

DOI: 10.5846/stxb201401260193

焦德志, 么璐, 黄翌月, 杨允菲. 东北草地异质生境芦苇种群根茎芽年龄结构及输出规律. 生态学报, 2015, 35(2): 370-377.

Jiao D Z, Yao L, Huang Z Y, Yang Y F. Age structure and output regularity of *Phragmites australis* rhizome buds from populations occurring in heterogeneous meadow habitats in Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(2): 370-377.

东北草地异质生境芦苇种群根茎芽年龄结构及输出规律

焦德志^{1,2}, 么璐¹, 黄翌月¹, 杨允菲^{2,*}

1 齐齐哈尔大学生命科学与农林学院, 齐齐哈尔 161006

2 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:为明确异质生境条件下芦苇种群根茎芽年龄结构及输出规律,揭示芦苇种群的营养繁殖特性,采用单位土体挖掘取样,分别计数各龄级根茎芽的调查与统计方法,对东北草甸草原草甸土和盐碱土两个生境单优群落芦苇种群根茎芽动态进行比较分析。结果表明,两个生境芦苇种群根茎芽库主要由 6 个龄级组成;草甸土生境在 6—10 月均为增长型年龄结构;盐碱土生境 6—7 月份为衰退型年龄结构,8 月份为稳定型年龄结构,9—10 月份为增长型年龄结构。根茎芽数量 1—4a 普遍以草甸土生境高于盐碱土生境,5—6a 普遍以盐碱土生境高于草甸土生境,各龄级根茎芽数量与月份之间均符合 $y=a+bx$ 直线关系 ($P<0.05$)。随着龄级的增加,休眠芽比率呈逐渐下降趋势,而萌发芽比率则呈逐渐上升趋势,5 个生育期的休眠芽比率和萌发芽比率与龄级之间均符合 $y=a+bx$ 直线关系 ($P<0.01$)。各龄级根茎的休眠芽具有一个相对稳定的萌发输出过程,草甸土生境根茎休眠芽按每年 11% 的比率萌发输出,而盐碱土生境根茎休眠芽按每年 7% 的比率萌发输出。虽然芦苇种群根茎芽年龄结构及年龄谱在异质生境中存在显著差异,但却有着相同的季节变化规律,均以不断形成新根茎的芽来维持着种群的营养繁殖更新。

关键词: 芦苇;根茎芽;龄级;年龄谱;草甸土;盐碱土

Age structure and output regularity of *Phragmites australis* rhizome buds from populations occurring in heterogeneous meadow habitats in Northeast China

JIAO Dezhi^{1,2}, YAO Lu¹, HUANG Zhaoyue¹, YANG Yunfei^{2,*}

1 College of Life Science and Agriculture, Forestry, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China

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

Abstract: Rhizome bud development was studied in two populations of *Phragmites australis*: one from an area with typical meadow soil and another from an area characterized by saline-alkali soil. Soil samples were taken from each site and the number of rhizome buds in different age classes was recorded. The aim of this research was to determine the age structure, output regularity and vegetative propagation characteristics of *P. australis* rhizome buds in heterogeneous habitats. Results showed that *P. australis* rhizome bud banks are composed of six age classes, the age structure was expansive from June to October in the meadow soil habitat. In contrast, in the saline-alkali soil habitat it declined from June to July, was stable in August and was expansive from September to October. The number of rhizome bud at the 1st to 4th is generally higher in meadow soil habitat than that in saline-alkali soil habitat, while the number of rhizome bud at the 5th to 6th is generally higher in saline-alkali soil habitat than that in meadow soil habitat. There was a significant linear correlation ($P<0.05$) between the number of rhizome buds and month. As the age class increased, the proportion of dormant buds declined, and the proportion of germinating buds rose. There was also a significant linear correlation ($P<0.01$) between the percentage of dormant buds and germinating buds in the growing periods and age classes. The rate of bud dormancy for each age class was

基金项目:国家自然科学基金项目(31472134,31170504);黑龙江省自然科学基金项目(C201213)

收稿日期:2014-01-26; 网络出版日期:2014-10-15

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

relatively stable, the output rate of rhizome dormancy buds in the meadow soil habitats was about 11% per year, and the output rate of rhizome dormancy buds in saline-alkali soil habitats was about 7% per year. To conclude, there were significant differences in the age structure and age spectrum of *P. australis* population rhizome buds in heterogeneous habitats; however, they showed similar seasonal patterns ensuring new rhizome bud formation for vegetative propagation.

Key Words: *Phragmites australis*; rhizome bud; age class; age spectrum; meadow soil; saline-alkali soil

芽库和种子库在植被繁殖更新和种群动态等方面是共同起作用的,但在一些极端恶劣的环境下,有性繁殖方式会受到严重限制,植物会以芽库作为潜在种群完成植被的更新^[1]。在草地生态系统中,植物中 99% 以上的地上茎秆由芽库形成^[2-3],因此,芽库在植物局域种群的持续和动态维持等方面起着十分重要的作用^[4],植被的更新更依赖于芽库^[5]。因此,芽库的研究对于种群更新乃至群落动态具有重要作用和意义,而成为生态学一热点问题^[6]。国外相关研究主要集中在放牧、火烧、土壤水分养分和光照等环境干扰对芽库的影响^[7],国内关于芽库的研究虽有报道,但相对比较零散还不够系统^[8-10]。

