

冷蒿 (*Atemisia frigida*) 种群在放牧干扰下构件的变化王 静^{1,2}, 杨 持^{1*}, 王铁娟³

(1. 内蒙古大学生态与环境科学系, 呼和浩特 010021; 2. 内蒙古科技大学包头师范学院, 包头 014030;

3. 内蒙古师范大学生命科学学院, 呼和浩特 010022)

摘要: 对放牧干扰下冷蒿种群构件的变化进行了研究。结果表明: 在放牧干扰下, 冷蒿种群营养枝和生殖枝高度在轻度放牧时缓慢下降, 在中度、重度放牧后, 枝条高度迅速下降。随着放牧强度的增加, 冷蒿种群的营养枝密度和不定根密度增加, 分枝密度和个体大小之间存在一定补偿特性, 营养枝密度的回归曲线表明重牧下冷蒿的营养枝密度已接近补偿阈值。随着放牧强度的增加, 冷蒿种群匍茎长度显著地增加; 生殖枝密度在轻度放牧增加, 到中度放牧后生殖枝数急剧减少, 重度放牧下生殖枝基本消失。枝条的性别分化发生变化, 生殖枝的分化率(生殖枝密度/总枝条密度)降低。与此同时, 营养枝的分化率却随着放牧强度的增加而增加。伴随之, 冷蒿种群繁殖格局也发生了重大的调整。

关键词: 冷蒿种群; 放牧干扰; 构件

文章编号: 1000-0933(2006)03-0960-06 中图分类号: Q143, Q145, Q948 文献标识码: A

Changes of model of *Atemisia frigida* populations under the disturbance of grazingWANG Jing^{1,2}, YANG Chi^{1*}, WANG Tie-Juan³ (1. Department of Ecology and Environmental Science, Inner Mongolia University, Huhhot, 010021, China; 2. College of Life Science, Inner Mongolia Science and Technology University, Baotou, 014030, China; 3. College of Life Science, Inner Mongolia normal University, Huhhot, 010022, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 960 ~ 965.

Abstract: Experiments was done in early, middle and late growth period from 2000 to 2002. The experimental plant materials *Atemisia frigida* were collected from a series of grazing gradient of *Leymus chinensis* steppe near the Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, the Chinese Academy of Science. The location is 43°33'N and 116°40'E. The altitudes range from 1200 to 1250m. The mean annual temperature is -0.4°C. The annual precipitation is 350mm. The evaporation is four times as much as precipitation. The zonal soil is chestnut soil. Four grazing pressure gradients (sampling site) were chosen on a section from herdsmen residence to the research station (enclosed for 20 years), that is no grazing (CK enclosure site), light grazing (LG), moderate grazing (MG) and heavy grazing (HG). Changes of model of *Atemisia frigida* populations under the disturbance of grazing were studied. The results showed: height of vegetative shoots and reproductive shoot decreased slowly in light grazing, but decreased rapidly in middle and heavy grazing. With the increase of grazing intensity density of vegetative shoots and adventitious roots increased. The increase of density of vegetative shoots can compensate for the decrease of height of shoots. But regression curve of vegetative shoot density of *A. frigida* population under different grazing intensities showed that the increase of density of vegetative shoots in heavy grazing had approached to compensational limit. With the increase of grazing intensity length of stolon increased, density of reproductive shoots and the differentiation ratio of reproductive shoots (density of reproductive shoots/density of total shoots) tended to decrease. In the meanwhile, differentiation ratio of vegetative shoots increased. With the increase of grazing intensity the reproductive pattern changed from sexual and asexual reproductive to asexual reproductive mainly,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30360018, 39760020); 内蒙古教育厅科学研究资助项目(NJ02096)**收稿日期:** 2005-03-02; **修订日期:** 2005-12-06**作者简介:** 王静(1969-), 女, 江苏睢宁人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Yangchi@mail.imu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30360018, 39760020) and Research Item of Inner Mongolia Educational Commission (No. NJ02096)**Received date:** 2005-03-02; **Accepted date:** 2005-12-06**Biography:** WANG Jing, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology.

which helps *A. frigida* population to become constructive species under heavy grazing.

