

不同放牧强度下矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 无性系分株种群的动态与调节*

朱志红

(青海畜牧兽医学院草原系, 西宁, 810003)

王刚, 赵松岭

(兰州大学生物系, 兰州, 730000)

5812

A

摘要 以矮嵩草无性系分株和分蘖分别作为其种群的基本单元, 对不同放牧强度下种群的动态与调节进行了研究, 结果表明, 随着放牧强度的增加, 每分株的分蘖数、叶片数及分株个体地上生物量均增加, 分蘖死亡率和叶片死亡率在各处理间差异不显著, 分蘖死亡率的高峰出现在生长季末, 叶片死亡率在生长初期和末期较高, 而且都不属于密度制约性的死亡, 矮嵩草多重种群结构水平的数量调节是由最外层次(叶片层次)的数量变化引起的, 进而影响到较内层次上结构单元的大小和数量。

关键词: 放牧强度, 无性系, 分株种群, 动态, 调节, 矮嵩草。

英国著名植物生态学家 Harper 认为^[1], 植物种群具有由遗传单位形成的个体种群和由无性繁殖所形成的构件种群两个结构水平。前者指直接由种子形成的个体种群——源株种群 (genet population); 后者指由构件所组成的构件种群 (modular population)。所谓构件是指一个多细胞结构的重复单元, 在植物中如一个具腋芽的叶片、一个分生组织、一个茎叶系统或一个分蘖都是一个构件单元。在理论生态学研究, 关于植物种群生物学基本内容的研究大都在源株种群结构水平上进行。但由于植物具有无限的分生生长过程, 复杂的构件结构和生长的可塑性以及多样的繁殖特性, 其种群的大小和密度的调节与适应是两个种群结构水平在环境的作用下的综合反映。因此, 有关植物种群动态的研究, Harper 认为^[1]可以在 3 个层次上进行: (1) 合子或源株数量 (由种子产生, 经无性繁殖形成一个无性系); (2) 组成每个源株的分株构件 (ramet module) 数量, 所谓分株是指组成源株的一个单独构件或枝叶组合, 可能附属于源株, 也可能是独立的^[2]; (3) 分株中分蘖 (tiller) 或叶片的数量。在这 3 个层次中, (2) 和 (3) 都属于构件种群结构水平。对于具有构件结构可进行无性繁殖的克隆植物 (clonal plant) 来说, 对于邻体的反应可能分别发生在无性系、分株、分蘖或叶片各结构水平上, 也可能是这些结构水平的综合反应^[3]。因此, 对于构件种群动态研究的进行无疑会深化对植物种群动态与调节机制的认识。

在草地群落中有相当数量的种是具有根茎或匍匐茎的多年生草本植物, 它们多以无性繁殖或称克隆生长 (clonal growth) 进行个体数量的补充和增殖, 因此, 种群数量的变化主要表现在构件的数量而非源株数量的变化上。Schmid 认为^[4], 这种增殖方式对于群落中特定种多度的影响要远大于种子扩散的作用, 克隆生长是草地群落中植物种群生物学的首要特性。对于植

* 中国科学院海北高寒草甸生态系统开放定位站基金资助项目, 野外工作得到西北高原生物研究所刘伟同志的帮助, 周立副研究员提供样地, 特致谢意!

本文于 1992 年 5 月 20 日收到, 修改稿于 1993 年 1 月 15 日收到。

物本身而言,虽然因种类不同而以多种方式对放牧采摘(defoliation)造成的影响做出反应^[5]。但那些以克隆生长为主要增殖形式的种对放牧的反应则主要表现在构件数量和大小变化上。

国际上关于构件种群动态的研究^[6]既包括同一种的两个分株种群在相对环境条件下的比较,也包括施肥扰动的影响研究。但放牧扰动对天然群落中建群种分株种群动态的影响研究未见报道。本文试图以矮嵩草无性系分株和分蘖分别作为其种群的其本单元,对在不同放牧强度下种群的动态与调节机制进行初步探讨。有关研究地区的自然地理概况已有专题论述。^[7]