对于多年生植物来说,以年作为年龄的测度除了可以获得种群的诸信息以外,还可以客观地反映出各龄级成员的生活力、生产力、有性生殖与无性繁殖力等生命活动,以及个体生态寿命的信息^[11]。因此,开展无性系植物种群年龄结构的研究不仅可以客观地估计种群动态,也可以揭示无性系植物的生长与繁殖策略,揭示植物寿命的长短及长寿的秘诀^[12]。

芦苇(*Phragmites australis*)是一种典型的根茎型无性系禾本科植物,具有广泛的生态适应性,是世界广布种^[13],天然种群主要依靠营养繁殖补充更新^[14]。芦苇在沼泽湿地、旱地、盐碱地等多种生境均有分布,但其生态可塑性差异较大,这种可塑性则蕴涵着重要的生长调节策略^[15]。芦苇的芽具有休眠芽、萌发芽和死亡芽几种类型,其中休眠芽过冬不死亡,第 2 年仍可以萌发形成新分蘖株。同时,芦苇芽由不同年龄结构组成^[16],不同年龄和不同类型的芽对异质环境均会产生响应,以调节种群数量和结构^[14],对芦苇根茎生活年限及繁殖力的定量研究,尤其是根茎休眠芽输出规律的研究,迄今报道甚少,其影响机制还需深入研究。

本文通过野外取样调查,对东北草甸草原草甸土生境和盐碱土生境中芦苇种群在整个生育期内根茎芽数量动态进行比较分析,研究异质生境中根茎芽数量及其年龄结构上的差异,阐释根茎芽的输出规律,为揭示天然草原无性系植物营养繁殖机制、植物生活史策略的多样性和根茎长寿及繁殖适应机理提供理论依据。此外,本研究也将对草原管理提供科学的指导。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况和样地描述

本研究是在松嫩平原北部扎龙国家级自然保护区缓冲区域内(47°20'45"N, 123°59'22"E)进行。样地设在羊草草甸,角碱蓬(*Suaeda corniculata*)、碱地肤(*Kochia sieveriana*)、野大麦(*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link)、虎尾草(*Chloris virgata*)、星星草(*Puccinellia tenuiflora*)、朝鲜碱茅(*Puccinellia chinampoensis* Ohwi)、碱蒿(*Artemisia anethifolia*)等单优势种或混生种的盐生群落镶嵌于羊草(*Leymus chinensis*)群落中。草甸土样地(H1),地势较低洼,全年无积水或 7—8 月份雨季积水时间甚短,经常形成羊草+芦苇群落,微地形中心也可形成几十至几百平方米不等的单优种芦苇群落斑块;盐碱土样地(H2),全年无积水,土壤表层已完全丧失,具有明显盐碱斑,土壤板结,通透性极差,芦苇多呈零星分布,有的碱斑可形成单优势种芦苇居群。样地多年来一直作割草场,每年 8 月上旬割草备制冬贮干草。

1.2 研究方法

在芦苇种群的营养生长初期、营养生长旺盛期、生殖生长初期、生殖生长旺盛期、休眠期,在单优种芦苇群落设置 3 次重复 1m³的取样样方,挖取所有根茎,有些跟踪至最老根茎的死亡点^[16]。按根茎的生活年限划分龄级,当年形成的根茎为 1 龄级根茎,形成当年分蘖株的上一年度形成的根茎为 2 龄级根茎,与上一年度

枯株或茬直接相连的根茎为 3 龄级根茎, 以此类推^[17]。同时结合芦苇根茎随着年龄的增加色泽变深, 以及不同年份形成的根茎直径大小有一定差异等特征, 逐条根茎判断龄级。按各龄级根茎节间芽的现时状态, 分别记数休眠芽、萌发芽和死亡芽的数量。休眠芽按有明显的芽凸计数, 萌发芽按形成根茎剪下点计数, 死亡芽按既未形成根茎, 又失去生活力的芽眼计数^[16]。为了减少挖掘取样过程中产生的微生境间差异, 草甸土生境选择地势较为平坦的区域, 月份间按南北走向垂直方向挖取, 重复间按东西走向水平方向挖取; 而盐碱土生境选择相同碱斑, 取样时以碱斑中心为基点向外等距离辐射挖取。

1.3 数据处理和分析

用研究方法中计数得到的各龄级根茎芽实际数量表示芽库的年龄结构, 各龄级根茎芽占芽库总数的百分比表示芽库的年龄谱, 其中 1、2a 根茎芽为幼年, 3、4a 根茎芽为中年, 5、6a 根茎芽为老年, 年龄锥体呈金字塔形为增长型年龄结构, 年龄锥体呈钟形为稳定型年龄结构, 年龄锥体呈壶形为衰退型年龄结构^[18]。用各龄级根茎芽中休眠芽、萌发芽、死亡芽占芽库总数的比率表示休眠率、萌发率和死亡率。利用 SPSS16.0 软件对数据进行统计分析, 对不同龄级根茎芽数量与月份之间及不同月份休眠芽比率和萌发芽比率与龄级之间做进一步定量分析, 在线性函数、指数函数、幂函数的回归中, 选择相关性最大的函数关系作为芦苇种群根茎芽输出规律的模型。采用 *T* 检验方法对两个生境之间的差异进行分析, 不同月份间的差异采用方差分析进行检验。

