

DOI: 10.5846/stxb201306081459

李程程, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原野古草种群构件结构动态. 生态学报, 2015, 35(8): 2609-2615.

Li C C, Li H Y, Yang Y F. Dynamics of module structures on *Arundinella hirta* populations in Songnen Plains of China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2609-2615.

松嫩平原野古草种群构件结构动态

李程程, 李海燕, 杨允菲*

东北师范大学草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024

摘要:野古草是根茎型无性系禾草, 在松嫩平原草甸经常形成单优种群落。采用单位面积挖掘取样、分株按营养繁殖世代划分龄级、根茎按实际生活年限划分龄级的方法, 对松嫩平原单优群落和混生群落的野古草种群构件结构进行了调查与分析。结果表明, 在生长季初期两群落野古草种群均以春性分株和根茎芽占优势, 且分株及芽构件结构相对稳定, 芽库的输出率单优群落为 80.4%, 混生群落为 62.5%; 整个生长季分株由 2—3 个龄级组成, 1a 分株数量是 2a 的 2.9—10.2 倍, 其生物量各月份所占比例平均为 93%, 随着龄级的增加依次明显减少, 呈增长型年龄结构; 根茎由 3—4 个龄级组成, 根茎累积长度及生物量均以 2a 占绝对优势, 为稳定型年龄结构; 分株生产力 1a 明显高于 2a, 对种群贡献最大; 根茎贮藏力除个别月份以 3a、4a 最高外, 两群落大部分以 2a 最高, 在生长季后期, 1a 根茎物质积累的速率最快。

关键词:野古草; 无性系植物; 种群结构; 分株; 芽; 根茎; 季节动态

Dynamics of module structures on *Arundinella hirta* populations in Songnen Plains of China

LI Chengcheng, LI Haiyan, YANG Yunfei*

Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract: *Arundinella hirta* is a typical clonal plant with rhizome. It always forms monodominant community in the meadow of the Songnen Plains, China. By using the method of excavating samples in unit area, ramet were classified according to the generation of vegetative propagation and rhizomes age classes were did according to the actual living years. To reveal the number and biomass dynamics of *A. hirta* populations during restoration succession, a survey and analysis was conducted on the module structures of *A. hirta* populations. The monodominant community and mixed community were in different stages from *A. hirta* to *Leymus chinensis* restoration succession series. Research results showed that spring ramets and rhizome buds were dominant in two communities in the early growing season. Spring ramets were 3 times that of winter ramets, and rhizome buds accounted for more than 90% of total buds which was predominant. Age structures of ramets and buds were stable at the same time. Mixed community was lower than that of monodominant community in the output rate of bud banks, 62.5% and 80.4%, respectively. Throughout the growing season, ramets consisted of two to three age classes and biomass of the 1st age ramets accounted for an average of 93% in each month, and the number of ramets of 1st age class was 2.9—10.2 times more than 2nd age class. The number and biomass of ramets reduced significantly in turn with age class increase and appeared expanding age structures. Dynamics of ramet biomass corresponded to the ramet number. But the differences were not significant among 2nd age class in each month. Rhizomes consisted of three or four age classes. Accumulation length and biomass of 2nd age rhizomes were predominant, which accounted for more than 50% of total rhizomes. Age structures of

基金项目: 国家自然科学基金(31170504); 高等学校博士学科点专项科研基金(20110043110005)

收稿日期: 2013-06-08; 网络出版日期: 2014-05-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangyf@nenu.edu.cn

rhizomes presented stable. It is worth mentioning that the contribution of 4th age rhizome biomass was very small, and these old rhizomes all died before winter. Productivity of ramets represents plant vegetative production and storage, which can be reflected by biomass of unit ramets number. Productivity of 1st age was significantly higher than 2nd age ramets, and it had the greatest contribution to the populations. The minimum of average productivity appeared in June of different plots. Rhizome is an important organ for vegetative propagation and matter storage. Storage capacity can be reflected by the biomass per unit rhizome length, and storage capacity of 1st age rhizomes increased with season in two communities. The 2nd age class rhizome had the highest storage capacity in communities in every month except for June and July. Matter accumulation of 1st age rhizome had the fastest growth rate in the late growing season.

