

三江源区不同建植期人工草地 甘肃马先蒿生物量分配

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

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3 云南省曲靖师范学院, 云南曲靖 655011)

摘要:以三江源区不同建植期人工草地中典型杂草甘肃马先蒿为研究对象,以建植前为对照,比较建植期为5年、10年的垂穗披碱草人工草地中马先蒿形态特征、器官生物量和资源投资状况。结果表明:(1)甘肃马先蒿在不同建植期人工草地中个体形态特征如株高、花柱高、花数目存在显著差异,而根系长、分枝数、叶片数差异不显著;不同阶段各器官生物量发生改变,根系生物量、茎叶生物量、繁殖器官生物量变化差异显著,而总生物量无显著差异。(2)综合建植前与建植后5、10年这3个时期样地中甘肃马先蒿在形态特征与资源投资状况的变化特征发现:总生物量、茎叶生物量、繁殖器官生物量、花数都呈现先下降再上升的“V”字形变化趋势,根系生物量、株高逐渐增大,而花序长度则持续下降;资源相对投资比例也随建植期的不同表现出明显的差异,地上部分和地下部分的相对投资随时间的增加而上升,繁殖投资则表现出逐年降低的趋势。(3)以总生物量为个体大小参数,在同一时期内甘肃马先蒿各器官的绝对生物量具有明显的大小依赖性,随着个体大小的增加,茎叶生物量、根系生物量和花生生物量均显著增加,但不同建植期人工草地中各器官生物量的个体大小依赖性响应程度不同,其中茎叶生物量和根系生物量的大小依赖程度随建植年限的增加而增加,而花生生物量的个体大小依赖性却随建植期的延长而减弱。

关键词:三江源区;人工草地;甘肃马先蒿;形态可塑性;资源分配;群落演替

中图分类号: Q948.15⁺4 文献标志码: A

Resource Allocation of *Pedicularis kansuensis* of Artificial Grassland with Different Planting Dates in Three Rivers' Source Regions in Qinghai, China

CHEN Zhe^{1,2}, ZHOU Huakun^{1*}, ZHAO Xinquan¹, WEN Jun^{1,2}, YE Xin^{1,2}, YU Long³

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China; 2 China Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 Qujing Normal University of Yunnan Province, Qujing, Yunnan 655011, China)

Abstract: The succession of degraded ecosystem is a process of interaction between environment and botany in different succession stages. The plants show the feature of morphological plasticity and resource investment pattern is different in the course. In this study, we took the typical weeds of *Pedicularis kansuensis* which growing in different periods of artificial grassland in the source region of three rivers as research object. The heavily degraded alpine meadow was control plot, and we compared *P. kansuensis*'s morphological characteristics, organ biomass and resource investment conditions among the degraded grassland with artif

*收稿日期: 2011-02-14; 修改稿收到日期: 2011-04-11

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)课题(2009CB421102); 中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA05070202); 中国科学院知识创新工程重要方向项目课题(KSCX2-YW-Z-1020 02); 国家自然科学基金重点项目(41030105); 国家科技支撑课题专题(2009BAC61B02 01, 2011BAC09B06 02); 青海省国际合作项目(2009 J 807)

作者简介: 陈哲(1987-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事高寒草地生态学研究. E-mail: chen zhe10@mails.gucas.ac.cn

* 通讯作者: 周华坤, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事高寒草地恢复生态学研究. E-mail: qhzhk1974@yahoo.com.cn

cial grasslands which ages were 5 and 10 years. It showed that in different periods *P. kansuensis*'s morphological characteristics such as plant height, stylar height, the number of individual flowers all have significant differences, root length, the number of bifurcate and leaf difference were not significantly different. Seen from the organ biomass that root biomass, stem and leaf biomass, reproductive organ biomass in this three sample plots had significant differences, but the total biomass difference was not significantly different. Compared with severely degraded grassland, in artificial grassland of 5 and 10 years, *P. kansuensis*'s total biomass, stem and leaf biomass, reproductive organ biomass and the number of flowers were declined at the beginning of succession and rose latterly, which changing curve like the letter "V". And the root biomass, plant height increased gradually, but stylar height decreased following with grassland planting time. The proportion of relative resources investment showed significant differences along with grassland age. The proportion of underground and above part relative investment increased with the time prolongation and the breeding investment exhibit decreased year by year. As total biomass for individual size parameter, in the same period, *P. kansuensis*'s absolute biomass has obvious individual size dependence, and individual stem and leaf biomass, root biomass and flower biomass were increased significantly with the increase of the body size. However, in different grasslands, *P. kansuensis*'s each organ biomass individual size dependence responsiveness was different, the stem and leave biomass and root biomass size dependence increased consistently with the length of sample fixed years, but the flower biomass size dependence was trend to decrease.