1 研究对象与方法

本研究于 1991 年 5—10 月在中科院海北高寒草甸生态系统开放定位站的矮嵩草草甸群落内进行。放牧样地围建于 1988 年 6 月,位于海拔 3200m 的平缓滩地。共设 A、B、C、D、CK 5 个放牧试验区(或处理),放牧动物均为 2 龄藏羊。各区的放牧强度(只/hm²)分别为 5.24、4.38、3.51、2.65 和 0.00。在 A、B、C、D 4 个区又各设 3 个轮牧小区,轮牧天数 10d。每年放牧开始于 11 月 1 日,至次年的 5 月 31 日结束,为冬春草场。1991 年 5 月初,在第 1 轮牧小区各设 3 个 0.5×0.5m² 的固定样方,并用 0.7×0.7m² 面积的铁丝扣笼罩住,防止藏羊在这一时期的啃食,造成取样的困难。在 CK 区设 2 个大小相同的固定样方作为对照。

矮嵩草是该群落的建群种,属寒冷中生型的多年生草本植物,植株密丛生,高 3—15cm,具短的木质根状茎^[8]。一般 4 月中下旬返青,从位于地表的分蘖节上长出分蘖叶,同时在根茎的节上产生新的分株,分株上不断形成分蘖,使分株个体株丛逐渐变得比较稠密,表现为典型的“phalanx”生长型^[9]。由于矮嵩草根茎很短,地上部分密集成丛,不容易将分株区分开,通过采挖地下部分观察后认为:如果株丛间基部的距离超过 2cm,即为两个分株。据此,在设置好的各样方中随机选取 10 个分株,并挂牌标记,便于定株观察。对标记分株进行叶数、叶片死亡数、分蘖数、分蘖死亡数、分株死亡数的测定,同时测定分株密度。在扣笼四周同时选取 10 个比较完整、大小与标记分株相近的分株齐地面剪下,装入样品袋,在室内检净,置入恒温干燥箱,70℃ 下烘 36h,称重。共进行 10 次取样,取样日期(日/月)分别是 15/5,28/5,18/6,29/6,15/7,28/7,21/8,4/9,17/9 和 7/10,每次取样时的放牧处理及样方顺序完全相同。最后一次取样只进行了生物量的测定。

对所获数据进行方差分析,采用新复极差检验法对各处理平均值进行多重比较,并用字母标记法表示^[10]。

2 结果分析

2.1 不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的动态

由表 1 可知,在 C、D 处理中分株密度显著高于其它处理($F=9.4910 > F_{0.01}(4,32)$, $P < 0.01$)。A、B、CK 处理间差异不显著。处理间每分株分蘖数差异显著($F=195.6678 > F_{0.01}(4,32)$, $P < 0.01$),分蘖数随放牧强度的增加而增加。每分株叶数在处理间也存在极显著的差异($F=97.5029 > F_{0.01}(4,32)$; $P < 0.01$),随放牧强度的增加,每分株叶数也显著增加。但各处理间每分蘖叶片的数量变化并不是这样,而是与处理间每分蘖叶数的变化并非如此,而是与处理间的分蘖密度(分蘖密度=分株密度×每分株分蘖数)呈显著的负相关(相关系数 $R=-0.9899$, $P < 0.01$)。分株个体地上生物量在较重的放牧强度下显著增加,而在轻度放牧或不放牧的处理间则无差异。分株生物量与每分株的叶片数量之间呈显著的正相关(相关系数 $R=$

0.9389, $P < 0.02$)。但每分蘖的生物量并不是沿放牧强度表现出一致性的变化,而是与每分蘖的叶数之间呈显著的正相关(相关系数 $R = 0.9560, P < 0.02$)。