Key Words: *Arundinella hirta*; clonal plant; population structure; ramet; bud; rhizome; seasonal dynamics

任何生物种群内的个体总伴随着生死的发生,加之季节的变化,使生活在特定环境空间的生物种群,多少都有随时间过程而出现个体数量消长和分布变化的现象。这种生命现象被称为种群动态^[1]。种群动态是种群生态学的核心问题^[2]。国内外对种群动态做了大量的研究工作,内容涉及森林优势树种^[3-5]、沙漠植物^[6-7]、草本植物^[8-13]和农作物等^[14-15]。种群的年龄结构不仅能了解现存种群的状态,分析受干扰时种群的结构变化,也可反映种群数量动态及发展趋势,对种群动态和种群数量的预测预报都有重要意义^[16-18]。由于植物在形态、营养繁殖方式等方面具有多样性,其年龄结构的判断很难有统一标准,又因研究对象和目的的差异,不同学者采用的方法亦有所不同。目前国内对无性系植物种群年龄结构的研究方法有:通过植物发育过程中的形态特征变化来划分年龄阶段;按根茎形成的先后顺序判别根茎的年龄,再依根茎的年龄确定分蘖株的年龄;按叶片数目确定分蘖株的年龄;按分蘖节营养繁殖再生的世代数确定分蘖株的年龄等^[19-23]。其中,按分蘖节营养繁殖再生的世代数确定分蘖株年龄的方法已得到广大生态学学者的普遍认可,本文按照此方法通过对多年生无性系草本植物年龄结构的研究来分析种群的动态并预测群落的演替趋势。

野古草(*Arundinella hirta*)是典型的多年生根茎型无性系禾草。野古草营养繁殖力较强,在松嫩平原天然草甸广泛分布,常为群落的优势种或主要伴生种。目前,关于野古草年龄结构的研究极少^[8]。本研究以松嫩平原恢复演替过程中不同恢复阶段的野古草为研究对象,分析其整个生长季内的分株与根茎构件年龄结构的季节变化,籍以揭示恢复演替中野古草种群的数量动态及生物量动态,以预测其种群变化趋势,并为植物种群生态学研究提供科学积累。

1 自然概况及实验方法

1.1 自然概况

研究地区位于松嫩平原南部、吉林省长岭种马场、东北师范大学松嫩草地生态研究站(44°45'N, 123°31'E)。该地区属温带半湿润、半干旱气候,具有明显的大陆季风气候特征,地势平坦,草原辽阔,年均降水量为470.6mm,主要集中在6—8月,年蒸发量是年降水量的3.5倍,年平均气温4.6—6.4℃^[24-26]。

1.2 实验方法

研究样地位于研究站围栏封育的杂类草草甸内,围栏前为放牧草场,至取样时为止围栏时间将近10年。于2012年6月上旬至10月下旬,选择处于野古草向羊草恢复演替系列中2个不同阶段的群落进行取样:(1)野古草单优群落(P1);(2)野古草+羊草(*Leymus chinensis*)群落,即野古草为优势种,羊草为伴生种的混生群落(P2),其他主要伴生种还有芦苇(*Phragmites communis*)和蒿属(*Artemisia* sp.)植物。样方面积25cm×25cm,每个演替群落5次重复,每月取样一次。取样时将地上植株连同地下根茎一起挖出,用清水轻轻冲洗干净。注意保持地上与地下部分的自然联系,以便鉴别。按分蘖节营养繁殖再生的世代数划分龄级^[22],由根茎顶端或根茎节间向上生长的分蘖株为1a株,由1a株分蘖节产生的分蘖株为2a株,由2a株分蘖节产生的分蘖株为3a株,以此类推。把本生长季内形成的所有根茎作为1a根茎,把形成1a分蘖株的根茎作为2a根茎,形成

2a 分蘖株的根茎作为 3a 根茎,以此类推。通过形态特征鉴别冬性分株与春性分株^[27]。逐样方计数分株数,并测量各龄级根茎的累积长度,样品于 80℃ 烘干至恒重,逐样方称其生物量。

数据采用 Excel 软件和 SPSS 17.0 软件处理。将各样方的数量指标均换算成 1m×1m 的常规单位数据指标,各龄级数量指标占其总量的百分比计算年龄结构,分株生产力为单位分株数量的生物量,根茎贮藏力为单位根茎长度的生物量。用统计平均值(M)作为样本的代表值,以标准差(SD)反映样本内性状变异度。分别对同一样地相同龄级不同月份之间,以及同一样地相同月份不同龄级之间相关性状进行方差分析(one-way ANOVA),比较其差异显著性。