2 结果分析

2.1 各龄级根茎芽数量的比较

经统计比较, 整个生长季内芦苇种群根茎芽数量在草甸土生境和盐碱土生境中存在一定的差异(表 1)。其中, 1a 根茎芽在 6 月均为 0, 两个生境间无显著差异, 7—10 月草甸土极显著高于盐碱土; 2a 根茎芽在 6—10 月草甸土均极显著高于盐碱土; 3a 根茎芽在 6—9 月草甸土极显著高于盐碱土, 10 月两个生境间无显著差异; 4a 根茎芽在 6—10 月两个生境间均无显著差异; 5a 根茎 6、7、9 月盐碱土显著高于草甸土, 8、10 月两个生境间无显著差异; 6a 根茎芽 6、8、9 月盐碱土显著高于草甸土, 7、10 月两个生境间无显著差异。1a 根茎芽在整个生长季内陆续产生, 2a 以上根茎芽在整个生长季内陆续输出。

表 1 两个生境不同龄级根茎芽数量 *T* 检验及显著性

Table 1 Test and significance on number of different age class rhizome buds in two habitats

龄级/a Age class	指标 Indicator	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	10 月 October
1	<i>T</i>		10.659	11.425	17.524	8.493
	df		4	4	4	4
	Sig.		0.000	0.000	0.000	0.001
2	<i>T</i>	9.823	14.974	10.939	17.615	8.035
	df	4	4	4	4	4
	Sig.	0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
3	<i>T</i>	4.894	5.112	3.821	5.908	2.03
	df	4	4	4	4	4
	Sig.	0.008	0.007	0.01	0.004	0.112
4	<i>T</i>	1.455	0.994	1.109	0.044	0.205
	df	4	4	4	4	4
	Sig.	0.219	0.377	0.33	0.967	0.848
5	<i>T</i>	-3.05	-2.307	-1.195	-3.206	-1.447
	df	4	4	4	4	4
	Sig.	0.038	0.042	0.298	0.033	0.221
6	<i>T</i>	-2.528	-2.384	-2.892	-2.893	-1.719
	df	4	4	4	4	4
	Sig.	0.045	0.076	0.044	0.044	0.161

2.2 根茎芽库年龄结构的比较

芦苇种群在生长季初期的 6 月尚未产生当年的新根茎,其芽库均由 5 个龄级组成,7 月以后均由 6 个龄级组成,1a 所占比例均不断增大,2a 以上所占比例不断减小(图 1)。1—2a 根茎芽为幼年,3—4a 根茎芽为中年,5—6a 根茎芽为老年,草甸土生境 6—10 月均为增长型年龄结构,盐碱土生境 6—7 月为衰退型年龄结构,8 月为稳定型年龄结构,9—10 月为增长型年龄结构。

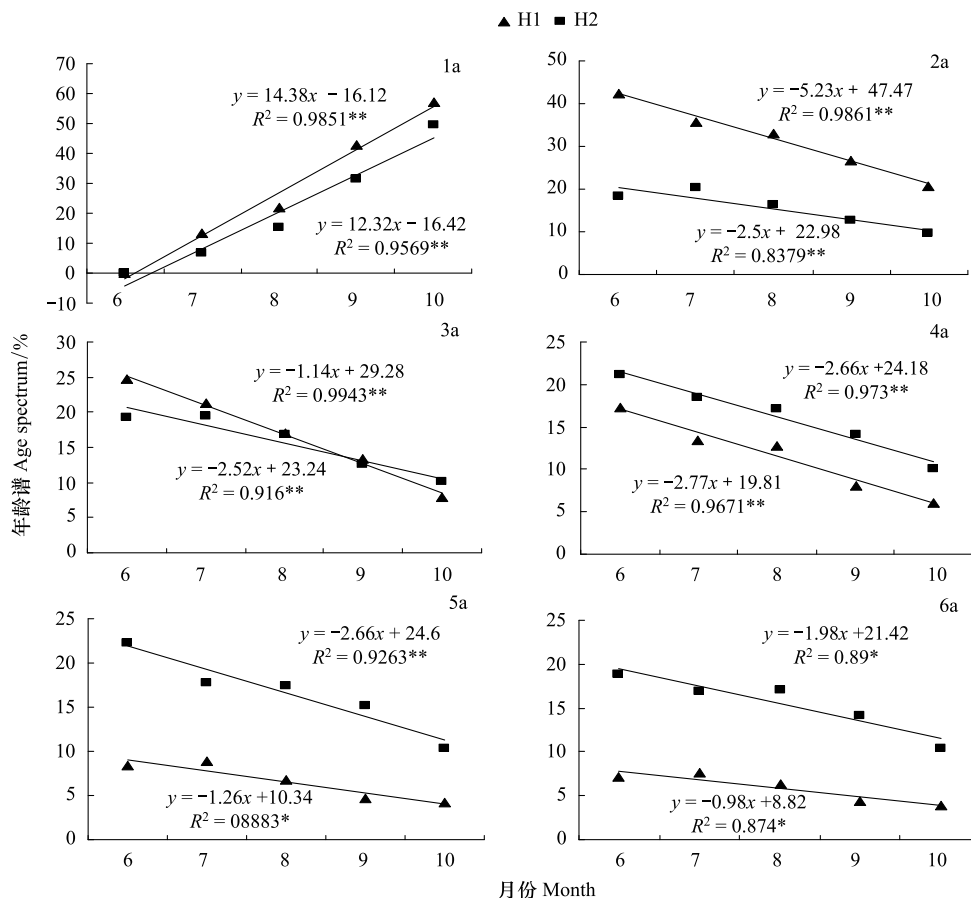


图 1 异质生境芦苇种群根茎芽库年龄谱的季节变化及拟合方程

Fig.1 Seasonal change and simulated equations of the age spectrum on rhizome bud banks of *Phragmites australis* populations in heterogeneous habitats

