

高寒草甸退化对甘肃马先蒿生长状况与花期资源分配的影响

陈哲^{1,2}, 周华坤^{1*}, 赵新全¹, 温军^{1,2}, 叶鑫^{1,2}, 杨元武³

1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3. 青海大学农牧学院草业科学系, 青海 西宁 810016

摘要: 甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)作为高寒草甸退化进程中的一种入侵毒杂草, 其生长状况和繁殖特征为草地退化状况的重要指标, 也是衡量高寒草甸演替进程的重要指示植物。通过比较重度退化和未退化高寒草甸的群落特征, 甘肃马先蒿的生长状况与花期资源分配, 结果表明: 退化的高寒草甸土壤-植被系统变化明显, 高寒草甸退化显著影响了甘肃马先蒿的生长状况和资源分配特征。在重度退化的黑土滩样地中, 甘肃马先蒿个体形态特征如株高、根长、分叉数、叶片数、花数、总生物量都显著高于未退化高寒矮嵩草草甸样地; 重度退化草甸中甘肃马先蒿花期各器官的资源投资状况, 如根系投资、茎叶投资、繁殖投资分别为 7.46%、48.76%、43.78%, 未退化样地中甘肃马先蒿的根系投资、茎叶投资、繁殖投资分别为 10.12%、54.34%、35.54%。在重度退化高寒草甸中甘肃马先蒿占据较大的生态位, 长势良好, 且将资源更多地用于繁殖投入。而未退化草甸中甘肃马先蒿优势度不大, 更多的是将资源分配到根系和茎叶等营养器官, 以期获得较多的水分、无机盐、光照等资源, 增强个体竞争力。甘肃马先蒿在不同生境下资源分配的显著差异实质反映了草地退化的影响, 亦是植物对外部环境改变的一种适应机制, 同时也是植物可塑性的重要表现形式。

关键词: 高寒草甸; 甘肃马先蒿; 群落演替; 资源分配; 繁殖策略; 生长

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2010) 12-2800-08

马先蒿属 (*Pedicularis*) 是玄参科 (*Scrophulariaceae*) 中最大的属, 主要分布于北半球, 全世界约 500 种, 多数分布于高寒地带。我国约有 340 种, 主产于西南山区和西北地区, 生于高山草甸、灌木疏林下、河沟河滩旁、砾石岩缝中。青藏高原是马先蒿属植物的主要产地, 青海省分布有 60 种及 14 变种和亚种。甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*) 在青海省各地广泛分布, 主要生长于海拔 2 700~3 700 m 的草地和林下内, 多为一年生, 少数二年生草本植物^[2]。甘肃马先蒿以其强大的种子繁殖能力和集群分布形式, 是高寒草甸的主要伴生杂草, 它也是重度退化高寒草甸的一种优势毒性杂草之一^[3]。做为高寒草甸退化后毒杂草阶段的代表性植物, 反映了草甸生态系统的退化程度和退化生态系统向顶级群落的恢复演替进程。资源分配是指植物个体把资源进行分割, 在根、茎、叶、花各器官间进行分配, 去满足生长、维持生殖的需要^[4]。不同环境下, 植物生长和资源分配的特征反映了环境变化对其的影响。高寒草甸的退化伴随着植物所处生境的变化和资源供给的响应^[5]。目前, 对于高寒草甸退化对典型植物的影响, 报道较少^[6]。本研究比较了花期甘肃马先蒿在重度退化草地和未退

化草地的生长状况和各器官花期的资源分配情况, 以期探讨高寒草甸退化对其内在影响机制, 试图解释高寒草甸退化过程中杂草入侵并泛滥的过程, 以期高寒草甸退化机理的研究与生态恢复提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 试验样地

本项研究选在国家十五攻关课题“江河源区退化草地治理技术与示范”所在的示范研究样区: 青海省果洛藏族自治州玛沁县大武乡格多牧委会进行。地理位置为 34°17'—34°25' N, 100°26'—100°43' E, 海拔 4 120 m。该地区气候具有典型的高原大陆性气候特点, 属高寒半湿润性气候, 无四季之分, 仅有冷暖季之别, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊, 太阳辐射强烈, 日照充足, 历年日照平均值在 2 500 h 以上, 年总辐射量在 623.8~629.9 KJ.cm⁻²。冷季持续时间长达 7~8 个月, 且风大雪多; 暖季湿润, 长 4~5 个月。平均气温在 0 °C 以下, 全年无绝对无霜期。年降水量为 420~560 mm 之间, 多集中在 5—10 月份。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土, 土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。矮嵩草草甸

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 课题 (2009CB421102); 中科院知识创新工程重要方向项目课题 (KSCX2-YW-Z-1020-02); 国家自然科学基金项目 (41030105; 30700563); 国家科技支撑课题第一专题 (2009BAC61B02-01); 青海省国际合作项目 (2009-J-807)

作者简介: 陈哲 (1987 年生), 男, 硕士研究生, 主要从事高寒草地生态学研究。E-mail: chenzhe10@mails.gucas.ac.cn

*通讯作者: 周华坤, 副研究员, 博士, 主要从事高寒草地恢复生态学研究。E-mail: qzhkhk@yahoo.com.cn

收稿日期: 2010-11-29

为该地区主要的冬春草场。建群种为矮嵩草 (*Kobresia humilis*), 主要的伴生种有: 小嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、二柱头 蔗草 (*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa spp*)、异针茅 (*Stipa aliena*)、短穗兔耳草 (*Lagotis brachystachya*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、兰石草 (*Lancea tibetica*)、美丽凤毛菊 (*Saussurea superba*)、三裂叶碱毛茛 (*Halerpestes tricuspis*) 等主要牧草^[7]。