2 结果与分析

2.1 生长季初期分株及芽的结构

在松嫩平原 6 月初,两个群落野古草种群的分株由春性分株和冬性分株组成,芽由分蘖节芽和根茎芽组成(表 1)。从表 1 可看出,单优群落春性分株数量显著高于混生群落,同时,单优群落分株总数量为混生群落的 1.8 倍,二者间的差异亦达到显著水平,但两种群落均以春性分株数量所占比例最大,约为冬性分株的 3 倍,均具有相对稳定的结构。两种群落均以根茎芽占绝对优势,达 90% 以上,且群落间无显著差异,其结构也相对稳定。如果将分株与芽一并视为上一年的潜在种群数量,将冬性分株数量和春性分株数量共同视为芽库的输出,则野古草芽库的输出率单优群落为 80.4%,混生群落为 62.5%。

表 1 不同样地生长季初期野古草种群分株和芽数量结构及其比率

Table 1 Structures and ratio on number of ramets and buds of *Arundinella hirt* populations in different plots at the beginning of the growing season

样地 Plot	特征 Attribute	分株 Ramets			芽 Buds		
		春性 Spring	冬性 Winter	合计 Total	分蘖节 Tillering node	根茎 Rhizome	合计 Total
P1	数量 Number/m ²	1136.0±568.2a	400.0±359.4a	1536.0±846.4a	28.8±39.8a	345.6±155.4a	374.4±139.3a
	比率 Ratio/%	74.0	26.0	100	7.7	92.3	100
P2	数量 Number/m ²	652.8±282.5b	217.6±92.3a	870.4±319.3b	22.4±31.2a	499.2±377.9a	521.6±406.6a
	比率 Ratio/%	75.0	25.0	100	4.3	95.7	100

P1: 单优群落; P2: 混生群落; 同列不同字母表示样地之间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 分株年龄结构

在各月份中,两种群落野古草分株均由 2—3 个龄级组成(表 2)。从表 2 可以看出,两种群落 1a 分株数量所占比例具有绝对优势,随着龄级增加依次减少,3a 分株数量极少,均为增长型年龄结构,两群落各月份分株的龄级结构相对稳定。

表 2 不同样地野古草种群分株数量的年龄结构的季节变化

Table 2 Seasonal dynamic on age structures of number of ramets in *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(分株/m ²)			合计 Total
		1	2	3	
P1	6	963.2±167.6a	243.2±92.9ab	—	1206.4±158.6a
	7	1030.4±198.7a	329.6±73.0b	—	1360.0±201.8ab
	8	1024.0±213.2a	188.8±36.5ac	40.0±11.3a	1228.8±199.0a
	9	1305.6±90.2b	128.0±49.3c	16.0±0.00a	1440.0±129.5ab
	10	1225.6±243.3ab	304.0±105.5b	—	1529.6±270.0b
P2	6	560.0±140.4a	192.0±65.0a	—	752.0±198.2a
	7	976.0±155.5b	240.0±83.9ab	41.6±24.3a	1257.6±137.9b
	8	1129.6±174.8b	176.0±76.7a	—	1305.6±215.7b
	9	963.2±257.8b	195.2±88.7a	—	1164.8±314.8b
	10	1142.4±414.4b	323.2±103.3b	—	1465.6±476.3b

群落内月份间相同龄级进行差异显著性比较,不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

两种群落野古草种群分株生物量均以 1a 最大,所占比例的均值为 93%,随着龄级的增加明显减少,均为增长型年龄结构。在各样地中,无论 1a 还是种群合计分株生物量均以 6 月份最小,7 月份明显增加,7—9 月份已差异不显著,2a 各月份间差异均不显著(表 3),表明不同群落野古草 1a 分株生物量的变化决定着种群的生物量变化,并且在整个生长季内变化规律相似,而其他龄级分株对种群贡献较小。