H1, 草甸土 meadow soil; H2, 盐碱土 saline-alkali soil; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

经回归分析,根茎芽年龄结构(y)与月份(x)之间均有显著直线相关关系 $y = a + bx$ ($P < 0.05$) (图 1),其中 1a 根茎芽年龄谱与月份之间拟合方程的 b 值为正,2a 以上根茎芽年龄谱与月份之间拟合方程的 b 值为负。

2.3 各龄级根茎芽活动状态结构

芦苇种群根茎芽按活动状态可分为休眠芽、萌发芽及死亡芽。对各龄级芽休眠率、萌发率和死亡率均值统计比较(表 2),草甸土生境中各龄级的根茎休眠芽比率普遍低于盐碱土生境;萌发芽比率普遍高于盐碱土生境;死亡芽比率普遍高于盐碱土生境($P < 0.05$)。整个生育期内,各龄级根茎的休眠芽比率呈降低的趋势,萌发芽比率呈增加的趋势,死亡芽比率无明显的变化规律,但幼龄级根茎芽明显低于老龄级根茎芽。进一步证实芦苇根茎芽命运绝大多数是与根茎共存亡的,各龄级的根茎芽均有一个累积萌发输出的过程,较老龄级根茎芽在种群更新中仍具有重要的地位和作用^[14]。

2.4 根茎芽在龄级之间的活动规律

对芦苇种群根茎休眠芽和萌发芽比率与龄级的关系进一步统计分析(表 3),5 个生育期的休眠芽比率(y_d)和萌发芽比率(y_g)与龄级(x)之间分别具有极显著的负、正线性关系($P < 0.01$)。其中参数 a 值均具有季

节性变化规律,随着生长季的进程,除6月份外,休眠芽比率的 a 值依次减小,萌发芽比率的 a 值依次增大,由此反映出在生长季后期,部分1a根茎休眠芽相继萌发出。草甸土生境中除6月份 b 值逐渐减小,盐碱土生境 b 值各月份无显著差异,相同月份休眠芽比率和萌发芽比率拟合方程的 b 值间均无显著差异,休眠芽比率的减少与萌发芽比率增加具有高度的同步性。如果以5次调查平均值的方程 b 值作为衡量各龄级根茎芽动态指标,每增加1个龄级,草甸土生境休眠芽比率减少11%,而萌发芽比率则增加11%,盐碱土生境休眠芽比率减少7%,而萌发芽比率则增加7%,草甸土生境与盐碱土生境相比更有利于芽的萌发和输出。

表2 异质生境芦苇芽种群休眠率及萌发率(平均值 $\pm$ 标准差)的季节变化

Table 2 Seasonal change of the dormancy rate and germination rate ($M \pm SD$) on bud populations of *Phragmites australis* in heterogeneous habitats