1.2 研究方法

为了便于探讨高寒草甸退化过程中典型入侵杂草的个体特征与营养和繁殖器官投资的相互关系, 选择花期的甘肃马先蒿进行资源分配研究。样地选取未退化和重度退化两种嵩草草甸, 两类草地的植被生长状况、土壤条件差别显著, 在三江源区退化高寒草甸中具有代表性。按照周华坤等^[3]和潘多峰^[33]的研究和定义, 重度退化草地是当地过渡放牧和鼠害形成的当地典型“黑土型”退化草地, 植被以一二年生毒杂草为主, 禾本科、莎草科植物消失殆尽, 土壤风蚀、水蚀极其严重, 土壤坚实度和湿度下降, 土壤养分衰减明显, 有机质含量下降明显, 草场基本失去利用价值。未退化样地是典型的嵩草草甸, 以短根茎莎草科植物为绝对优势种, 如小嵩草、矮嵩草等, 伴有丛生禾草及少量杂类草物种分布均匀, 总盖度达80%以上, 基本无秃斑地, 优良牧草生物量比例在80%以上, 群落稳定性高, 土壤坚实度、湿度高, 土壤养分充足, 有机质含量高, 基本无鼠害。采取野外取样的方法, 2010年8月中旬在两样地中各随机挖取包括根系在内的40株完整甘肃马先蒿植株, 现场对其分组编号, 用卷尺测量各株株高、根长、花柱高度并记录, 信封装好后带回实验室。在实验室详细记录各株分支数、花分叉数、花数和叶片数。清洗后将各株根、茎、叶和花等器官分离, 各部分用纸包好并在60 °C的烘箱中放置48 h, 最后用0.1 mg电子天平称量各器官干质量。植物群落和土壤环境特征值应用周华坤等^[5,8]2010年8月以前在该示范样区长期积累的研究监测数据, 群落特征采取野外调查方法获得, 土壤指标通过室内常规试验所得。

1.3 数据分析

使用Microsoft Excel对各项测量数据进行描述性统计分析, 采用成组数据 t 检验的方法对两样地的甘肃马先蒿各性状指标进行差异性检验。建立各器官生物量与个体总生物量的线性回归关系。在本研究中, 以生物体各器官的生物量干质量代替各个部分所具有的热值大小, 来估计在单个生物体中资源的分配比例情况, 相对投资按器官生物量与总生物

量的比值计算, 其中: 根系投资=根系生物量/总生物量; 茎叶投资=茎叶生物量/总生物量; 繁殖投资=生殖器官生物量/总生物量^[9]。

2 结果与分析

2.1 重度退化和未退化高寒草甸土壤植被特征

未退化高寒草甸是以矮嵩草、致细柄茅和垂穗披碱草等优良牧草为优势种的高寒植被, 而重度退化高寒草甸则以细叶亚菊、白苞筋骨草、甘肃马先蒿、萼果香薷和鹅绒委陵菜等毒杂草为优势种的高寒植被类型。周华坤等^[5]调查了样地的土壤和植被状况, 表明: 未退化高寒草甸的物种总数、物种丰富度、物种多样性指数和均匀度指数都高于重度退化高寒草甸, 其中物种丰富度和物种多样性指数显著大于重度退化高寒草甸。未退化高寒草甸的盖度、地上生物量和草场质量指数明显大于重度退化高寒草甸, 其中高度之间的差异不显著。未退化高寒草甸的土壤容重小于重度退化高寒草甸而土壤湿度大于重度退化高寒草甸(表 1), 这与未退化高寒草甸植被层植物密集, 地下根系量大等原因有关。未退化高寒草甸的土壤养分指标参数(如有机质、速效 N、速效 P、速效 K 等)都大于重度退化高寒草甸, 说明从未退化高寒草甸到重度退化高寒草甸, 随着植被的退化, 土壤也日趋贫瘠。

总体来看, 重度退化嵩草草甸的原生莎草消失

表 1 未退化和重度退化高寒草甸的植物群落-土壤环境(0~20 cm)特征

项目	未退化高寒草甸	重度退化高寒草甸
物种总数	36	22
物种丰富度(以 25 cm × 25 cm 计)/种	18.50±1.76a	10.33±2.58b
物种多样性指数	2.11±0.11a	1.58±0.46b
均匀度指数	0.72±0.04a	0.68±0.18a
植株高度/cm	3.58±1.88a	3.42±0.86a
盖度/%	89.50±6.16a	46.50±25.02b
地上生物量(以 25 cm × 25 cm 计)/g	15.48±2.98a	6.47±4.17b
草场质量指数(IGQ)	2.44±0.43a	0.17±0.12b
容重/(g·cm ⁻³)	1.20	1.57
湿度/%	28.75	10.56
w(有机质)/%	8.44	6.38
w(速效氮)/(mg kg ⁻¹)	59.97	14.66
w(全氮)/%	0.41	0.34
w(速效磷)/(mg kg ⁻¹)	10.74	9.7
w(全磷)/%	0.071	0.051
w(速效钾)/(mg kg ⁻¹)	200.90	147.93
w(全钾)/%	1.86	1.84
w(全盐)/%	0.107	0.068

*表中数据为平均值±标准差。各列数据右上角如有相同字母, 则差异不显著($p>0.05$)