分蘖和叶片的死亡率在各放牧处理间均无显著差异($F_{分蘖} = 1.1944 < F_{0.05}(4, 32), P > 0.05; F_{叶} = 1.6787 < F_{0.05}(4, 32), P > 0.05$),但在不同的生长期却存在极显著的差异,从而表现出明显的季节变化(表2)。分蘖死亡率在生长末期显著升高,而叶片死亡率在生长季开始和结束时较高。在整个生长季中,未出现分株个体死亡。

表1 不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的动态

Table 1 The dynamics of clonal ramet population of *Kobresia humilis* different stocking intensities

放牧处理 Grazing treatments	分株密度(0.25m ²) Ramet density	每分株分蘖数 Tiller numbers per ramet	每分株叶片数 Leaf numbers per ramet	每分蘖叶数 Leaf numbers per tiller	分株生物量 Ramet biomass (dry weight, mg)	分蘖生物量 Tillet biomass (dry weight, mg)
A	25.92 ± 0.28 ^c	14.99 ± 2.41 ^a	56.20 ± 10.88 ^a	3.74 ± 0.45 ^c	139.47 ± 50.64 ^a	8.91 ± 2.68 ^c
B	31.69 ± 2.53 ^{bc}	10.33 ± 1.60 ^b	40.64 ± 7.31 ^b	3.93 ± 0.45 ^b	120.58 ± 44.62 ^b	11.21 ± 3.56 ^b
C	43.41 ± 1.18 ^a	9.72 ± 0.84 ^b	35.28 ± 5.32 ^c	3.64 ± 0.53 ^c	93.86 ± 35.20 ^c	9.44 ± 3.26 ^c
D	39.07 ± 7.68 ^a	8.38 ± 0.99 ^c	32.77 ± 6.08 ^c	3.91 ± 0.62 ^b	93.30 ± 35.92 ^c	10.77 ± 3.90 ^b
CK	30.29 ± 6.44 ^{bc}	6.26 ± 1.27 ^d	25.93 ± 4.58 ^d	4.18 ± 0.49 ^a	92.53 ± 35.54 ^c	14.05 ± 4.85 ^a

表中数据:平均值±标准差。Average value ± Standard difference $P = 0.05$

表2 矮嵩草无性系分株种群中分蘖和叶片死亡率的季节变化

Table 2 The seasonal changes of tiller mortality or leaf mortality in clonal ramet populations of *Kobresia humilis*

取样顺序 Sampling sequence	分蘖死亡率 Tiller mortality	叶片死亡率 Leaf mortality
1	0.00% ± 0.00% ^c	18.90% ± 4.26% ^b
2	1.17% ± 0.76% ^c	13.22% ± 1.04% ^c
3	0.76% ± 0.17% ^c	11.14% ± 1.19% ^{cd}
4	1.29% ± 0.9% ^c	10.67% ± 1.85% ^d
5	0.81% ± 0.96% ^c	9.64% ± 2.28% ^d
6	0.44% ± 0.66% ^c	18.87% ± 0.98% ^{cd}
7	1.62% ± 1.15% ^c	11.03% ± 2.09% ^{cd}
8	4.05% ± 1.65% ^b	13.97% ± 3.37% ^c
9	14.87% ± 4.60% ^a	25.93% ± 2.48% ^a

数据形式及显著水平同表1。The same as table 1.

2.2 不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的季节动态

分株密度季节变化(图1)在A、B、C处理中不明显,D、CK处理中随时间有较大增加。

将每分株分蘖数相对于每分蘖叶数作图,可以发现处理间随时间的变化过程几乎完全相同(图2)。即当分蘖数增加到接近其季节平均值时(第4次取样时),每分蘖所具有的叶片数量达到最大,随着新分蘖的不断产生,每分蘖的平均叶数随之下降。