Key words: *Artemisia frigida* population; disturbance of grazing; model

植物的形态具有高度的可塑性,它反映了植物对异质环境的适合度。植物外形的这种可塑性表达是它与环境(生物与非生物)长期作用的结果^[1]。虽然草地群落中的植物是以多种方式对放牧的影响做出反应的,但是那些以无性繁殖为主要增殖形式的物种对于放牧所引起的行为反应趋势,主要表现在其构件数量和大小的变化上。冷蒿 (*Artemisia frigida*) 是一种兼性克隆植物,耐干旱、耐践踏、耐土壤侵蚀,生根萌蘖的再生生长能力很强^[2,3]。重要的是,冷蒿生根萌蘖再生生长能力是与放牧干扰的强度直接相关的,本研究从冷蒿种群构件的变化入手,探讨放牧干扰下冷蒿种群对环境的适应,揭示构件变化与放牧干扰强度的关系,为制定合理的放牧强度提供依据。

1 研究地点概况和研究方法

1.1 研究地点概况

研究地点位于中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站。地理位置 N43°33', E116°40', 海拔 1200 ~ 1250m, 年均温 -0.4℃, 1 月份均温 -22.3℃, 7 月份均温 18.8℃。年降水量 350mm, 主要集中于 6 ~ 9 月份, 占全年降水量的 80%, 但季节和年度变化差异很大。蒸发量约为降水量的 4 倍。地带性土壤为栗钙土。研究在羊草草原退化系列上进行。从已围栏保护了 20 多年的羊草样地到附近居民点, 在多年的放牧影响下已形成了一个明显的退化梯度, 选择无放牧(定位站羊草样地围栏内)、轻度放牧、中度放牧、重度放牧 4 个牧压梯度进行研究。

表 1 不同放牧强度草原群落类型

Table 1 The type of steppe communication under different grazing intensities

放牧强度 Grazing gradient	群落类型 Community type
无放牧 No grazing (CK)	羊草 + 冰草 + 丛生禾草 <i>L. chinensis</i> + <i>Agropyron cristatum</i> + tussock grass
轻度放牧 Light grazing (LG)	羊草 + 大针茅 + 冷蒿 + 丛生禾草 <i>L. chinensis</i> + <i>S. grandis</i> + <i>A. frigida</i> + tussock grass
中度放牧 Moderate grazing (MG)	羊草 + 冷蒿 + 糙隐子草 + 丛生禾草 <i>L. chinensis</i> + <i>A. frigida</i> + <i>Cleistogenes squarrosa</i> + tussock grass
重度放牧 Heavy grazing (HG)	冷蒿 + 糙隐子草 + 小丛生禾草 <i>A. frigida</i> + <i>C. squarrosa</i> + small tussock grass

1.2 研究方法

1.2.1 2000 ~ 2002 年在生长季初期的 5 月下旬、盛期的 7 月下旬、末期的 9 月中旬 3 个时期, 在每个时期的每个梯度随机做 4 个 1 × 1m² 样方记录群落的种类组成、群落特征。由于冷蒿匍匐茎向四周延伸, 在匍匐茎上又不断的生长出不定根, 在野外对个体的判别会有困难, 因此, 对冷蒿构件的统计以 1m² 为单位。在取样时, 将 4 个 1m² 样方内的冷蒿全部挖出, 用塑料袋带回实验室。

1.2.2 在实验室内用水将冷蒿冲洗干净。分别统计测量每个 1m² 样方内的匍匐茎长度、营养枝长度、生殖枝长度、营养枝数、不定根数、生殖枝数。

2 结果与分析

2.1 匍匐茎长度

匍匐茎是冷蒿为其进行克隆生长, 营养增殖地上枝条、地下不定根的克隆器官。在放牧条件下, 随着强度的加强, 冷蒿的匍匐茎显著地增加(图 1), 为其进行旺盛的克隆生长提供基础。在轻牧和中牧下, 单位面积(1m²)内冷蒿的匍匐茎分别比无牧增加了 2.09 和 5.76 倍, 但在重度放牧下却增加了 56.90 倍。方差分析显示无牧与轻牧, 轻牧与中牧间差异不显著, 无牧与中牧差异显著($p < 0.05$), 重牧与无牧、轻牧和中牧之间差异极显著($p < 0.01$)。

2.2 营养枝、生殖枝长度

在轻度放牧干扰下, 营养枝和生殖枝长度缓慢下降, 在中度、重度放牧后, 枝条长度迅速下降(图 2)。营养枝在轻牧、中牧和重牧比无牧分别下降了 22.20%、70.43% 和 84.62%, 生殖枝在轻牧和中牧比无牧分别下