殆尽,生长季杂类草呈斑块状分布,在冬春季的放牧活动中,残留枯草因牲畜践踏、风吹而发生风蚀,呈现裸露黑土景观。生长季节草皮稀疏且多为入侵杂草,土壤含水量低、矿质养分缺乏,群落结构简单、物种多样性低、生产力差。相反,未退化草甸,草皮长势良好,土壤肥水条件优越,物种丰富,杂草难以入侵,系统稳定性高^[5]。

2.2 甘肃马先蒿生长状况与个体形态特征

从植物个体的外部性状指标分析可知,重度退化草甸上的甘肃马先蒿表现的“根深叶茂”,长势明显优于未退化草甸内的甘肃马先蒿(表2)。两样地的甘肃马先蒿株高间差异显著,其中重度退化草地中的个体要高于未退化草地。茎分支数、花序分支数、根冠比在两样地中无显著差异,其余指标,如花长度、根长、花数、叶片数、根干重、茎干重、花干重、总生物量之间均呈极显著差异。除花序分支数和根冠比之外,其余指标都是重度退化草地中的甘肃马先蒿要明显高于未退化草地,这种显著的差异也表明高寒草地退化导致的不同水分、土壤养分、光照等环境因素对甘肃马先蒿的形态建成具有强烈的塑造作用,也从侧面反映出马先蒿自身的调节适应机制决定它在不同环境下仍能正常生长繁衍。尽管花序分支数和根冠比表现为重度退化样地高于未退化样地,但二者统计学上差异不显著,所以草地退化对这两个指标影响有限。两样地中的甘肃马先蒿根冠比均小于0.2,也就是说甘肃马先蒿地上生物量是地下生物量的五倍以上,可见甘肃马先蒿对地上部光和器官的投入要远远大于地下根系的资源投资。从甘肃马先蒿作为一种高寒草地草甸

表2 未退化和重度退化高寒草甸内甘肃马先蒿的个体形态特征
Table 2 The individual morphological characteristics of *Pedicularis kansuensis* in non-degraded and heavily degraded meadows

项目	重度退化样地	未退化样地	显著性 (成组样本 <i>t</i> 检验)
株高/cm	7.51±1.39	6.64±1.78	*
花长度/cm	2.04±0.07	1.14±0.12	***
根长/cm	6.42±1.65	4.23±3.85	**
茎分支数	4.68±2.59	3.90±3.25	n s
花序分支数	2.58±1.72	3.40±3.04	n s
花数	59.15±45.50	35.28±27.09	**
叶片数	75.23±45.79	49.69±36.65	**
根干质量/g	0.05±0.03	0.02±0.01	***
地上部(茎叶)干质量/g	0.37±0.32	0.15±0.11	***
根冠比	0.16±0.05	0.20±0.12	n s
花干质量/g	0.32±0.26	0.10±0.08	***
总生物量(以干质量计)/g	0.73±0.60	0.27±0.20	***

表中数据为平均值±标准差。“n s”代表差异不显著($p>0.05$),“*”代表差异显著($0.01<p<0.05$),“**”代表差异极显著($0.001<p<0.01$),“***”代表差异极其显著($p<0.001$)

入侵毒杂草这一角度考虑,表2也表明了甘肃马先蒿的生长状况反映着高寒草甸的退化程度,即甘肃马先蒿长势越好,其生物量越大表明此草地生态系统退化的程度也愈大。周华坤等的研究^[7]也表明这一点,高寒草甸内的甘肃马先蒿、鹅绒委陵菜等杂类草的种群数量特征变化明显,随着演替时间的推移,在中度退化草甸群落中开始局部入侵,在重度退化草甸群落中大面积入侵,其入侵速度、入侵面积达到高峰期。

2.3 甘肃马先蒿个体花期资源分配状况

个体是生物种群完成生活史的单位,具有独立的资源吸收和利用系统。生物个体内各器官之间资源配置为权衡关系,根系吸收来的养分和水分分配到干、茎、叶和生殖器官;资源总量一定时,一方利用多了,另一方就利用的少了,这种资源配置受到立地条件的调节^[10]。

从图1知,生长于重度退化高寒草甸内的甘肃马先蒿将7.46%、48.76%和43.78%的资源分别投入到根系、茎叶和花中;未退化草甸内的甘肃马先蒿在这三部分的投入比例分别为10.12%、54.34%、35.54%。同一样地内甘肃马先蒿各器官的投入比例大小为茎叶投资>繁殖投资>根系投资。两样地之间比较,根系和茎叶投资比例都是未退化高寒草甸高于重度退化高寒草甸样地,而生殖投资则恰好相反。特别是繁殖投资占甘肃马先蒿总生物量的比例很高,且这种趋势在重度退化高寒草甸中表现的更

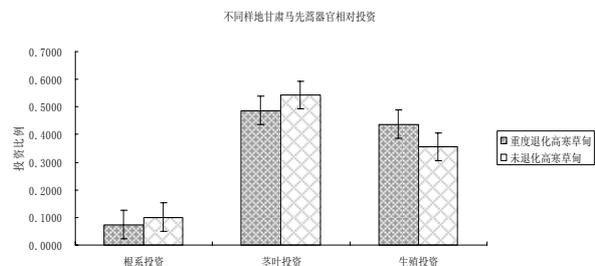


图1 未退化和重度退化高寒草甸内甘肃马先蒿各器官相对投资比例对照

Fig.1 The difference of *Pedicularis kansuensis* relative-investment ratio between non-degraded and heavily degraded alpine meadow

加明显,几乎与光合器官所占比例相同。

两样地中甘肃马先蒿各器官绝对生物量与植株的总生物量均呈极显著正相关(表3,图2),但这种相关关系在组间和组内又有所差别。组内比较知,地上部和繁殖器官与总生物量的回归系数大约在0.4~0.6范围内,而地下部分与总生物量的回归系数仅为0.04~0.05,差别达十倍之多(图2)。如果把总生物量作为个体大小的一个生物指标,图2说明根系、茎叶、花的绝对投资是具有个体大小依赖