3 结论与讨论

在矮嵩草草甸群落中,由于不同的放牧强度,使建群种矮嵩草无性系分株种群的密度、分蘖数、叶片数、每分蘖叶数、分株地上生物量以及每分蘖的平均干重在不同处理间均存在显著差异。而且随放牧强度的增加,每分株分蘖数、叶片数以及分株地上生物量均随之增加。分株密度在中度放牧(C处理)条件下较高。然而在整个生长季中,分株密度在D、CK处理中随时间增加较大(图1)。这说明,较重的放牧强度能明显刺激矮嵩草无性系分株产生分蘖的能力,提

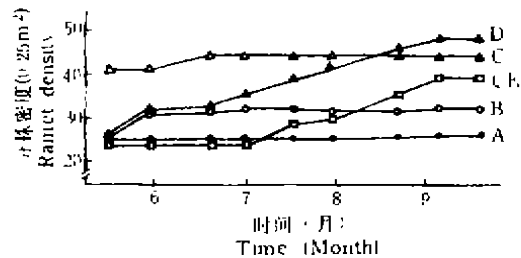


图1 不同放牧强度下矮嵩草分株密度随时间的变化
Fig. 1 Changes in the ramet density(0.25m²)with time of *Kobresia humilis* under different stocking intensities

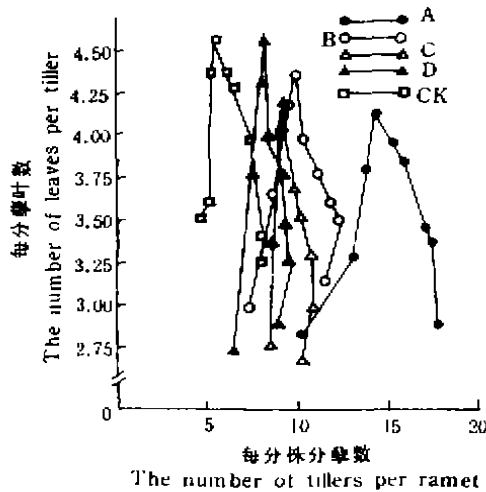


图 2 不同放牧强度下每分株分蘖数与每分蘖叶数随时间的变化

Fig. 2 The relationship between the number of tillers per ramet and the leaves per tiller with time under different stocking intensities

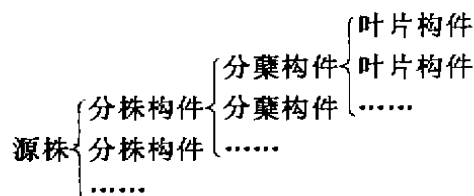
高分株的地上生物量,使分株个体的适合性增强^[3]。因此,从这个意义上讲,矮嵩草分株种群适合于在较重的放牧强度下得到保持。这与周兴民等对该群落演替规律的研究结果^[12]相一致。然而,较重的放牧强度却不利于矮嵩草根茎产生新的分株。

分株密度在 A、B、C 处理中随时间所表现出的缓慢增加或在大部分时间里不增加的特性可能说明其密度已接近或达到作为群落组成种自身的密度阈值,但是并没有超过这个阈值,因为在整个生长季中并未发现分株出现死亡。由于各处理中分株初始密度(指第 1 次取样时的分株密度)与在生长季中分株密度的增加量之间并不存在显著的负相关(相关系数 $|R| = -0.4048 < R_{0.05}(3), P > 0.05$),因此在矮嵩草分株个体之间以及与群落中其它种的个体间的相互作用尚不足以造成矮嵩草分株发生死亡,只是其大小发生了变化。这与 Hutchings 对不同群落中 9 种多年生草本植物无性系分株种群的研究结果^[12]一致。