表 3 不同样地野古草种群分株生物量年龄结构的季节变化

Table 3 Seasonal dynamic on age structures of biomass of ramets in *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(g/m ²)			合计 Total
		1	2	3	
P1	6	166.59±42.49a	23.78±13.97a	—	190.37±46.84a
	7	541.16±81.58b	38.23±10.76a	—	579.38±92.12b
	8	515.94±100.36b	50.39±19.42a	14.96±1.52a	572.32±111.82b
	9	551.74±49.42b	19.64±6.02a	3.70±2.58b	572.85±54.07b
	10	384.87±70.37c	16.38±3.64a	—	401.25±72.82c
P2	6	101.64±17.27a	15.18±5.80a	—	116.82±21.43a
	7	381.99±100.68b	32.31±21.91a	3.95±5.08a	418.25±98.82b
	8	406.74±73.09b	16.23±4.26a	—	422.97±71.55b
	9	390.80±87.35b	22.03±10.50a	—	413.37±85.36b
	10	317.16±105.08ab	13.04±6.15a	—	330.20±110.64b

2.3 根茎年龄结构

两种群落野古草种群的根茎由 3—4 个龄级组成,各月份 2a 所占比例均达 50%以上(表 4)。除单优群落 6 月份根茎长度以 2a 占有绝对优势,3a、1a、4a 不同幅度下降,其它月份均以 2a 比例最高,均为稳定型年龄结构。两群落 1a 根茎长度均在 7 月份显著增长,8 月份比例达到最大值,生长季末期比前期分别增长了 9 倍和 22 倍,表明不同群落 1a 根茎生长规律相似,但混生群落具有更高的增长速度。生长季末期两群落的 4a 根茎均消失,表明这些老龄级根茎已在越冬前全部死亡。

不同样地各月份中野古草根茎生物量 2a 所占比例的均值为 69%,且月份间差异不显著,为稳定型年龄结构(表 5)。混生群落除 1a 根茎部分月份间存在显著差异外,其他龄级各月份间差异均不显著,两个群落中 4a 所占比例极小。6 月份 1a 新根茎物质积累量最小,结合表 4 可以看出,尽管根茎长度在 6—7 月份间部分龄级呈显著增长,但根茎生物量增长大部分并不显著,表明生长季中前期,分配于幼龄级根茎的物质倾向用于伸长生长。

表 4 不同样地野古草种群根茎长度年龄结构的季节变化

Table 4 Seasonal dynamic on age structures of length of rhizomes in *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(cm/m ²)				合计 Total
		1	2	3	4	
P1	6	313.0±166.7a	6637.4±695.2a	1241.3±465.1a	233.9±135.8a	8425.6±790.0a
	7	1639.7±431.7b	6848.6±2781.1a	502.4±176.4b	129.6±79.8a	9094.4±3095.1a
	8	3969.6±1827.8ab	8002.6±2357.6a	1368.0±634.4a	353.6±365.6a	13693.8±4459.8b
	9	2986.9±719.3b	5781.8±1692.4a	2585.3±479.5c	393.2±101.9a	11668.5±2380.9ab
	10	2813.8±940.2b	5402.6±1230.4a	1362.2±808.3a	—	9578.6±2131.2a
P2	6	127.6±47.9a	2963.8±726.2a	413.8±192.2a	109.3±99.3a	3545.3±851.0a
	7	2409.3±866.9b	5540.8±1172.5b	585.0±386.2ab	218.4±204.8a	8622.4±1552.1b
	8	3839.0±1006.7c	6483.2±910.2b	949.1±318.1ab	229.9±110.8a	11409.3±2059.3b
	9	2613.8±1152.6bc	4033.0±1123.0ab	1276.8±707.4b	—	7923.6±2834.9b
	10	2271.7±1003.9b	5275.5±3412.2ab	855.7±656.6ab	—	8402.9±4289.9b