Key words: Source Region of Three Rivers; artificial grassland; *Pedicularis kansuensis*; morphological plasticity; resource allocation; community succession

三江源区位于青藏高原腹地, 自然环境严酷, 生态脆弱, 同时长期在气候变暖和超载放牧的双重压力下, 草地急剧退化, 形成大面积“黑土型”退化草地, 对源区生态环境造成巨大威胁, 严重影响畜牧业的发展. 从 20 世纪 80 年代以来, 三江源区草场退化尤其是次生裸地“黑土型”退化草地面积的剧增, 引起地方政府部门和科研机构的高度重视^[1]. 目前, 国内学者针对三江源区高寒草甸“黑土型”退化草地的形成与治理的研究也已全面展开^[2-7]. 针对该地区的重度退化草地一般均采用恢复重建为人工草地的方式加以治理^[7]. 但也有研究表明人工草地建成后的 3~5 年杂草入侵导致群落生产稳定性下降, 人工草地质量明显衰退^[8]. 因此黑土型退化草地的恢复治理与人工草地的持续高效利用仍面临严峻挑战.

建立人工草地的实质是在消除退化草地中原有植物, 维持原本土壤种子库不变的基础上人工播种特定草种, 使群落发生次生演替, 其生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级演变. 植物群落进展演替即指植被在裸地上的形成和建立过程, 原生演替过程也包括植被在受到内外干扰后的恢复或重建的次生演替过程^[9]. 随着演替的不断进行, 生态系统中的环境因子随之发生变化^[10], 目前大量研究表明当环境因子改变后由于植物各器官特征对资源变化的响应程度不同, 结果引起植物的组织构件状态差异. 甘肃马先蒿做为三江源区人工草地建成后入

侵的代表性毒杂草植物, 其不同阶段的生态变化特征反映着人工草地的退化程度及退化草地向自然植被演替的进程. 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^[11]. 根据器官功能的分化、器官间的协调关系, 加之环境因素的制约, 所以在投资与收益的权衡作用下植物为在不同生境中达到尽可能高的适合度, 将营养分配到不同器官的绝对投资和相对投资有所不同, 因此植物生长和资源分配的特征能在一定尺度上反映环境变化对其的影响, 反之也对立地环境状况具有指示作用.

甘肃马先蒿作为代表性入侵杂草, 影响了植物群落的稳定性和草地质量^[5]. 本研究将从演替理论出发, 以植物表型可塑性、资源投资策略为重点, 分析讨论不同龄期人工草地群落内甘肃马先蒿的生长状况与花期资源分配特征, 通过比较不同阶段人工草地下“黑土型”退化草地生态系统恢复演替中甘肃马先蒿的个体特征及变化规律, 以期高寒草甸生态系统退化草场的生态恢复重建、人工草地管理和毒杂草防除等提供科学参考依据.

1 材料和方法

1.1 样地

本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 $34^{\circ}17' \sim 34^{\circ}25' \text{N}$, $100^{\circ}26' \sim 100^{\circ}43' \text{E}$, 海拔 4 120 m。该地区气候具有典型的高原大陆性气候特点,无明显的四季之分,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。温度年较差小而日差较悬殊,太阳辐射强烈。日照充足,各地历年日照平均值在 2 500 h 以上,年总辐射量在 $623.8 \sim 629.9 \text{ kJ} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。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。矮蒿草草甸为该地区主要的冬春草场。建群种为矮蒿草 (*Kobresia humilis*),主要的伴生种有小蒿草 (*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*) 和三裂叶碱毛茛 (*Halerpestes tricuspis*) 等主要牧草^[12]。