时间 Time (Month-day)	龄级 Age Class	H1			H2		
		休眠率 Rate of dormancy	萌发率 Rate of germination	死亡率 Rate of death	休眠率 Rate of dormancy	萌发率 Rate of germination	死亡率 Rate of death
06-15	1	100a/a	0e/d	0d/d	100a/a	0e/d	0b/c
	2	94.1 $\pm$ 0.7b/a	5.9 $\pm$ 0.7d/d	0d/c	96.2 $\pm$ 0.6a/a	3.5 $\pm$ 0.6d/c	0.3 $\pm$ 0b/c
	3	70.8 $\pm$ 1.3c/ab	27.9 $\pm$ 1.3c/bc	1.3 $\pm$ 0.2c/c	82.1 $\pm$ 2.7c/a	16.3 $\pm$ 2.3c/b	1.6 $\pm$ 0.4a/a
	4	69.5 $\pm$ 3.8c/a	27.0 $\pm$ 3.1c/c	3.5 $\pm$ 0.8a/a	80.8 $\pm$ 2.0c/a	18.8 $\pm$ 1.9c/c	0.4 $\pm$ 0.2b/b
	5	57.5 $\pm$ 2.4d/a	40.4 $\pm$ 1.8b/a	2.1 $\pm$ 0.7bc/b	73.4 $\pm$ 0.7d/a	25.2 $\pm$ 0.9b/b	1.3 $\pm$ 0.2a/ab
	6	42.8 $\pm$ 2.4e/a	54.2 $\pm$ 3.2a/c	3.0 $\pm$ 0.8ab/ab	69.2 $\pm$ 1.3e/a	29.4 $\pm$ 1.8a/c	1.4 $\pm$ 0.6a/ab
07-15	1	99.4 $\pm$ 0.1a/a	0.6 $\pm$ 0.1f/d	0c/d	99.1 $\pm$ 0.1a/a	0.9 $\pm$ 0.1e/d	0c/c
	2	89.0 $\pm$ 0.7b/b	10.1 $\pm$ 0.5e/c	0.9 $\pm$ 0.2bc/b	95.5 $\pm$ 0.8b/a	4.5 $\pm$ 0.8d/c	0c/c
	3	76.1 $\pm$ 1.9c/a	21.9 $\pm$ 1.8d/c	2.0 $\pm$ 0.4a/b	81.8 $\pm$ 2.3c/a	16.7 $\pm$ 1.9c/b	1.5 $\pm$ 0.4a/a
	4	67.0 $\pm$ 2.0d/ab	32.1 $\pm$ 1.8c/bc	0.9 $\pm$ 0.2bc/c	73.7 $\pm$ 1.1d/b	25.0 $\pm$ 0.8b/b	1.3 $\pm$ 0.4ab/a
	5	57.7 $\pm$ 3.0e/a	40.9 $\pm$ 3.6b/a	1.4 $\pm$ 0.6ab/b	70.1 $\pm$ 0.6e/a	28.9 $\pm$ 0.5b/b	1.0 $\pm$ 0.2b/bc
	6	25.8 $\pm$ 1.1f/d	72.0 $\pm$ 2.0a/a	2.2 $\pm$ 1.1a/b	61.7 $\pm$ 1.7f/ab	37.9 $\pm$ 1.6a/bc	0.4 $\pm$ 0.1c/c
08-12	1	91.8 $\pm$ 0.7a/b	7.3 $\pm$ 0.4d/c	0.9 $\pm$ 0.3c/c	93.5 $\pm$ 1.4a/b	6.5 $\pm$ 1.4d/c	0c/c
	2	89.2 $\pm$ 0.5a/b	9.8 $\pm$ 0.5d/c	1.0 $\pm$ 0.1c/b	82.7 $\pm$ 2.2b/b	16.5 $\pm$ 1.9c/b	0.8 $\pm$ 0.2b/b
	3	64.9 $\pm$ 5.9b/bc	34.2 $\pm$ 6.0c/ab	0.9 $\pm$ 0.1c/c	80.2 $\pm$ 4.5b/ab	18.2 $\pm$ 3.8c/b	1.6 $\pm$ 0.7a/a
	4	55.3 $\pm$ 0.3c/c	42.5 $\pm$ 0.3b/a	2.2 $\pm$ 0.2b/b	75.3 $\pm$ 1.8c/b	23.6 $\pm$ 1.8b/b	1.1 $\pm$ 0.2ab/a
	5	49.5 $\pm$ 1.5d/b	46.3 $\pm$ 1.6b/a	4.2 $\pm$ 0.1a/a	63.7 $\pm$ 3.5d/b	35.5 $\pm$ 3.4a/a	0.8 $\pm$ 0.2b/c
	6	36.1 $\pm$ 3.1e/b	62.0 $\pm$ 3.0a/b	1.9 $\pm$ 0.2b/b	61.2 $\pm$ 7.0d/ab	37.3 $\pm$ 7.0a/bc	1.5 $\pm$ 0.1a/ab
09-18	1	82.3 $\pm$ 0.4a/c	15.1 $\pm$ 0.3d/b	2.6 $\pm$ 0.4c/a	90.1 $\pm$ 1.2a/c	9.3 $\pm$ 1.3d/b	0.6 $\pm$ 0c/b
	2	78.1 $\pm$ 1.0a/c	19.1 $\pm$ 0.6d/b	2.8 $\pm$ 0.6bc/a	80.4 $\pm$ 1.9b/b	19.6 $\pm$ 1.9c/b	0d/c
	3	66.2 $\pm$ 2.5b/bc	31.1 $\pm$ 2.3c/ab	2.7 $\pm$ 0.6bc/a	79.0 $\pm$ 1.9b/ab	20.0 $\pm$ 1.8c/ab	1.0 $\pm$ 0.1b/ab
	4	60.6 $\pm$ 5.9b/bc	35.3 $\pm$ 5.6c/b	4.1 $\pm$ 0.3a/a	72.2 $\pm$ 0.7c/bc	26.6 $\pm$ 0.7b/b	1.2 $\pm$ 0.2b/a
	5	50.7 $\pm$ 5.7c/b	45.1 $\pm$ 5.0b/a	4.2 $\pm$ 0.7a/a	60.5 $\pm$ 2.6d/bc	37.6 $\pm$ 2.7a/a	1.9 $\pm$ 0.3a/a
	6	31.3 $\pm$ 3.1d/e	65.0 $\pm$ 5.9a/b	3.7 $\pm$ 0.8ab/a	57.5 $\pm$ 3.7d/bc	41.3 $\pm$ 4.0a/ab	1.2 $\pm$ 0.4b/b
10-20	1	79.2 $\pm$ 0.9a/d	19.1 $\pm$ 0.7d/a	1.7 $\pm$ 0.4a/b	85.7 $\pm$ 1.1a/d	13.5 $\pm$ 0.9e/a	0.8 $\pm$ 0.2c/a
	2	75.3 $\pm$ 1.1a/d	24.2 $\pm$ 1.0d/a	0.5 $\pm$ 0.1b/bc	72.1 $\pm$ 2.5b/c	26.8 $\pm$ 2.4d/a	1.1 $\pm$ 0.2bc/a
	3	63.1 $\pm$ 4.3b/c	35.8 $\pm$ 4.1c/a	1.1 $\pm$ 0.3a/c	74.4 $\pm$ 5.4b/b	25.1 $\pm$ 5.3d/a	0.5 $\pm$ 0.1c/b
	4	52.9 $\pm$ 5.5c/c	43.7 $\pm$ 5.6b/a	3.4 $\pm$ 0a/a	68.4 $\pm$ 3.5c/c	30.5 $\pm$ 3.2c/a	1.1 $\pm$ 0.5bc/a
	5	50.7 $\pm$ 2.9c/b	47.1 $\pm$ 3.7b/a	2.2 $\pm$ 1.1a/b	59.1 $\pm$ 2.8d/c	39.3 $\pm$ 2.4b/a	1.6 $\pm$ 0.4ab/a
	6	36.8 $\pm$ 2.1d/b	61.7 $\pm$ 1.4a/b	1.5 $\pm$ 0.7b/b	48.9 $\pm$ 7.2e/c	49.1 $\pm$ 7.1a/a	2.0 $\pm$ 0.3a/a
平均 Mean	1	90.5 $\pm$ 9.6a//b	8.4 $\pm$ 8.6f//a	1.1 $\pm$ 1.1b//a	93.7 $\pm$ 6.0a//a	6.0 $\pm$ 5.7f//b	0.3 $\pm$ 0.4b//b
	2	85.2 $\pm$ 8.0b//a	13.8 $\pm$ 7.6e//b	1.0 $\pm$ 1.1b//a	85.4 $\pm$ 9.8b//a	14.2 $\pm$ 9.9e//a	0.4 $\pm$ 0.5b//b
	3	68.2 $\pm$ 5.2c//b	30.2 $\pm$ 5.5d//a	1.6 $\pm$ 0.7b//a	79.5 $\pm$ 3.1c//a	19.3 $\pm$ 3.6d//b	1.2 $\pm$ 0.5a//b
	4	61.1 $\pm$ 7.3d//b	36.1 $\pm$ 7.0c//a	2.8 $\pm$ 1.3a//a	74.1 $\pm$ 4.5d//a	24.9 $\pm$ 4.3c//b	1.0 $\pm$ 0.3a//b
	5	53.2 $\pm$ 6.0e//b	44.0 $\pm$ 3.1b//a	2.8 $\pm$ 1.3a//a	65.4 $\pm$ 6.2e//a	33.3 $\pm$ 6.0b//b	1.3 $\pm$ 0.5a//b
	6	34.5 $\pm$ 4.4f//b	63.0 $\pm$ 6.5a//a	2.5 $\pm$ 0.9a//a	59.7 $\pm$ 7.3f//a	39.0 $\pm$ 7.1a//b	1.3 $\pm$ 0.6a//b