表 3 未退化和重度退化高寒草甸甘肃马先蒿总生物量与各器官生物量相关关系

Table 3 The relationship between *Pedicularis kansuensis*'s organ biomass and total biomass in non-degraded and heavily degraded alpine meadow

样地	x/g	y/g	相关系数(R)	显著性
重度退化	总生物量	地上部分生物量	0.9 915	***
		地下部分生物量	0.9 085	***
		繁殖器官生物量	0.9 846	***
未退化	总生物量	地上部分生物量	0.9 832	***
		地下部分生物量	0.6 256	***
		繁殖器官生物量	0.9 610	***

“***”代表相关性极其显著($p < 0.001$)

性的，随着个体增大营养器官和繁殖器官都增大。尽管甘肃马先蒿根系生物量与总生物量呈正相关，但根系器官生物量的个体大小依赖性不如茎叶和繁殖器官的个体大小依赖性显著，即在资源分配的过程中根系在其中所占权重很小，而随植物个体的增大甘肃马先蒿趋向于将更多营养分配到光合器官和繁殖器官中。组间比较知，重度退化高寒草甸甘肃马先蒿的地下部分和繁殖器官与总生物量的回归系数要比未退化高寒草甸高，地上部的情况则相反，说明，与未退化高寒草甸相比，退化草甸中甘肃马先蒿将营养输送到根系和繁殖器官的趋势要大于向光合器官的分配。

3 讨论

环境强烈影响着植物形态建成和繁殖策略，植物也总是尽可能地保持与周围环境相适应。植物在其生长发育的各个阶段的生长行为及生活史策略皆与植物的形态可塑性有很大关系，可在一定程度上决定植物物种在生境中的分布格局及种群行为。物种的适应性是物种在进化过程中累积起来的，在形态上有很明显的表现，植物采取不同的形态生长策略就是为了使物种在某些阶段达到最大的适合度^[11]。

3.1 甘肃马先蒿各器官间资源分配权衡关系

在青藏高原高寒草甸环境中，植物把有限的资源通过自身的生理整合，有规律的分配到花果、茎叶和根系中，去优化各器官的功能，实现自身适合度的最大化，在个体自身资源进行生理整合的过程中，个体大小起到了关键作用，这涉及到各器官大小、结构和功能间的相互依赖、相互协调的关系。两样地中甘肃马先蒿茎叶生物量是根系生物量的十天左右，地上部和地下部投资悬殊差异的合理性可从土壤养分、温度状况，光资源，生长季 3 方面加以理解。土壤状况直接影响到植物根系生长与活力。大量研究表明草甸土壤的养分位于表层 0~40 cm 土壤中，且草甸土中的有机质、氮、磷、钾等

营养元素充足^[13]，并且从试验地的气候条件来看其年降水量为 420~560 mm，多集中在 5—10 月，因此降水的季节性分布保证了高寒草甸植物在其生长季节中拥有充足水分。所以土壤养分和水分条件都不是甘肃马先蒿地下部分生长的限制因素。因此从投资的权衡关系出发，地下部分投资低于地上部分，维持低的根冠比是马先蒿适应该生境的一种良策。这一特征与干旱、沙漠地区的植物明显不同。再从土壤温度分析，大量植物生理生态方面的研究表明植物根系形态、分布除与植物本身的生物学特性有关外，土壤的理化性质也是重要的影响因素。土壤水分、土层厚度、土壤容重、土壤温度对根系在土壤中的分布影响巨大。高寒草甸区气温低，深层土壤温度也低是限制植物根系生长的重要环境因子，土壤温度越低根系的生长就越缓慢，所以在高寒地区低的土壤温度决定植物根系不可能深扎入土壤，充分利用土壤表面的热量对保持根系活力意义重大。因此在土壤水分、土壤养分、土壤温度三方面共同决定下高寒草甸生态系统中甘肃马先蒿将资源分配到地下部分的比例小。茎叶是专门进行光合生产的器官，其制造的有机物质输送到根系和繁殖器官，如果合成的有机物不足以补充呼吸消耗的物质那么植物将无法维持正常生长繁殖。高寒草甸系统中植物普遍表现出个体矮化、叶片比表面积降低的特征，大部分植物个体贴近地面生长，加之极高的物种多样性，地表植被生长紧密，这样捕获光能的多少对这些个体矮小的植物来说显得尤为重要。所以甘肃马先蒿通过增加茎叶的投资，提高地上支撑部分的高度、扩大地上部的展开面积和叶片数量提高自身对光能的竞争力。除了光资源的限制外，采取高光合投资策略符合甘肃马先蒿的生活史特征。甘肃马先蒿是一年生草本植物，生长发育期间需要增加叶片的资源投入，提高氮素含量，维持叶片高的光合效率，保证在冬季来临之前累积足够的物质并完成繁殖体的成熟过程。

权衡关系的本质就是资源总量一定或者有限，用于一种功能或过程就不能用于另外一功能或过程。大多数植物的花无法进行物质生产，没有资源获取能力，只能消耗营养生长部分获取的物质和能量，甘肃马先蒿也不例外。甘肃马先蒿在重度退化草地和未退化草地中的繁殖投资分别为 43.78%、35.54%，仅次于茎叶投资，远远高于根系投资。事实上高原植物的花在数量、质量和颜色上都要优于低海拔地区的植物，这完全受制于严酷的外界环境条件，巨大的繁殖投资、鲜艳的花色共同保证植物授粉和结实成功率。针对高寒草甸的特殊自然环境和高寒地区植物物候规律，甘肃马先蒿根系投

