang Q J, Yang F T, Shi S H. A preliminary study of growth pattern of regrowth in *Kobresia humilis* meadow. The proceedings of the international symposium of alpine meadow ecosystem, Beijing: Science Press, 1988. 83 ~ 93.
- [25] Zhong H M, Yang F T, Lu G Q, *et al.* The relation of aboveground biomass with meteoric factor in alpine *Kobresia humilis* meadow. Grassland of China, 1991, 4: 7 ~ 11.
- [26] Cook R E. Asexual reproduction: a further consideration. American Naturalist, 1979, 113: 769 ~ 772.
- [27] Cook R E. Growth and development in clonal plant population. In: Jackson, J. B. C., L. W. Buss & R. E. Cook, eds. Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven. Yale University Press, 1985. 259 ~ 296.
- [28] Zhu Z H, Li X L, Qiao Y M, *et al.* Study on the risk spreading strategies of clonal plant *Kobresia humilis* under grazing selective pressures. Pratacultural Science, 2004, 21(12): 62 ~ 68.

参考文献:

- [16] 何维明, 董鸣. 分蘖性克隆植物分株和基株对异质养分环境的等级反应. 生态学报, 2002, 22(2): 169 ~ 175.
- [17] 朱志红, 王刚. 克隆植物的结构等级和功能等级. 兰州大学学报(自然科学版). 生态学专辑, 2001, 37: 153 ~ 158.
- [18] 朱志红, 王刚, 赵松岭. 不同放牧强度下矮嵩草克隆分株种群的动态与调节. 生态学报, 1994, 14: 40 ~ 45.
- [19] 杨永昌. 青海的嵩草属植物. 植物分类学报, 1976, 14: 41 ~ 50.
- [21] 杨福园, 陆国泉, 史顺海. 高寒嵩草草甸的结构特征和生产力. 高原生物学集刊, 1985, 4: 49 ~ 56.
- [22] 周兴民, 王启基, 张堰青, 等. 不同放牧强度下高寒草甸演替规律的数量分析. 植物生态学与地植物学学报, 1987, 11: 276 ~ 285.
- [23] 王启基, 杨福园, 史顺海. 矮嵩草草甸地下生物量形成的初步研究. 高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集, 北京: 科学出版社, 1988. 73 ~ 81.
- [24] 王启基, 杨福园, 史顺海. 矮嵩草草甸再生草生长规律的初步研究. 高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集, 北京: 科学出版社, 1988. 83 ~ 93.
- [25] 钟海民, 杨福园, 陆国泉, 等. 高寒矮嵩草草甸的地上生物量与气象因子的关系. 中国草地, 1991, 4: 7 ~ 11.
- [28] 朱志红, 李希来, 乔有明, 等. 克隆植物矮嵩草在放牧选择压力下的风险分摊对策研究. 草业科学, 2004, 21(12): 62 ~ 68.