斜线前不同小写字母表示龄级间的差异($P<0.05$),斜线后不同小写字母表示月份间的差异($P<0.05$),双斜线后不同小写字母表示生境间的差异($P<0.05$)

表 3 异质生境芦苇休眠芽(y_d)与萌发芽(y_g)比率与龄级之间(x)的拟合方程及显著性检验

Table 3 Simulated equations and significance tests on relationship between ratios both dormancy buds(y_d) and germination buds(y_g) and age class (x) of *Phragmites australis* in heterogeneous habitats ($n=6$)

生境 Habitat	月份 Month	休眠芽比率 Rate of dormancy buds/%				萌发芽比率 Rate of germination buds/%			
		方程 Equation	P	a	b	方程 Equation	P	a	b
H1	6	$y_{d6} = 112.2 - 11.3x$	<0.01	b	b/a	$y_{g6} = -11.4 + 10.7x$	<0.01	d	b/a
	7	$y_{d7} = 116.3 - 13.5x$	<0.01	a	a/a	$y_{g7} = -16.4 + 13.1x$	<0.01	e	a/a
	8	$y_{d8} = 105.2 - 11.6x$	<0.01	c	b/a	$y_{g8} = -5.5 + 11.2x$	<0.01	c	b/a
	9	$y_{d9} = 95.8 - 9.8x$	<0.01	d	c/a	$y_{g9} = 1.9 + 9.5x$	<0.01	b	c/a
	10	$y_{d10} = 89.3 - 8.5x$	<0.01	e	d/a	$y_{g10} = 9.7 + 8.3x$	<0.01	a	d/a
	平均 Mean	$y_{dm} = 103.7 - 10.9x$	<0.01		/a	$y_{gm} = -4.3 + 10.5x$	<0.01		/a
H2	6	$y_{d6} = 106.1 - 6.4x$	<0.01	a	a/a	$y_{g6} = -5.9 + 6.1x$	<0.01	c	a/a
	7	$y_{d7} = 107.5 - 7.8x$	<0.01	a	a/a	$y_{g7} = -7.7 + 7.6x$	<0.01	c	a/a
	8	$y_{d8} = 98.5 - 6.4x$	<0.01	b	a/a	$y_{g8} = 1.3 + 6.2x$	<0.01	b	a/a
	9	$y_{d9} = 96.3 - 6.6x$	<0.01	b	a/a	$y_{g9} = 3.7 + 6.3x$	<0.01	b	a/a
	10	$y_{d10} = 90.9 - 6.5x$	<0.01	c	a/a	$y_{g10} = 8.6 + 6.3x$	<0.01	a	a/a
	平均 Mean	$y_{dm} = 99.8 - 6.7x$	<0.01		/a	$y_{gm} = -0.01 + 6.5x$	<0.01		/a