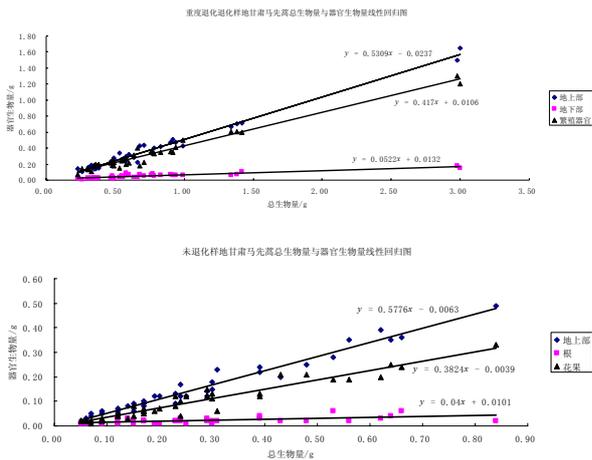


图2 未退化和重度退化高寒草甸甘肃马先蒿各器官生物量线性关系
Fig.2 The line-relationship between *Pedicularis kansuensis*'s organ biomass and total biomass in non-degraded and heavily degraded alpine meadow

资、光合器官投资和繁殖投资之间存在权衡关系,其中光合器官和繁殖器官的投资比重最大,而根系投资最少。这种资源分配策略反应了甘肃马先蒿对环境资源异质性的适应及异质环境对甘肃马先蒿形态可塑性的影响。

3.2 不同样地中甘肃马先蒿资源分配响应差异

重度退化样地甘肃马先蒿的繁殖投资高于未退化样地,而营养器官(茎叶,根)投资却低于未退化样地。根系-总生物量、繁殖器官-总生物量、茎叶-总生物量的线性关系的斜率表明在重度退化样地中甘肃马先蒿的根系和繁殖绝对投资随个体大小增加而增加的变化趋势比未退化样地变化更明显(图2),也就是说重度退化样地对甘肃马先蒿根系和繁殖器官生物量的影响比未退化显著,即在草地退化过称中甘肃马先蒿根部和花的可塑性比光合器官的可塑性更强。对于甘肃马先蒿在不同样地间的这种的投资差异可以从样地环境异质性方面解释。重度退化高寒草甸草地退化严重,环境恶化,相比于原本就苛刻的高寒环境,这种退化系统对甘肃马先蒿生长的限制更为尖锐。因此作为有性繁殖的甘肃马先蒿必须保证足够多的种子作为下一代的繁殖体,凭借这种以数取胜,形成稳定的种子库且依靠存活概率的方法才能维持种群的延续性。作为入侵种,必须尽快在受限环境中迅速占据一定的生态位,这也正是为什么甘肃马先蒿采取R型生殖对策的原因所在。埋藏在土壤中的种子更能逃避干扰、疾病和捕食的损害^[14]。在三江源高寒地区退化草地自身保水保肥能力有限,且植被经常遭受不可预测的损害,包括干旱、寒害、牲畜践踏、啃食等。因此在植被分布格局中出现光裸斑块和植被稀疏斑块,而这些斑块又在一个特定的季节再由植被覆

盖,R对策赋予植物一年的在一个特定季节迅速侵占植被空隙的能力^[15]。所以在退化草地生态系统中甘肃马先蒿要延续和扩大种群必须将更多的碳、氮资源分配到繁殖器官,以此保证种子的数量和质量。相反,未退化高寒草甸系统稳定,土壤肥水充沛,草皮层致密,目前很多研究表明草甸生态系统具有极高的物种丰富度^[16-19],在整个生长季内高寒草甸植物群落中物种丰富度最高可达到每0.25 m²达40余种^[20]。在丰富度如此之高的草地生态系统中甘肃马先蒿必须同时加大对根系和茎叶营养器官的投资力度,这样才能在争夺地上和地下资源过程中对自身有利。但加大地上和地下营养器官的投资是以降低繁殖投资为代价的。由于稳定草地系统中留给其它物种入侵的空间十分有限,紧张的资源竞争压力也决定了甘肃马先蒿不可能大量繁殖和扩张,相反通过增加营养器官生物量从而提高自身竞争力对甘肃马先蒿来说是有利的,所以降低繁殖投资而增大根系和茎叶投资是植物权衡利弊的合理选择。

自然界中植物大量生产的物质用于生长和繁殖。为了在特定环境下生存与繁衍,植物不仅需要进行气体交换还必须对其生长和繁殖活动进行优化^[21]。对于一个退化的高寒草甸生态系统来说环境的不稳定性决定植物面对这种波动刺激应尽可能快的做出响应,这种响应必须在其生活周期这个时间尺度上具有可实现性,这对个体繁衍来说意义重大。那么可以理解为,导致环境不稳定的因子越多的地区,植物个体的可塑性也越强,这种可塑性必须在其短暂的生活周期中通过改变碳的分配情况达到最大的适应程度,光合产物和养分向某一功能分配的增加必然是以减少对其它功能的分配为代价。当系统处于稳定期时,甘肃马先蒿的环境压力主要来自种间、种内对地上地下资源的竞争,所以其对根系和地上光合器官的碳投资相对量大。而脆弱环境中甘肃马先蒿首要问题是繁殖,其繁殖投资高于稳定系统,必然依靠减少营养器官资源分配来弥补额外的繁殖成本。因此,不确定的环境因素使甘肃马先蒿营养生长和生殖生长之间的投资存在权衡关系,引起甘肃马先蒿在退化与未退化草地系统中资源分配特征上存在差异。