1.2 方法

2010 年 8 月中旬在建植期为 5 和 10 年的垂穗披碱草单播人工草地和建植前草地中,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,用卷尺测量株高、根长、花柱高度,装袋,于室内详细记录各株分枝数、花分叉数、花数和叶片数。清洗后将各株根、茎、叶和花等器官分开装袋,置于 60°C 烘箱 48 h,称重。植物群落和土壤环境特征值应用周华坤等^[12-13] 2010 年 8 月以前在该示范样区长期积累的研究监测数据,群落特征经野外调查获得,土壤指标通过室内常规试验所得。

1.3 数据分析与统计检验方法

使用 Excel 软件对甘肃马先蒿个体总生物量、器官生物量、株高、花柱高、根长、分叉数、花数、叶片数做描述性统计,以及各指标与建植期的柱状图、趋势线。建立总生物量与器官生物量的绝对投资和相对投资的散点图并求得回归方程和相关系数。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^[14]。

用 SPSS 17.0 统计软件对不同建植期下甘肃马

先蒿的各性状指标进行单因素三水平的参数检验。首先用 QQ-Pots 检验数据正态性(当 $P > 0.05$ 时接受 H_0 假设,即具有正态性;当 $P < 0.05$ 时否定 H_0 假设,接受 H_a ,即不具有正态性)。再用 Levene's 检验法检验方差齐性(当 $P > 0.05$ 时接受 H_0 假设,即方差齐性;当 $P < 0.05$ 时否定 H_0 假设,接受 H_a ,即方差非齐性)。当 F 检验的结果为 $P < 0.05$ 时说明此指标在不同建植期的草地中差异显著, $P < 0.01$ 时差异极显著。多重比较采用最小显著差数法(LSD method)或 Tamhan's 检验法(方差不齐时)进行。用字母标记各指标均值的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 个体形态特征

建植前与建植期 5 和 10 年的人工草地中甘肃马先蒿的株高、花柱高、花数目 3 项形态特征经 F 检验存在极显著差异($P < 0.01$)。而根系长、分叉数、叶片数、花分叉数在不同年限的草地中无差异(表 1)。建植期 10 年的人工草地中株高为 15.76 cm,显著高于建植期 5 年的人工草地(7.85 cm)和建植前样地(7.51 cm),而后两者间无差异。说明在建立人工草地的前 5 年,甘肃马先蒿株高并未出现明显变化,但株高在建植 10 年的样地中明显增加。建植前与建植 5 年样地中花柱高度分别为 2.04 和 2.02 cm,差异不显著,但两者均显著高于建植 10 年的样地(1.76 cm),表明花柱高度在建植初期(0~5 年)的变化也不明显,但与株高变化趋势不同的是在 5~10 年这一阶段花柱高度明显降低。花数目在 0~10 年内变化特征为标准的“V”字形,建植前(59.15 个)和建植 10 年(62.08 个)中花数差异不显著,二者显著高于建植 5 年(35.55 个)。不同年限的草地中甘肃马先蒿根系长度、分叉数、叶片数和花分叉数经 F 检验差异不显著,表明人工草地建植期的长短对这 3 项特征的影响不大,三者表型可塑性低。

2.2 生物量分配

建植前与建植期为 5 和 10 年的人工草地中甘肃马先蒿的根系生物量、茎叶生物量、繁殖器官生物量和地上部投资、根系投资和繁殖投资经 F 检验存在显著差异($P < 0.05$),地上部投资、根系投资和繁殖投资差异极显著($P < 0.01$)。而总生物量在不同年限的草地中无差异(表 2)。经多重比较检验可知,建植期 10 年的人工草地中甘肃马先蒿的根系生物量、茎叶生物量分别为 0.11 和 0.54 g 均高于建植期 5 年的人工草地(0.06 和 0.33 g)和建植前样地