不同小写字母表示不同月份拟合方程 a、b 值间的差异,斜线后小写字母表示相同月份两种芽比率拟合方程 b 值间差异

3 讨论

植物的发育可以用构件构建的过程来解释^[19],克隆植物的芽是构件生长的独立单位,每年产生的新芽以及后来发育成子株,能够抵消母株的季节性死亡,这些芽能够分化成叶原基,在不休眠的情况下,最终会发育成完整的子株,在多年生群落中,正是靠这个过程使种群常年持续永久不衰^[20],植物芽的预先形成是多年生克隆植物的重要特征^[21]。植物种群的数量以及根茎的长度与芽的起始时间有关^[22],那么,研究芽的年龄结构对于探究种群动态意义重大。以往国内外对植物种群年龄结构的研究,在木本植物上的报道较多^[23-26],主要因为木本植物可以依据年轮作为测度年龄并受到人们普遍接受,而对于多年生草本植物依靠营养繁殖体或器官维持多年生活,其营养繁殖方式也具有多样性,营养繁殖潜力也有差异,在多年生草本植物年龄的划分方法上,国外大多按不同的生长和繁殖阶段以及鳞茎的鳞片大小来划分龄级,国内按繁殖世代数来划分龄级并开展了系列研究工作^[14,27-32],但对芦苇根茎以年为测度的年龄结构的研究报道较少^[14,16]。东北草地芦苇种群的根茎一般由 6 个龄级组成,表明芦苇种群的根茎一般可生活 6 个年度。芦苇根茎从第 4 年开始有一定数量死亡,第 5 年大量死亡,至第 6 年仅存有少量存活。在松嫩平原旱地生境的芦苇中,获得了比 6 龄级高出 3 个龄级的根茎样本,反映出在旱地生境,芦苇种群的个别根茎可存活 7—9a,乃至更长的时间^[16]。对于芦苇根茎长寿性的生物生态学机制有待进一步研究。

多数植物都具有休眠芽,作为一种生态休眠,植物的夏季休眠现象在许多多年生的地下芽植物中出现,休眠是植物进化过程中的一种适应性反应,在不利的环境条件下,植物可以通过休眠来躲避不利条件^[33]。芽的产生除了与它的休眠状态有关,还与顶端优势^[34]以及分生组织间的资源分配有关^[35]。芽的激活时间也因物种不同和栖息地的差异而不同,有关这方面的研究也有报道。如割草地、休闲地、放牧地以及水淹后对羊草根茎芽种群的年龄结构都将产生一定的影响^[36-37];如水淹后演替的芦苇群落,芦苇+羊草群落,单优芦苇群落,林缘砂质岗地芦苇群落根茎芽种群的年龄结构和年龄谱存在差异,老龄级根茎芽在种群更新中同样具有重要的地位和作用^[14]。研究表明,芦苇种群芽库 7 月以后均由 6 个龄级组成,1a 所占比例均不断增大,2 龄级以上所占比例不断减小,草甸土生境 6—10 月均为增长型年龄结构,而盐碱土生境,6—7 月为衰退型年龄结构,8 月为稳定型年龄结构,9—10 月为增长型年龄结构。根茎芽数量 1—4a 普遍以草甸土生境高于盐碱土生境,5—6a 普遍以盐碱土生境高于草甸土生境,各龄级根茎芽数量与月份之间均符合 $y = a + bx$ 直线关系 ($P < 0.05$)。

芦苇根茎芽种群的年龄结构及年龄谱在整个生育期内表现出一定的动态,5个生育期的休眠芽比率(y_d)和萌发芽比率(y_g)与龄级(x)之间分别具有极显著的负、正线性关系($P < 0.01$)。随着生长季的进程,除6月外,休眠芽比率的 a 值依次减小,萌发芽比率的 a 值依次增大。草甸土生境除6月外 b 值逐渐减小,盐碱土生境各月份 b 值无显著差异,相同月份休眠芽比率的减少与萌发芽比率增加具有高度的同步性。如果以5次调查平均值的方程 b 值作为衡量各龄级根茎芽动态指标,每增加1个龄级,草甸土生境休眠芽比率减少11%,而萌发芽比率则增加11%,盐碱土生境休眠芽比率减少7%,而萌发芽比率增加则7%,草甸土生境与盐碱土生境相比更有利于芽的萌发和输出。芦苇通过根茎形成芽而进行的繁殖过程是其生活史策略问题,其过程是受遗传因素决定的,但由于生境异质性导致其繁殖策略发生的改变,无论芽库和年龄结构等数量上的差异无不蕴涵着种群对环境适应调节等重要信息。对于芦苇根茎芽生长的方向性及驱动力,以及根茎芽萌发对养分的消耗状况有待于进一步研究。

在漫长的进化过程中,不同植物为了适应环境的变化形成了多种多样的生活史策略^[38],典型无性系植物在适宜的环境中可以依靠芽持续更新,而芽库和芽流在异质生境中的变化,是深入认识其营养繁殖特性的基础,芽库的研究许多问题还有待解决,如在湿地生态系统,面对复杂的水文情势,植物如何通过调控芽库的输入与输出进而发展种群;在周期性淹水条件下,植物芽库将呈现出何种规律性变化等^[6]。另外,植物在不同生境下对有性繁殖和无性繁殖投资的权衡以及芽库与地上现实种群的关系如何?芽库动态与地上植被格局、芽库与地上植被的多样性?芽库中芽的输入、输出的内在和外在因素有哪些?本项研究必将对全面理解芽库的生态学意义和芽库的进一步研究提供新的思路。