植物结构与功能同植物生长状况密切相关,而生长受到气候、土壤、水分、光照、海拔等环境因素和人为干扰的多重影响。目前关于植物各器官资源分配的人工控制试验很多,这些环境异质性对资源分配对策的研究利于讨论资源分配对环境资源异质性的适应性及环境对资源分配的可塑性^[22-29]。但受高寒草甸分布地区的特殊性以及高寒地区实

验条件的限制, 目前对高寒草甸特别是退化草甸中的植物生长、演替、生物与环境的相互作用机制的研究还需要加强人工单因子和多因子实验控制的研究。

植物采取不同的投资策略目的都是为了更好的适应环境, 通过最佳的资源分配格局, 以其特有的繁殖属性适应环境, 提高植物适合度的自身组织过程。其适应的对象是生存环境, 最终目标是物种的持续生存和繁衍^[30]。高寒草甸退化对甘肃马先蒿的花期资源分配格局产生了显著影响, 也反映了甘肃马先蒿对草地退化引起的环境变化的适应, 同时也是植物可塑性的一种表现形式。

3.3 甘肃马先蒿资源分配的个体大小效应

在同一开花时期, 随着甘肃马先蒿个体总生物量的增加, 各个器官的生物量呈显著线性增加, 表明根系、茎叶和花的绝对投资是个体大小依赖的。根系获取土壤养分和水分, 茎叶捕获光能合成有机物, 二者相互联系共同维持着植物体各项生理功能。个体越大其呼吸消耗的能量也越多, 因此在资源有限的环境中要补偿高呼吸速率带来的损耗植物体必须具有较强的光合能力、水分和养分获取能力。因此大个体向根系和茎叶的绝对投资较多, 提高自身资源争夺能力。花作为繁殖器官尽管不能主动获取营养但大个体的植物竞争强, 积累的有机物多, 所以花、种子等繁殖器官资源的获取相对充足, 与个体小的相比较个体大的植株表现为花柱高、花数多、花生物量大等特征。何亚平等人的研究也表明繁殖、茎叶和根系的绝对投资和相对投资均具有极为明显的个体效应^[12]。

3.4 甘肃马先蒿与高寒草甸生态系统退化的关系

由表2知重度退化草甸中的甘肃马先蒿个体生长要优于未退化草地, 表现在株高、花柱长度、根长、茎分支数、花数和叶片数都明显高于未退化样地。可见草地退化对马先蒿的形态建成具有强烈的影响。同时, 通过表1可知, 两种样地的物种多样性、总生物量、盖度、高度和土壤理化性质等存在显著差异, 说明不同的植被特征也改变着周围生境。事实上环境与生物之间存在互作关系, 草地退化影响到甘肃马先蒿种群生长状况和个体特征, 同时甘肃马先蒿种群的分布又在一定程度上改变着退化草地的生境特征。退化生态系统的演替是一个环境与生物相互作用, 螺旋式前进的过程^[31]。人为的过度持续放牧干扰造成高寒草甸的重度退化^[3], 这种退化为甘肃马先蒿的入侵打开了生物通道, 其迅速的扩张占据了草地空间, 使优质牧草生长进一步被抑制, 进而以甘肃马先蒿等杂类草作为优势种使整个系统的结构和功能发生改变。另一方面甘肃

马先蒿的种群扩张反作用于该系统, 原本裸露的斑块因为甘肃马先蒿的生长从而减少了土壤表面养分和水分的流失, 土地的理化性质得到改善, 这样就为其他物种的再次进入创造了有利条件。这种相互的作用使系统不断向稳定的顶级群落演替。尽管甘肃马先蒿作为一种毒杂草入侵草场对草场利用者来说是不愿意发生的, 但对生态系统来说是其自身从退化到稳定的一个自然修复过程。同时研究甘肃马先蒿在退化系统中的变化状况对判断系统恢复演替的进程具有重要意义。本研究仅仅比较了退化与未退化高寒草甸中甘肃马先蒿的生长状况、繁殖策略和资源投资, 并未从时间尺度考虑甘肃马先蒿在演替中扮演的角色和作用。由于植物所处环境在不同时空尺度上都是处于一种不断变化的状态中, 凡是影响群落演替速率和方向的因素都会改变生态系统的结构和功能, 修复受损或退化的生态系统都非常依赖于群落中关键植物种的功效和演替动态^[32]。因此甘肃马先蒿在高寒草甸退化演替中如何运行它的功能过程, 如何在种群和群落的水平上与其他物种共存, 如何分享和竞争资源, 在演替的时间序列上优势物种的替换控制机制等等需要进一步加强研究。

参考文献:

- [1] 王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 等. 三江源区不同建植年代人工草地群落演替与土壤养分变化[J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 737-744.
WANG Changting, LONG Ruijun, WANG Qilan, et al. Community Succession of Differently Aged Artificial Grasslands and Their Soil Nutrient Changes in Three Rivers' Source Regions in Qinghai, China[J]. Chinese Journal of Applied and Environment Biology, 2009, 15(6): 737-744.
- [2] 邱正强, 马玉寿, 施建军, 等. 甘肃马先蒿对“黑土型”退化草地垂穗披碱草人工草地的影响[J]. 草原与草坪, 2006, 5: 16-29.
QIU Zhengqiang, MA Yutao, SHI Jianjun et al. Influence of *Pedicularis kansuensis* on *Elymus nutans* artificial grassland in “Black Soil Type” degenerated alpine grassland[J]. Grassland and Turf, 2006, 5: 16-29.
- [3] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理[J]. 生态学杂志, 2003, 22(5): 51-55.
ZHOU Huakun, ZHOU Li, ZHAO Xingquan et al. Degradation process and integrated treatment of “black soil beach” grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers[J]. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(5): 51-55.
- [4] 何亚平, 费世民, 段元文, 等. 海北地区草地退化对棘豆植物资源分配的影响[J]. 四川林业科技, 2008, 29(4): 9-16.
HE Yaping, FEI Shiming, DUAN Wenyuan et al. The Influences of Meadow Degradation on the Resource Allocation of *Oxytropis* Plants in Haibei Region[J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2008, 29(4): 9-16.
- [5] 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. 草业学报, 2005, 14(3): 31-40.