(0.05和0.37 g),且同后两者的差异显著,而建植5年和建植前的这两项指标无差异.表明甘肃马先蒿的根系和茎叶生物量在建植0~5年内变化不显著,5~10年阶段根系和茎叶的生物量显著增加,即人工草地建植5年后甘肃马先蒿的地下和地上部分资源的投资产生明显响应变化.花果的生物量即繁殖器官生物量对照组(0.32 g)明显高于建植期5年(0.21 g)和10年(0.23 g)两组,且后两者无显著差异.表明植株花果的资源投资对人工草地的建植年龄和演替进程比较敏感,在刚建植前几年其生物量即出现明显下降,而在从演替进行5年到10年这一阶段繁殖器官的投资情况基本保持稳定.从资源的相对投资方面来看,根系投资和茎叶投资的变化情况一致.建植初期投资最低,随后增加,且这3个阶段上这种投资增加的差异极显著($P < 0.01$).生殖投资的变化则与根系和茎叶营养器官投资的变化恰恰相反,初期繁殖器官的相对投资最大,为43.78%,

建植5和10年后这一指标降为37.25%、27.50%,且3组值差异极显著($P < 0.01$).

从恢复演替的时间序列分析,由表1、表2可知甘肃马先蒿总生物量、茎叶生物量、花生物量、花数都表现出先减小后增加的“V”型变化趋势,此外尽管表1也表明根长、分枝数、叶片数也表现出这种变化特征,但不具有统计学意义.王长庭等^[9]的研究同样表明,随着演替时间的推移,人工草地群落盖度、高度、物种数、生物量和多样性指数、土壤特征、土壤微生物、土壤酶活性均表现出“V”字型变化.周华坤等^[8]的研究也表明人工草地地上生物量和高度的增长趋势符合“慢(初期)-快(中期)-慢(后期)”的S型规律,植被盖度的增长趋势符合“快(初期)-慢(中期)-慢(后期)”的规律.表1和表2还表明根系生物量、株高、根系投资、茎叶投资随建植期的延长而显著上升趋势,而花柱高、生殖投资随建植年龄增加而显著降低.

表1 不同建植期人工草地甘肃马先蒿个体形态特征

Table 1 The morphological characteristics of *P. kansuensis* in artificial grassland with different periods

项目 Item	人工草地建植龄期 Artificial grassland age			F 检验 F test
	对照(建植前) Control (before planting)	5年 Five years	10年 Ten years	
株高 Plant height/cm	7.51±1.390 7b	7.85±2.103 7b	15.76±14.137 6a	12.683 2* *
花株高度 Styler height/cm	2.04±0.070 0a	2.02±0.174 2a	1.76±0.218 3b	35.900 7* *
根长 Root length/cm	6.42±1.647 1	6.39±1.914 6	6.78±1.949 7	0.554 4ns
分枝数 No. of bifurcate/cm	4.68±2.585 8	4.05±3.186 1	4.10±2.405 1	0.639 9ns
花分叉数 No. of flowers' bifurcate	2.58±1.723 0	2.98±2.546 9	2.25±1.255 8	0.920 0ns
花数 No. of flowers	59.15±45.498 7a	35.55±28.911 8b	62.08±37.863 7a	5.848 8* *
叶片数 No. of leaves	75.23±45.791 3	72.43±62.114 4	73.78±44.492 9	0.029 7ns

注:表中数据为平均值±标准差.F检验列“ns”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($P < 0.01$).均值后标相同字母的表明经LSD或Tamhané s方法检验后该指标在这组中差异不显著,不同字母则差异显著.下同.

Note: The data at the table are showed by average value±standard division. In F test column “ns” represents not significant difference ($P > 0.05$); * represents significant difference ($P < 0.05$); * * represents extremely significant difference ($P < 0.01$). The average value with the same letter in one row means that they have no significant difference ($P > 0.05$), marking the LSD or Tamhané's inspection method, and different letters mean significantly difference. The same as below.

表2 不同建植期人工草地甘肃马先蒿资源分配特征

Table 2 The resource allocation of *P. kansuensis* in artificial grassland with different periods

项目 Item	人工草地建植龄期 Artificial grassland age			F 检验 F test
	对照(建植前) Control (before planting)	5年 Five years	10年 Ten years	
总生物量 Total biomass/g	0.73±0.602 6	0.60±0.526 8	0.88±0.579 9	2.407 4ns
根系重 Root biomass/g	0.05±0.034 6b	0.06±0.048 4b	0.11±0.070 7a	13.564 3*
地上部重 Overground biomass/g	0.37±0.322 7b	0.33±0.316 5b	0.54±0.380 9a	4.297 0*
花重 Flowers biomass/g	0.32±0.255 2a	0.21±0.172 2b	0.23±0.144 4b	3.303 8*
根系投资 Root investment/%	7.46±2.33c	10.46±4.25b	12.96±3.66a	26.165 5* *
茎叶投资 Stem and leaf investment/%	48.76±7.14c	52.29±6.18b	59.54±6.74a	25.355 4* *
生殖投资 Reproductive investment/%	43.78±7.79a	37.25±6.29b	27.50±6.20c	58.052 7* *