降了 17.91% 和 75.39%。方差分析显示,轻牧与无牧之间差异显著($p \leq 0.05$),中牧与无牧、轻牧之间以及重牧与无牧、轻牧之间差异极显著($p \leq 0.01$),中牧和重牧之间差异不显著($p \geq 0.05$)。这说明放牧可以显著地降低冷蒿枝条的长度,中度和重度放牧极显著地降低了枝条长度。但是中牧和重牧之间差异不显著。在长期重牧情况下,植物高度趋于矮化是植物对采食的形态适应^[4-6],是植物“避牧”的重要方式^[7-9]。

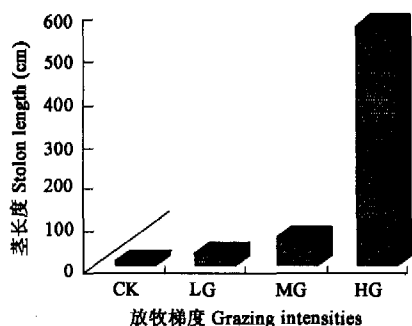


图 1 不同放牧梯度冷蒿种群匍茎长度的变化

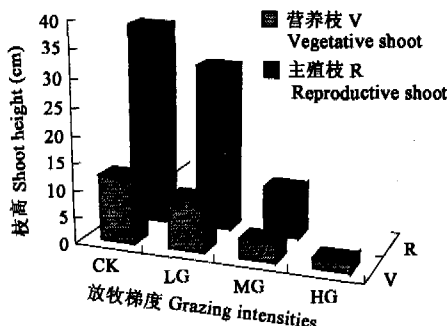


图 2 不同放牧梯度冷蒿种群营养枝、生殖枝长度

Fig.1 Changes of stolon length of *A. frigida* population under different grazing intensities

Fig.2 Changes of shoot height of *A. frigida* population under different grazing intensities

草原放牧后,植物为躲避家畜的采食,不断降低植物的高度^[10]。随着放牧强度的增加,群落中高大禾草的比例减少,降低了群落中不同植物种群对光的竞争,植物不必为争夺有限的光资源,而向上生长。在轻度放牧下,家畜对植物的采食、践踏不多,同时群落拥有较高的物种多样性,种间竞争也异常激烈。冷蒿种群以保持一定的高度,来保证其占有更多的空间资源,更好地生存。因此在轻度放牧下,营养枝和生殖枝的高度下降不大。但是在中度和重度放牧下,群落的种类组成减少,种群间对光、空间的竞争已不是植物生长的限制因子,随着家畜的践踏和采食增加,冷蒿斜倚的角度逐渐增加,最终变为匍匐,植株高度大幅降低,以此来减少家畜的机械损伤和采食的可能,同时这也意味着一些叶片的物质可以在低于采食高度下的沉积,这对冷蒿的生存起了重要的作用。

3.3 营养枝密度和不定根密度

营养枝和不定根是冷蒿克隆生长的觅食“工具”,克隆植物通过分枝过程来实现在其生境内获取必需资源的搜寻活动^[11]以促进必需资源的吸收。随着牧压的增加,土壤的理化性质降低^①,持续的构件生长是植株在短期内“找”到新资源和取得邻体竞争的最佳地位的唯一途径。因此随着牧压的增加冷蒿的克隆生长增强,营养枝条密度和不定根密度增加(图 3,图 4)。营养枝密度在轻牧、中牧和重牧比无牧分别增加了 4.51 倍、9.16 倍和 40.64 倍,不定根密度在轻牧、中牧和重牧分别比无牧增加了 2.27 倍、7.27 倍和 60.43 倍。说明随着牧压