- ZHOU Huakun, ZHAO Xingquan, ZHOU Li, et al. A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai: Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(3): 31-40.
- [6] 赵新全, 李英年, 曹广民, 等. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
ZHAO Xingquan, LI Yingnian, CAO Guangmin et al. Alpine meadow ecosystem and global change[M]. Bei Jing: Science Press, 2009.
- [7] 周华坤, 赵亮, 赵新全, 等. 短穗兔耳草的克隆生长特征[J]. 草业科学, 2006, 23(12): 60-64.
ZHOU Huakun, ZHAO Liang, ZHAO Xingquan et al. Characteristics of clonal growth of *Lagotis brachystachya*[J]. *Pratacultural Science*, 2006, 23(12): 60-64.
- [8] 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响[J]. 生态学报, 2006, 2: 508-520.
ZHOU Huakun, ZHAO Xingquan, ZHOU Li et al. Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserine*[J]. *Acta Ecologica Sinia*, 2006, 2: 508-520.
- [9] 钟章成. 植物种群的繁殖对策[J]. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37-42.
ZHONG Zhangcheng. Reproductive Strategies of Plant Population[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1995, 14(1): 37-42
- [10] 何亚平, 何飞, 费世民等. 从资源分配论生物竞争的存在性[J]. 四川林业科技, 2010, 31(2): 27-34.
HE Yaping, HE Fei, FEI Shiming et al. An Analysis of the Existence of Biological Competitions in View of Resource Allocation[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2010, 31(2): 27-34.
- [11] 武高林, 杜国祯. 植物形态生长对策研究进展[J]. 世界科技研究与展, 2007, 29(4): 47-51.
WU Gaolin, DU Guozhen. Advances in Plant Morphological Growth Strategy[J]. *World Sci-Tech&D*, 2007, 29(4): 47-51.
- [12] 何亚平, 段元文, 费世民, 等. 青藏高原天山报春高寒湿地种群的花期资源分配[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(2): 180-186.
HE Yaping, DUAN Wenyuan, FEI Shiming et al. Resource Allocation of *Primula nutans* Population in the Alpine Wetland of the East Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, 14(2): 180-186.
- [13] 刘育红, 李希来, 魏卫东, 等. 高寒草甸“黑土滩”对土壤养分的影响[J]. 西北农业学报, 2009, 18(3): 304-308.
LIU Yuhong, LI Xilai, WEI Weidong et al. The Influence of "Black Beachto" Soils Nutrient on Alpine Meadow[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2009, 18(3): 304-308.
- [14] Chang E R, Jeffcres R L, Carleton T J. Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh[J]. *Journal Ecol*, 2001, 89: 367-384.
- [15] 刘志明, 蒋德明, 高红璞, 等. 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 418-422.
LIU Zhiming, JIANG Deming, GAO Hongying et al. Relationships between plant reproductive strategy and disturbance[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(3): 418-422.
- [16] 赵陆强, 王刚. 甘南高寒草甸物种多样性与生产力的关系[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2009, 45(6): 82-86.
LIU Luqiang, WANG Gang. Relationship between species diversity and productivity of alpine meadows in Gannan Prefecture[J]. *Journal of Lanzhou University*, 2009, 45(6): 82-86.
- [17] 覃光莲, 杜国祯, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种多样性与生产力的关系研究[J]. 植物生态学报, 2002, 26: 57-62.
TAN Guanglian, DU Guozhen, LI Zizhen et al. Relationship between species diversity and productivity of alpine meadows plant community[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2002, 26: 57-62.
- [18] 邱波, 杜国祯. 高寒草甸植物群落物种多样性和生产力的光竞争研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 646-650.
QIU Bo, DU Guozhen. Light competition can cause a decline in diversity with increased productivity in an alpine meadow[J]. *Acta Bot. Borea1. -occident. Sin*, 2004, 24(9): 646-650.
- [19] 邱波, 任青吉, 罗燕江, 等. 高寒草甸不同生境类型植物群落的 α 及 β 多样性研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(4): 655-661.
QIU Bo, REN Qingji, LUO Yanjiang et al. Study on α diversity and β diversity of plant community of different habitats in alpine meadow[J]. *Acta Bot. Borea1. -occident. Sin*, 2004, 24(4): 655-661.
- [20] 杜国祯, 覃光, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 125-132.
DU Guozhen, TAN Guanglian, LI Zizhen et al. Relationship between species richness and productivity of alpine meadows plant community[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(1): 125-132.
- [21] CHRISTIAN K. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems[M]. 吴宁, 罗鹏, 等译. 北京: 科学出版社, 2009: 113, 172-189.
CHRISTIAN K. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems[M]. WU Ning, Luo Peng, et al translate. BeiJing: Science Press, 2009: 113, 172-189.
- [22] 牛克昌, 赵志刚, 罗燕江, 等. 施肥对高寒草甸植物群落组分种繁殖分配的影响[J]. 植物生态学报, 2006, 30(5): 817-826.
NIU Kechang, ZHAO Zhigang, LUO Yanjiang et al. Fertilization effects on species reproductive allocation in an alpine meadow plant community[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(5): 817-826.
- [23] 王云龙, 许振柱, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及其气体交换特征的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 803-809.
WANG Yunlong, XU Zhenzhu, ZHOU Guangsheng. Changes in biomass allocation and gas exchange characters of *Leymus chinensis* in response to soil water stress[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(6): 803-809.
- [24] 许振柱, 周广胜, 肖春旺, 等. CO₂浓度倍增和土壤干旱对两种幼龄沙生灌木碳分配的影响[J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 281-288.
XU Zhenzhu, ZHOU Guangsheng, XIAO Chunwang et al. Interactive effects of doubled atmosphere CO₂ concentrations and soil drought on whole plant carbon allocation in tow dominant desert shrubs[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2005, 29(2): 281-288.
- [25] 王俊峰, 冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 781-786.
WANG Junfeng, FEN Yulong. The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants[J]. *Journal of Plant Ecology*, 28(6): 781-786.
- [26] 王政权, 王军邦, 孙志虎, 等. 水曲柳苗木地下竞争与地上竞争的定量研究[J]. 生态学报, 2003, 23(8): 1512-1518.
WANG zhengquan, WANG Junbang, SUN Zhihu et al. Quantitative study of below-and above-ground competitions in *mandchurican* ash seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1512-1518.
- [27] 吴楚, 范志强, 王政权. 磷胁迫对水曲柳幼苗叶绿素合成、光合作用和生物量分配格局的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 935-940.
WU Chu, FAN Zhiqiang, WANG Zhengquan. Effect of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass

- partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(6): 935-940.
- [28] 赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落27种植物地上生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1596-1606. ZHAO Binbin, NIU Kechang, DU Guozhen. The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1596-1606.
- [29] 赵玉红, 魏学红, 沈振西, 等. 模拟增温效应对西藏苔草繁殖生态的影响[J]. 生态环境学报, 2010, 19(8): 1783-1788. ZHAO Yuhong, WEI Xuehong, SHEN Zhenxi et al. Effect of simulated warming on the reproductive ecology of *Carex thibetica* Franch[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(8): 1783-1788.
- [30] 李金花, 潘浩文, 王刚. 草地植物种群繁殖对策研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(2): 352-355. LI Jinhua, PAN Haowen, WANG Gang. Reproductive strategy of grassland plant[J]. Acta Bot. Borea. - Occident. Sin, 2004, 24(2): 352-355.
- [31] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化[J]. 植物生态学报, 2002, 26(Z): 9-19. LI Qingkang, MA Keping. Advances in plant succession ecophysiology[J]. Journal of Plant Ecology, 2002, 26(Z): 9-19.
- [32] 赵平. 退化生态系统植被恢复的生理生态学研究进展[J]. 应用生态学报, 2003, 14(11): 2031-2036. ZHAO Ping. Advances in plant ecophysiological studies on re-vegetation of degraded ecosystems[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(11): 2031-2036.
- [33] 潘多峰. 三江源区“黑土型”退化草地的类型及等级划分标准研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2007. PAN Duofeng. Study on the types and grade partition criterion of “Black Soil Type” degraded grassland in the three-river headwaters region[D]. The Master thesis of Gansu Agricultural University, 2007.

The effect of Alpine meadow degradation on *Pedicularis kansuensis*'s growth and resource allocation in blooming date

CHEN Zhe^{1,2}, ZHOU Huakun^{1*}, ZHAO Xinquan¹, WEN Jun^{1,2}, YE Xin^{1,2}, YANG Yuanwu³

1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Department of Grassland, College of agriculture and animal husbandry of Qinghai University, Xining 810016, China

Abstract: *Pedicularis kansuensis* is an invasion weed in the process of alpine meadow degradation, which growth and reproductive characters are an important index about grassland degradation. It is also the instruction plant to measure alpine meadow succession. In this study, we compared the community characteristics of heavily degraded alpine meadow with non-degraded one, analyzed *P. kansuensis*'s growth and resource allocation in blooming date. All this showed that soil - vegetation system had obvious changed in degraded alpine meadow, alpine meadow degradation significantly affects the growth and resource allocation of it. *P. kansuensis* in the “Black Soil” type degraded grassland, about individual form such as plant height, root length, branch number, leaf number, flower number, total biomass are significantly higher than those in non-degraded alpine meadow plot. The biomass investment ratio of *P. kansuensis*'s root, stem and reproductive are 7.46%, 48.76%, 43.78% in heavily degraded alpine meadow during blooming, and these indicators of the non-degraded grassland are 10.12%, 54.34%, 35.54%. *P. kansuensis* in degraded alpine meadow are growing well, occupy a larger niche in degraded alpine meadow, and will invest more resources for reproduction. But in non-degraded meadow, the dominance of *P. kansuensis* is low, and more resources are allocated to root and stem and other vegetative organs in order to obtain higher prices of water, mineral nutrition, light and other resources. They can enhance individual competitiveness after the trade-off of resource allocation. The significant difference resource allocation of *P. kansuensis* in the two types of habitats is really reflects the impact of grassland degradation. It is not only the adaptation mechanism for plants to adapt environment change, but also an important form of plant plasticity.

Key words: alpine meadow; *Pedicularis kansuensis*; community succession; resource allocation; reproduction strategy; growth