无性系分株种群的研究结果^[12]一致。

每分株分蘖数在各处理中都是随时间而增加的(图 2)。由于组成分株的各分蘖都是密结在一起的,如果将分蘖作为一个种群单元^[13],那么随着分蘖数的不断增加,如果发生密度制约性的死亡则主要是分蘖的过度密集造成的。从矮嵩草分株分蘖数和分蘖死亡率的分析中发现,尽管死亡率随分蘖的增加有升高的趋势(表 2,图 2),但在任一处理中,它们两者之间并没有表现出显著的正相关(相关系数 R 从最小值 $R_D = -0.3682$ 增加到最大值 $R_A = 0.6415$,均小于 $R_{0.05}(7), P > 0.05$)。这说明分蘖的死亡属正常的生理性死亡,而非密度制约性的死亡。出现这种结果的原因可能是:(1)由于克隆植物各分株之间以及分株和源株之间通过根茎或匍匐茎相连,保持着生理上的一致性,分株之间存在着被同化物质的重新分配与有效利用过程,具有一种能够避免其枝叶在生长过程中过度密集的能力^[12]。这与很多一年生植物不同,其种群中的个体之间没有生理上的联系,在种群密度较大时,在生长后期往往发生自疏现象,导致个体死亡,造成对资源的浪费。矮嵩草分株之间,分株与源株间有短根茎相连,因而分配到分株上的物质与能量,可能不足以使分蘖增加到可引起密度制约性死亡的数量,(2)密度制约性死亡的发生主要是由于个体密度太大造成对光资源的竞争而引起的,即较大个体形成对较小个体的阴蔽作用,影响其生长并进而造成其死亡^[14]。但矮嵩草草甸群落垂直结构简单,阳光直射群落内部,况且矮嵩草叶片纤细,个体间彼此不会相互遮阴,不存在对光的竞争,因而也不会发生密度制约性的死亡。

从上述结果中还反映出分株数量的季节变化相对比较稳定,每分株分蘖数也随时间而稳定增加,只有每分蘖叶数随时间表现出较大的波动(图 2)。如果将矮嵩草一个无性系的结构表示成:



一级层次 二级层次 三次层次 四级层次

这样4个结构层次,在不发生灾变性扰动(四级层次)的情况下,整个无性系各构件部分的数量变化或调节作用将通过外部结构单元(四级层次)的数量变化来影响到内部结构单元的大小和数量。至于数量变化最先发生在哪一结构层次则取决于外部因子作用的强度和持续的时间以及种本身的生物学特性。如果作用强度大、持续时间长、对于一些具有匍匐茎或地上芽的植物,则可能直接改变其分株种群的数量,而对于具有根茎、地面芽或地下芽的植物,则只影响到分株的大小而不容易改变其数量。当然,一些极端因子的作用则另当别论。但是,这个结构层次的划分,可进一步明确对群落中植物种群数量变化的认识。

参 考 文 献

- (1) Harper J L. The concept of population in modular organisms. *Theoretical Ecology, principles and applications* (Ed by R. M. MAY). Sinauer Associates Inc, publishers Sunderland, Massachusetts. 1981, 53—77
- (2) White J. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979, 10: 109—145
- (3) Hartnett D C. and Bazzaz F A. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 1985, 73: 492—443
- (4) Schmid B. Clonal growth in grassland perennials. I. Growth forms and fine scale colonizing ability. *J. Ecol.* 1985, 73: 808—818
- (5) Heady H F. *Rangeland Management*. Kingsport press, New York. 1975, 12—32
- (6) Cook R E. Growth and development in clonal plant populations. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (Ed by J B C Jackson L W Buss and R E Cook). Yale University press, New Haven. 1985, 259—296
- (7) 杨福园. 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. 夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社. 1982, 1—8
- (8) 杨永昌. 青海的高草属植物. 植物分类学报, 1976, 14(1): 41—50
- (9) Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*), I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 1981, 69: 743—755
- (10) 南京农业大学主编. 田间试验和统计方法(第二版). 北京, 农业出版社. 1987, 91—127
- (11) 周兴民等. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析. 植物生态学与地植物学学报, 1987, 11(4): 276—285
- (12) Hutchings M J. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. *J. Ecol.* 1979, 67: 21—33
- (13) Kays S and Harper J L. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 1974, 62: 97—105
- (14) Weiner J. Asymmetric competition in plant population. *Tree*. 1990, 5(11): 360—364