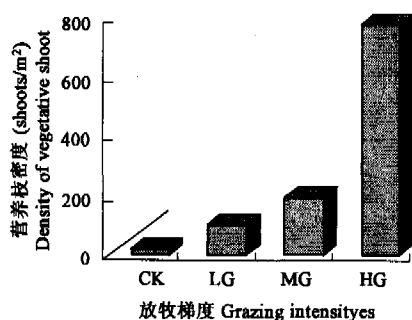


图 3 不同放牧梯度冷蒿种群营养枝密度的变化

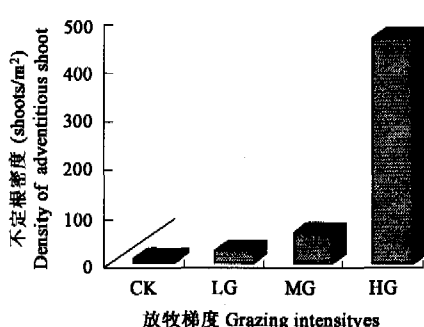


图 4 不同放牧梯度冷蒿种群不定根密度的变化

Fig.3 Changes of vegetative shoot density of *A. frigida* populations under different grazing intensities

Fig.4 Changes of adventitious root density of *A. frigida* populations under different grazing intensities

① 贾树梅,等.1997;关世英,等.1997

的增加冷蒿的分枝密度增加。方差分析显示不同牧压梯度下,冷蒿种群营养枝密度、不定根密度差异显著($p \leq 0.05$)。

以上可以看出随着放牧强度的增加,冷蒿枝条高度变小,但分枝密度加大,这说明分枝密度和个体大小之间存在一定补偿特性。但是这种补偿特性是有一定范围的,超过这个范围,补偿特性消失,个体衰老和死亡的速率加快^[12]。冷蒿种群的营养枝密度的回归曲线(图5)表明重牧下冷蒿的营养枝密度已接近这个阈值。因此在重牧后持续强度放牧是冷蒿的优势地位被星毛萎陵菜取代^[13],可能就是超出了补偿范围,使冷蒿在放牧和营养的共同胁迫下死亡速率加快。

随着放牧强度的增加,动物的采食、践踏增加,践踏不仅使匍匐茎接触地面的机会增加,从而产生了更多的不定根,而且,践踏还可以刺激芽的萌发,使冷蒿产生更多的枝条。另外,克隆器官具有相当大的储藏功能,同时它又是克隆植物进行生理整合和资源共享的通道。因此,匍匐茎长度的增加,意味着冷蒿维持整个基株在资源缺乏时的生长能力和缓冲资源分布异质性的影响的能力增强。也为冷蒿在放牧践踏、采食后再生提供了保障。

3.4 生殖枝密度

如图6所示,随着放牧强度的增加,冷蒿生殖枝密度也在增加,但到中度放牧后生殖枝数急剧减少,重度已经很难发现生殖枝。而且在水分较好的年份,也偶见于锦鸡儿灌丛中。方差分析显示,不同的放牧梯度冷蒿的生殖枝密度差异极显著($p < 0.01$)。说明放牧显著的影响了冷蒿生殖枝的密度。

3.5 枝条分化率

从表2中可以看出,虽然轻度放牧生殖枝数增加,但生殖枝的分化率(生殖枝数/总枝条数)却比无牧降低了54.36%。中牧和重牧生殖枝的分化率分别下降了98.05%和100%。与此同时,营养枝的分化率却随着放牧强度的增加而增加。说明冷蒿种群随着放牧压力的增加枝条分化格局发生变化,伴随之,冷蒿种群繁殖格局也发生了重大的调整。在无牧阶段,冷蒿的繁殖主要以有性生殖为主,轻牧有性生殖和无性繁殖并存,但中牧以无性繁殖为主,重牧下冷蒿种群有性生殖受阻,无性繁殖成为重要繁殖的方式。

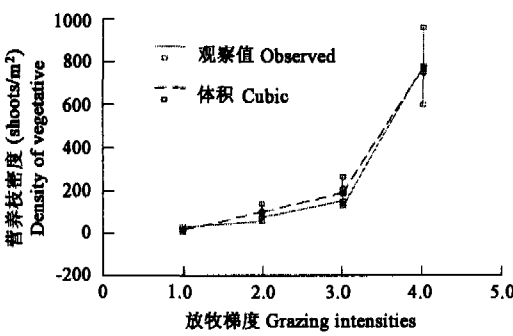


图5 不同放牧强度冷蒿种群的营养枝密度的回归曲线

Fig.5 Regression curve of vegetative shoot density of *A. frigida* population under different grazing intensities