致谢:感谢周婵博士、丁雪梅博士在写作和修改过程中给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Eckert C G, Dorken M E, Mitchell S A. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, 1999, 53(4): 1079-1092.
- [2] 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.
- [3] Benson E J, Hartnett D C, Mann K H. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. *American Journal of Botany*, 2004, 91(3): 416-421.
- [4] Hartnett D C, Setshogo M P, Dalgleish H J. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 2006, 44(2): 256-263.
- [5] Dalgleish H J, Hartnett D C. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 81-89.
- [6] 邓正苗, 陈心胜, 谢永宏. 植物芽库的研究进展. *生态学杂志*, 2010, 29(9): 1812-1819.
- [7] Klimesova J, Klimes L. Bud banks and their role in vegetative regeneration-A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2007, 8(3): 115-129.
- [8] 李安定, 彭熙, 张建利. 喀斯特山区森林火灾后火烧迹地植物更新库研究. *贵州科学*, 2014, 32(1): 40-46.
- [9] 王俊杰, 王明涛, 王勇, 吕世杰, 侯永霞, 朝克图. 黄花苜蓿地下芽库构成及其数量特征研究. *中国草地学报*, 2012, 34(5): 53-57.
- [10] 杜华栋, 焦菊英, 寇萌, 王宁. 黄土丘陵沟壑区土壤侵蚀环境下芽库的季节动态及垂直分布. *应用生态学报*, 2013, 24(5): 1269-1276.
- [11] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 放牧干扰对根茎草无性系种群年龄结构的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 71-75.
- [12] 孟令宇, 李海燕, 杨允菲. 退化羊草群落恢复演替系列种群构件年龄结构特征. *草业科学*, 2011, 28(5): 807-812.
- [13] 陈默君, 贾慎修. *中国饲用植物*. 北京: 中国农业出版社, 2002: 253-255.
- [14] 杨允菲, 郎惠卿. 不同生态条件下芦苇无性系种群调节分析. *草业学报*, 1998, 7(2): 1-9.
- [15] 杨允菲, 李建东. 松嫩平原不同生境芦苇种群分株的生物量分配与生长分析. *应用生态学报*, 2003, 14(1): 30-34.
- [16] 杨允菲, 魏春雁, 张宝田, 刘宝. 松嫩平原碱化草甸旱地生境芦苇种群的芽流和芽库动态. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 854-858.
- [17] 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.
- [18] 梁士楚, 李久林, 程仕泽. 贵州青岩油杉种群年龄结构和动态的研究. *应用生态学报*, 2002, 13(1): 21-26.

- [19] Arizaga S, Ezcurra E. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany*, 2002, 89(4): 632-641.
- [20] Hendrickson J R, Briske D D. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, 1997, 110(4): 584-591.
- [21] Meloche C G, Diggle P K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (rosaceae). *American Journal of Botany*, 2001, 88(6): 980-991.
- [22] Carlsson B A, Callaghan T V. Programmed tiller differentiation, intracolonial density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii*. *Oikos*, 1990, 58(2): 219-230.
- [23] Antos J A, Parish R, Conley K. Age structure and growth of the tree-seedling bank in subalpine spruce-fir forests of south-central British Columbia. *The American Midland Naturalist*, 2000, 143(2): 342-354.
- [24] Paynter Q, Downey P O, Sheppard A W. Age structure and growth of the woody legume weed *Cytisus scoparius* in native and exotic habitats: implications for control. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 470-480.
- [25] Antos J A, Parish R. Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32(11): 1935-1946.
- [26] Moiseev P A. Effect of climatic changes on radial increment and age structure formation in high-mountain larch forests of the Kuznetsk Ala Tau. *Russian Journal of Ecology*, 2002, 33(1): 7-13.
- [27] Yang Y F, Liu G C, Zhang B T. An analysis of age structure and the strategy for asexual propagation of *Aneurolepidium chinense* population. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(2): 147-153.
- [28] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. Comparative study on characters of two diver-gence types of the clonal population *Leymus chinensis* in the Songnen Plain of China. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(11): 1058-1064.
- [29] 杨允菲, 李建东. 不同利用方式对羊草繁殖特性的影响及其草地更新的分析. *中国草地*, 1994, (5): 34-37.
- [30] Yang Y F, Zhang B T. An analysis of seasonal variation of vegetative propagation and the relationships between biomass and population density of *Aneurolepidium chinense* in Songnen Plain of China. *Acta Botanica Sinica*, 1992, 34(6): 443-449.
- [31] 杨允菲, 张洪军, 张宝田. 松嫩平原野草无性系种群的营养繁殖特征. *草业学报*, 1998, 7(1): 1-5.
- [32] 王昱生. 羊草种群无性系种群动态的初步研究. *生态学报*, 1993, 13(4): 291-299.
- [33] Lang G A, Early J D, Martin G C. Endo-, para-, and eco-dormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Horticultural Science*, 22: 371-377.
- [34] Horvath D P, Anderson J V, Chao W S, Foley M E. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends Plant Science*, 2003, 8(11): 534-540.
- [35] Tomlinson K W, O'Connor T G. Control of tiller recruitment in bunchgrasses: uniting physiology and ecology. *Functional Ecology*, 2004, 18(4): 489-496.
- [36] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草无性系种群分蘖植株年龄结构的比较研究. *生态学报*, 1998, 18(3): 302-308.
- [37] 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原水淹恢复演替过程中羊草无性系种群构件的年龄结构. *生态学报*, 2004, 24(10): 2171-2177.
- [38] Gerwing J J. Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2004, 190(1): 109-116.