DYNAMICS AND REGULATION OF CLONAL RAMET POPULATION IN *KOMRESIA HUMILIS* UNDER DIFFERENT STOCKING INTENSITIES

Zhu Zhihong

(Dept. of grassland, Qinghai Animal Husbandry and Veterinary Medicine College, Xining, 810003)

Wang Gang Zhao Songling

(Dept. of Biology, Lanzhou University, Lanzhou, 730000)

Considering ramet or tiller of *Kobresia humilis* as a basic unit of population, the dynamics and the regulation of populations were studied under different stocking intensities. The results showed that the number of tillers or leaves per ramet and the aboveground biomass of ramet individual increased with the increasing of stocking intensities. No significant difference in the mortality of tillers and leaves among grazing treatments. The peak of mortality was in the end of growth season for tillers, and in the beginning and end of growth season for leaves. The regulation of the *Kobresia humilis* population that have multiple levels of population structure was caused by the quantitative changes in the exterior layer. It affected the size and the numbers of structure unit of the interior layer.

Key words: stocking intensity, clone, ramet population, dynamics, regulation, *Kobresia humilis*.



第 15 届国际植物学大会在日本横浜举行

第 15 届国际植物学大会(The XV International Botanical Congress)于 1993 年 8 月 27 日至 9 月 3 日在日本横浜隆重举行。这是自 1964 年在比利时 Brussel 举行的第 1 次植物学大会以来,首次在亚洲国家召开的。大会设置了 8 个学科,下设约 300 个专题,其中约有 1200 个大会发言,2200 个墙报发表。参加者多达 4000 余人。作为大会名誉主席的日本皇太子和皇妃参加了大会并致辞祝贺。日本首相细川护熙发来贺电。大会设置的 8 个学科是:①系统学与进化学;②生态学与环境植物学;③结构及其动态;④植物化学与天然制品;⑤代谢与生物能量学;⑥发生发育学;⑦遗传学;⑧育种与生物技术。

这次盛会是在人类即将步入 21 世纪,全球正面临着重大环境问题以及包括科学家和政治家在内的国际社会对此表示极大关注的背景下召开的。大会在会议议程和内容的安排上都体现了这一时代背景。大会组织者认为,本届大会不仅限于促进植物科学的进一步发展,还希植物科学能在解决当前所面临的全球环境污染和由人口剧增所造成的粮食短缺等关系全人类生存的社会问题方面发挥重要作用。基于这一考虑,大会对生态科学表现出格外的重视。全部论文(含大会发言和墙报发表)中,与生态学有关的论文约占 1/3 就是有力的说明。在“生态学与环境植物学”这一学科中,以较大比重安排了“全球变化与陆地生态系统”、“热带林的生物多样性与安定性”等专题。通过这些专题,科学家们对大气中 CO₂ 浓度的上升,气候变化、土地利用的变化与陆地生态系统的相互影响、沙漠化、热带林的生物多样性、热带林的保护与持续发展等当前的热点问题展开了讨论,交流了各领域最新的研究成果。

作为中国的参会者,除了大会的盛大、气氛热烈的印象外,这里想特别提及两点。一是来自我国的参会者(包括台湾)人数之多是空前的,没能统计到具体的人数,但仅中科院植物研究所的参会者就多达 36 人。另外,从美国等国家去的海外学者也较多。更高兴的是,我国著名科学家吴征益教授和张新时教授分别当选为大会决议案委员会成员和大会名誉副主席。这些说明中国科学家在国际植物学界所占的分量和地位。二是大会在安排生态学的内容上考虑了东方特有的地域特征,这有利于推动东方科学走向世界。如大会安排了“华日区系,它的多样性及其特征”和“亚洲高山生态学,它的格局与人类影响”等专题。

总之,这次盛会规模巨大、组织充分、重点突出,是一次非常成功的聚会。

(中国科学院生态环境研究中心 方精云供稿)