表 5 不同样地野古草种群根茎生物量年龄结构的季节变化

Table 5 Seasonal dynamic on age structures of biomass of rhizomes in *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(g/m ²)				合计 Total
		1	2	3	4	
P1	6	3.19±1.52a	138.62±16.22a	27.40±8.89ac	4.42±3.51ab	173.63±20.81a
	7	19.35±6.92a	169.08±69.45a	11.79±5.90a	2.63±0.89a	202.33±72.60a
	8	56.57±32.48ab	171.40±43.55a	26.75±13.87ac	6.95±6.51ab	261.67±86.36a
	9	54.79±10.17b	155.00±33.90a	61.31±12.32b	9.24±2.74b	278.49±33.84b
	10	70.01±15.99b	159.12±39.43a	32.66±18.22c	—	261.79±55.34a
P2	6	1.24±0.66a	82.90±46.19a	11.11±6.99a	3.18±2.60a	96.91±52.34a
	7	28.66±13.90b	113.96±33.80a	10.54±6.15a	4.11±4.52a	154.81±42.47ab
	8	54.09±20.02b	140.79±33.96a	18.82±7.58a	3.77±1.84a	215.95±58.88b
	9	43.73±22.16b	94.58±31.56a	28.07±18.52a	—	166.38±68.66ab
	10	45.45±19.56b	126.57±77.54a	16.13±16.50a	—	188.15±98.78ab

2.4 分株生产力与根茎贮藏力

分株生产力代表植株在一定时间内的物质生产与积累情况,不同龄级分株生产力可以通过相同单位分株数量的生物量来体现,由于 3a 分株数量少且大多月份缺失不具有可比性,两种群落野古草种群分株生产力均以 1a 最高,与 2a 差异达显著水平(表 6)。从表 6 还可以看出,两个龄级分株的平均生产力,最小值均在 6 月份,最大值分别出现在 8 月份和 9 月份。表明分株生产力有一个增加的过程,而 10 月份的减少是养分向地下转移的结果,此现象在混生群落更加明显。

表 6 不同样地野古草种群各龄级分株的生产力的季节变化

Table 6 Seasonal dynamic of productivity for each age class ramets of *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(g/100 分株)			变异系数 Coefficient of variation/%
		1	2	平均值 Mean	
P1	6	17.43±3.86a/a	8.70±3.66ab/b	13.06±5.80a	44.43
	7	54.55±16.77b/a	11.63±1.97bd/b	33.09±25.26ab	76.35
	8	50.66±5.97b/a	25.98±6.22c/b	38.32±14.22b	37.11
	9	42.48±5.37bc/a	16.21±4.73d/b	29.35±14.65ab	49.91
	10	32.17±7.87c/a	5.91±2.45a/b	19.04±14.89ab	78.21
P2	6	18.54±2.58a/a	7.81±0.97ab/b	13.17±5.94a	45.12
	7	38.73±4.13b/a	12.99±5.28b/b	25.86±14.28a	55.23
	8	36.18±5.49b/a	9.99±3.03b/b	23.09±14.42a	62.48
	9	43.25±17.80b/a	11.86±4.02b/b	27.56±20.54a	74.53
	10	28.24±5.14ab/a	3.93±1.02a/b	16.08±13.28a	82.56

“/”前不同字母为同一龄级群落内月份间的差异显著,“/”后不同字母表示各月份龄级间差异显著, $P < 0.05$

根茎是重要的繁殖器官和营养物质贮藏器官,不同龄级根茎贮藏力可以通过相同单位根茎长度的生物量来体现。野古草种群根茎贮藏力除单优群落 6 月份以外,其它均以 2a 最高(表 7)。从表 7 可以看出,两个样地 1a 根茎贮藏力均随季节呈增高趋势,尤其从生长季后期的 9 月份开始明显增高,而变异系数的最小值均出现在 10 月份,表明 1a 根茎物质积累有一个从逐渐到快速的生长过程,至生长季后期各龄级根茎所贮藏的营养物质已趋于相对平衡,以保证其安全越冬。

3 结论与讨论

以往研究表明,在温带地区,多年生草本植物的冬性分蘖株由于在上一生长季末期的物质积累,在本生长季中具有养分竞争优势,一般其数量会在群落中占有较高比例,典型的代表植物包括羊草(*L. chinensis*)和光

稗茅香 (*Hierochloa glabra*)^[27-28]。但在生长季初期松嫩草甸上的野古草种群均以春性分株为主,其原因有待于进一步研究。同时期两群落分株及芽的结构较稳定,形成分株主要来源的根茎芽比例高达 90% 以上。可见,野古草具有羊草等根茎型无性系植物所共有的通过根茎芽进行种群更新的营养繁殖策略和趋同适应性^[27]。

表 7 不同样地野古草种群各龄级根茎的贮藏力的季节变化

Table 7 Seasonal dynamic of storage capability for each age class rhizomes of *Arundinella hirt* populations in different plots