回归方程: $Y = -556.25 + 984.958X - 492.5X^2 + 82.2917X^3$

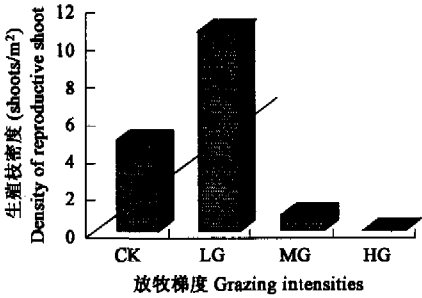


图6 不同放牧梯度冷蒿种群生殖枝密度

Fig.6 Changes of reproductive shoot density of *A. frigida* population under different grazing intensities

表2 不同放牧梯度冷蒿种群枝条的分化

Table 2 Differentiation of shoots of *A. frigida* population under different grazing intensities

	营养枝密度 Density of vegetative shoots	生殖枝密度 Density of reproductive shoots	总枝条密度 Density of total shoots	营养枝密度/总枝条密度 Density of vegetative shoots / density of reproductive shoots(%)	生殖枝密度/总枝条密度 Density of reproductive shoots/ density of total shoots(%)
CK	18.5 a	4.8 a	23.3 a	79.4	20.6
LG	102.0 b	10.6 b	112.6 b	90.6	9.4
MG	188.0 b	0.8 C	188.8 b	99.6	0.4
HG	770.25C	0 .0C	770.25 C	100	0

同一列中标有不同字母者表示差异显著($p < 0.05$) Different letters indicate extremely significant difference ($p \leq 0.05$)

3 讨论

董鸣报道在切断根茎禾草沙鞭的根茎后,沙鞭根茎数量增加,地上枝数、地上枝总长度、根茎节总数和根茎总长度等增加。然而对另一根茎禾草赖草做相同处理,未见显著的变化^[14]。说明逆境中克隆生长在种间存在较大的差异。在放牧干扰下,冷蒿通过旺盛的克隆生长实现了营养枝密度、不定根密度的增加,进而与基株能有效地占据相当大的生境面积。随着放牧强度的增加,冷蒿无性系分株的分枝数显著增加,显示出种群对环境适应能力的增强,种间竞争能力和对资源获取能力的提高。冷蒿的匍匐茎作为克隆器官在旺盛的克隆生长中长度显著增加。匍匐茎不仅为生理整合、资源共享提供输送营养物质的通道,而且具有强大的储藏功能,为冷蒿种群在放牧践踏、采食后再生提供了保障,从而提高了冷蒿的耐牧性。因此,冷蒿种群旺盛的克隆生长有利于冷蒿对资源的摄取和利用^[15]。

在多年生多次繁殖的草本植物种群中,枝条的性别分化是有性生殖的基础,因为枝条性别分化的结果直接影响能够进行有性生殖植株的数量,从而影响整个种群的开花、传粉及结实等生殖活动。就植物种群而言,其枝条的性别分化一方面受其自身遗传特性的控制,另一方面也受环境条件的制约。适宜的环境条件是植物种群最大发挥其遗传潜能、完成有性生殖的外在决定要素,如果环境条件不适宜,那么种群的有性生殖就会受到抑制。随着放牧强度的增加,生殖枝的分化率(生殖枝数/总枝条数)降低,营养枝的分化率提高,即冷蒿种群有性生殖的比例减少,无性繁殖的比例却在增加,说明冷蒿的繁殖格局发生了变化。放牧干扰使植物的生存环境变得比较恶劣,冷蒿为了增加存活的机会,就势必要以牺牲一部分有性生殖来作为补偿,在重牧下无性繁殖成为繁殖的主要方式。因此,生殖格局的转变是冷蒿种群对放牧的响应,是适应放牧而采取的重要的生态对策,也是冷蒿种群在重牧下成为建群种的关键。

4 结论

(1)随着放牧强度的增加,冷蒿种群营养枝和生殖枝高度在轻度放牧时缓慢下降,在中度、重度放牧后,枝条高度迅速下降。在中度、重度放牧后,冷蒿由斜倚变为匍匐,高度大幅降低,以此来减少家畜的机械损伤和采食的可能,同时这也使一些叶片的物质可以在低于采食高度下的沉积。

(2)随着牧压的增加,冷蒿的克隆生长增强,营养枝密度和不定根密度增加。营养枝、不定根密度的增加,不仅使冷蒿通过各分株的风险分摊降低基株死亡风险,而且使整个冷蒿无性系占据大面积生境成为可能,有利于冷蒿对资源的摄取和利用。

(3)随着放牧强度的增加,冷蒿种群的匍匐茎长度显著地增加。匍匐茎长度的增加,使产生更多的不定根和枝条成为可能。其大的储藏功能、生理整合和资源共享的功能为冷蒿在放牧践踏、采食后再生提供了保障。

(4)随着放牧强度的增加,冷蒿生殖枝密度在轻度增加,到中度放牧后生殖枝数急剧减少,重度甚至未发现生殖枝。因此枝条的性别分化发生变化,生殖枝的分化率(生殖枝密度/总枝条密度)降低。与此同时,营养枝的分化率却随着放牧强度的增加而增加。伴随之,冷蒿种群繁殖格局也发生了重大的调整。繁殖格局的转变是冷蒿种群适应放牧而采取的重要的生态对策,也是冷蒿种群在重牧下成为建群种的关键。

References:

- [1] Silvertown J W. Introduction to plant population Ecology. New York: Longman Group Limited, 1982. 1-13.
- [2] Nei Mongol-Ning Xia integrated investigation team, CAS. Vegetation of Inner Mongolia. Beijing: Science Press, 1985. 631.
- [3] Yang C, Bao Yintaogeto, Li L. Variation of module of *Artemisia frigida* population under different grazing intensities. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21 (3): 405-408.
- [4] Milchunas D G, Lauenroth W K. Three-dimensional distribution of biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass steppe. Oikos, 1989, 55 (1): 82-86.
- [5] An Y, Xu Z, Yan Z J, et al. The difference between the grass and soil in different stage of grassland deterioration. Grassland of China, 1999, (4): 31-36.
- [6] Wang W, Liang C Z, Liu Z L, Hao D Y. Analysis of the plant individual behavior during the degradation and restoring succession in steppe community. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(3): 268-274.

- [7] Briske D D. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. In: Joss P J, Lynch P W, Williams O B, eds. *Rangelands: A Resource Under Siege*. Sydney. Cambridge University Press, 1986. 425 ~ 427.
- [8] Briske D D. Strategies of plan survival in grazed systems: A functional interpretation. In: John Hodgson and A. W. Illius eds. *The ecology and management of grazing systems*, Center for Agriculture and Biosciences international Wallingford, Oxon OX108DE UK. , 1996. 37 ~ 68.
- [9] Lemaire C, Chapman G. Tissue flows in grazed plant communities. *The ecology and management of grazing systems*, Center for Agriculture and Biosciences international Wallingford, Oxon OX108DE UK. , 1996. 1 ~ 36.
- [10] Wang S P, Chen Z Z, Wang Y F, Li Y H. The study of optimal stocking rate and sustainable development of rangeland-live-stock in Inner Mongolia steppe. *Grassland of China*, 1999, (4): 67 ~ 75.
- [11] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behavior in *Glechoma hederacea*, *J. Ecol.*, 1987, 75: 1023 ~ 1036.
- [12] Davis A. Tissue turnover in the sward. *Sward management handbook*, 2nd, British Grassland Society. Reading, UK, 1988. 183 ~ 216.
- [13] Wang S P, Li Y H. Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10 (4): 437 ~ 441.
- [14] Dong M. Effect of Severing Rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*, *Journal of Integrative Plant Biology*, 1999, 41(2): 194 ~ 198.
- [15] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: Risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(6): 543 ~ 548.

参考文献:

- [2] 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被. 北京: 科学出版社, 1985: 631.
- [3] 杨持, 宝音陶格涛, 李良. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律. *生态学报*, 2001, 21(3): 405 ~ 408.
- [5] 安溯, 徐住, 同志坚, 等. 不同退化梯度草地植物和土壤的差异. *中国草地*, 1999, (4): 31 ~ 36.
- [6] 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 268 ~ 274.
- [10] 汪诗平, 陈佐忠, 王艳芳, 等. 内蒙古冷蒿草原适宜放牧率及可持续发展研究. *中国草地*, 1999, (4): 67 ~ 75.
- [13] 汪诗平, 李永宏. 内蒙古典型草原退化机理的研究. *应用生态学报*, 1999, 10 (4): 437 ~ 441.
- [14] 董鸣. 切断根茎对根茎禾草沙鞭和赖草克隆生长的影响. *植物学报*, 1999, 41(2): 194 ~ 198.
- [15] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. *植物生态学报*, 1996, 20(6): 543 ~ 548.