样地 Plot	月份 Month	龄级 Age class (M±SD)/(g/100 cm)				平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation/%
		1	2	3	4		
P1	6	1.04±0.28a/a	2.09±0.18a/b	2.24±0.28a/b	1.92±0.75a/ab	1.82±0.62a	34.19
	7	1.18±0.18a/a	2.51±0.42ab/b	2.29±0.39a/b	2.82±1.90a/ab	2.16±1.04ab	48.06
	8	1.38±0.16a/a	2.19±0.33a/b	1.94±0.26a/b	2.04±0.29a/b	1.89±0.40a	21.12
	9	1.86±0.25b/a	2.73±0.28b/b	2.38±0.23a/c	2.33±0.16a/c	2.33±0.39bc	16.92
	10	2.58±0.44c/a	2.94±0.35b/a	2.39±0.51a/a	—	2.64±0.47c	17.86
P2	6	0.94±0.14a/a	2.77±1.36a/ab	2.56±0.56a/b	3.47±1.70a/ab	2.40±1.31a	54.49
	7	1.14±0.16a/a	2.04±0.30a/b	1.94±0.38b/b	1.63±0.54a/ab	1.70±0.49a	28.57
	8	1.39±0.30ab/a	2.15±0.24a/b	1.97±0.25b/ab	1.63±0.02a/a	1.80±0.38a	21.32
	9	1.64±0.17b/a	2.34±0.33a/b	2.16±0.40ab/b	—	2.05±0.43a	20.83
	10	2.02±0.48b/ab	2.43±0.45a/b	1.68±0.40b/a	—	2.05±0.52a	25.45

野古草分株均由 2—3 个龄级组成,以 1a 占有绝对优势,为增长型种群。据观察,1a 分株大多是从根茎顶端或根茎节间发育而成的,这种方式比分蘖节成蘖有着旺盛的生活力和生产力^[29]。两群落中的野古草种群均在 7 月中、下旬抽穗开花,绝大多数进入生殖生长的分株均为 1a,但其结实率偏低,未见纤细的 3a 分株抽穗,且多数 3a 分株于生长季后期因竞争而死亡。混生群落中,羊草的 1a 分株高大且抽穗率低,亦为增长型种群。

野古草根茎由 3—4 个龄级组成,均以 2a 占有绝对优势,其根茎累积长度与生物量所占比例均达 50% 以上,为稳定型种群。两群落的野古草种群根茎粗短并伴有高龄级木质化现象,1a 新生根茎呈白色且较柔软,随着龄级增加根茎的颜色逐渐加深,部分 4a 根茎已腐朽失去生命力而呈现深褐色。野古草根茎芽集中生长于 2a 根茎上,而羊草则为长根茎型无性系禾草,且 2a、3a 根茎均具有根茎芽。从而,羊草的扩展能力强于野古草并在混生群落中具有更强的扩展优势,随着演替的进程羊草将逐渐取代野古草而成为群落的优势种。

两个群落各月份均以 1a 分株的物质生产力最高,反映出年轻龄级的分株具有的旺盛物质生产能力和种群扩展过程中物质的优先分配原则^[30]。根茎贮藏力波动性较小,最大平均值与最小变异系数均出现在生长季末期。根茎作为重要的物质贮藏器官,其生长季末期的贮藏能力决定了植物能否安全越冬以维持下一个生长季的物质需求。

致谢:张春艳硕士参加了部分野外与测定工作,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] 杨允菲, 祝廷成. 植物生态学 (第二版). 北京: 高等教育出版社, 2011: 145-158.
- [2] 李海燕. 东北退化草原恢复演替过程中几种植物种群的数量特征及其协同消长规律 [D]. 长春: 东北师范大学, 2008: 1-11.
- [3] Hobbie S E, Reich P B, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytkowski R, Hale C, Karolewski P. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 2006, 87(9): 2288-2297.
- [4] Bouchard M, Kneeshaw D, Bergeron Y. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 2006, 87(9): 2319-2329.
- [5] Ellison A M, Bank M S, Clinton B D, Colburn E A, Elliott K, Ford C R, Foster D R, Kloeppel B D, Knoepp J D, Lovett G M, Mohan J, Orwig

- D A, Rodenhouse N L, Sobczak W V, Stinson K A, Stone J K, Swan C M, Thompson J, Holle B V, Webster J R. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(9): 479-486.
- [6] 孙利鹏, 王继和, 王辉, 马全林, 张德奎, 袁宏波, 靳虎甲. 乌兰布和沙漠天然梭梭种群径结构及种群动态分析. *甘肃农业大学学报*, 2012, 47(2): 110-114.
- [7] 袁宏波, 张锦春, 褚建民, 刘淑娟, 唐进年, 丁峰. 库姆塔格沙漠典型植物种群年龄结构特征. *西北植物学报*, 2011, 31(11): 2304-2309.
- [8] 李海燕, 杨允菲. 松嫩草甸水淹恢复演替过程中羊草和寸草苔无性系种群的相互动态. *草业学报*, 2004, 13(6): 21-25.
- [9] Yang Y F, Wang D L, Zhang B T, Li J D. Structures on the clone populations of *Artemisia mongolica* in the Songnen Plains in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(3): 8-15.
- [10] Willems J H, Melsers C. Population dynamics and life-history of *Coelossium viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in The Netherlands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998, 126(1/2): 83-93.
- [11] Yang Y F, Wang S Z, Li J D. Development and age structure of ramets of *Kalimeris integrifolia* populations in the Songnen Plains, Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(2): 158-163.
- [12] Dai T, Wiegert R G. Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 1996, 77(1): 276-288.
- [13] Ramula S. Population dynamics of a monocarpic thistle: simulated effects of reproductive timing and grazing of flowering plants. *Acta Oecologica*, 2008, 33(2): 231-239.
- [14] 张宏斌, 孟好军, 刘贤德, 张芬琴, 赵维俊. 黑河流域中游水陆交错带湿地芦苇种群动态变化特征. *生态科学*, 2012, 31(5): 500-506.
- [15] Huisman J. Population dynamics of light-limited phytoplankton: microcosm experiments. *Ecology*, 1999, 80(1): 202-210.
- [16] 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原杂类草草甸和榆树疏林草原大油芒种群的年龄结构. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 1982-1986.
- [17] Benson E J, Hartnett D C, Mann K H. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairieplant populations. *American Journal of Botany*, 2004, 91(3): 416-421.
- [18] Benson E J, Hartnett D C. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 2006, 187(2): 163-178.
- [19] Gatsuk L E, Smirnova O V, Vorontzova L I, Zaugolnova L B, Zhukova L A. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 1980, 68(2): 675-696.
- [20] 白永飞, 许志信, 李德新, 赵钢. 内蒙古高原四种针茅种群年龄与株丛结构的研究. *植物学报*, 1999, 41(10): 1125-1131.
- [21] 王昱生, 李景信. 羊草种群无性系生长格局的研究. *植物生态学报*, 1992, 16(3): 234-242.
- [22] 王昱生. 羊草(*Leymus chinensis*)种群无性系种群动态的初步研究. *生态学报*, 1993, 13(4): 291-299.
- [23] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 根茎禾草无性系种群年龄结构的研究方法. *东北师大学报: 自然科学版*, 1998, 30(1): 49-53.
- [24] 杨允菲, 杨利民, 张宝田, 李建东. 东北草原羊草种群种子生产与气候波动的关系. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 337-343.
- [25] 李建东, 吴榜华, 盛连喜. *吉林植被*. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001: 182-220.
- [26] 丁雪梅, 李玉梅, 周婵, 杨举, 付婷婷, 张晓君, 孙宏刚, 沈景林, 杨允菲. 不同建植密度对松嫩平原肥披碱草无性系种群构件结构的影响. *东北农业大学学报*, 2010, 41(9): 55-60.
- [27] 杨允菲, 刘庚长, 张宝田. 羊草种群年龄结构及无性繁殖对策的分析. *植物学报*, 1995, 37(2): 147-153.
- [28] 杨允菲, 李建东, 郑慧莹. 松嫩平原光稃茅香无性系种群的营养繁殖特征. *应用生态学报*, 1997, 8(6): 571-574.
- [29] Noble J C, Bell A D, Harper J L. The population biology of plants with clonal growth: I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 1979, 67(3): 983-1008.
- [30] 潘瑞炽, 董愚得. *植物生理学(第三版)*. 北京: 高等教育出版社, 1995: 176-178.