2.3 甘肃马先蒿各器官生物量与总生物量的关系

由图 1 可知, 建植前与不同龄期的人工草地中甘肃马先蒿个体总生物量与地上生物量、根系生物量、繁殖器官生物量均成极显著正相关关系。以总生物量作为个体大小参数, 随着甘肃马先蒿个体的增大, 其茎叶、根系和繁殖器官的绝对投资也随之增加。一些研究也表明繁殖、茎叶和根系的绝对投资均具有极为明显的个体效应^[11, 15-17]。但比较不同年限的人工草地上甘肃马先蒿各器官生物量与总生物量的线性关系, 总生物量-根系生物量与总生物量-茎叶生物量关系回归计算后所得的直线斜率大小顺序为 10 年 > 5 年 > 建植前 (图 1), 而总生物量-繁殖投资关系回归直线斜率大小为 10 年 < 5 年 < 建植前。可见人工建植期的长短影响到甘肃马先蒿各器

官生物量对个体大小的依赖程度, 当年限增加时根营养器官的个体大小依赖性进一步凸显, 而花等繁殖器官的个体大小依赖性降低。

尽管各器官绝对投资与个体大小成正相关, 但从表 2 知不同时期下甘肃马先蒿不同各器官的相对投资差异显著。其中根系相对投资在 3 个阶段分别为 (7.46 ± 2.33)%、(10.46 ± 4.25)%、(12.96 ± 3.66)%, 可见建植期越久植物根系的相对投资比例也越大。茎叶相对投资在 3 个阶段分别为 (48.76 ± 7.14)%、(52.29 ± 6.18)%、(59.54 ± 6.74)%, 其也随建植期增加而上升。生殖投资的变化则与根系和茎叶投资的变化相反, 初期繁殖器官的相对投资最大为 (43.78 ± 7.79)%, 建植 5 年和 10 年该值分别降到 (37.25 ± 6.29)%、(27.50 ± 6.20)%。

3 讨论

3.1 人工草地不同建植龄期下甘肃马先蒿资源分配与形态可塑性

由本研究结果来看, 从建植前直到建植期 10 年的人工草地, 甘肃马先蒿总生物量、茎叶生物量、花生生物量、花数等性状都表现出先减小后增加的“V”型变化趋势, 根系生物量、株高呈渐增大趋势, 花柱高随建植年龄增加而降低。植物功能性状特征为适应其在不同演替阶段环境的变化而发生一系列的改变, 如在退化系统中植物高度和茎叶质量等明显变小等, 而这些变化既是植物生活史对策的改变以适应不同干扰外在表现形式, 也是植物表型特征变化的驱动力。表型特征的改变有利于植物个体在不同生境下生长和繁殖。由于群落中物种对于干扰响应的对策不同, 引起各物种种群动态发生改变, 最终造成群落组成改变, 进而影响植被过程和生态系统功能^[8, 18]。之所以甘肃马先蒿形态特征上发生这种变化与草地演替阶段和类型密切相关, 在恢复演替的过程中干扰强度和严重性不断降低, 人工草地建立便是通过人工播种加速退化草地生态系统的演替过程。演替早期和演替后期各种植物所处环境常有很大差别, 随着演替的进行, 各环境因子如空气的温度、土壤含水量、土壤速效氮磷钾、土壤微生物活性, 以及盖度、丰富度、多样指数等群落特征均发生变化^[8, 19, 20]。针对影响草地生态系统的不同环境因素和人为因素, 就土壤养分、光照、海拔、放牧强度、生境类型等方面众多控制性研究都表明不同环境因素作用下植物的生长率变化、生物量分配及光合器官构件调整都出现不同情况的响应^[18-29]。人工草地不

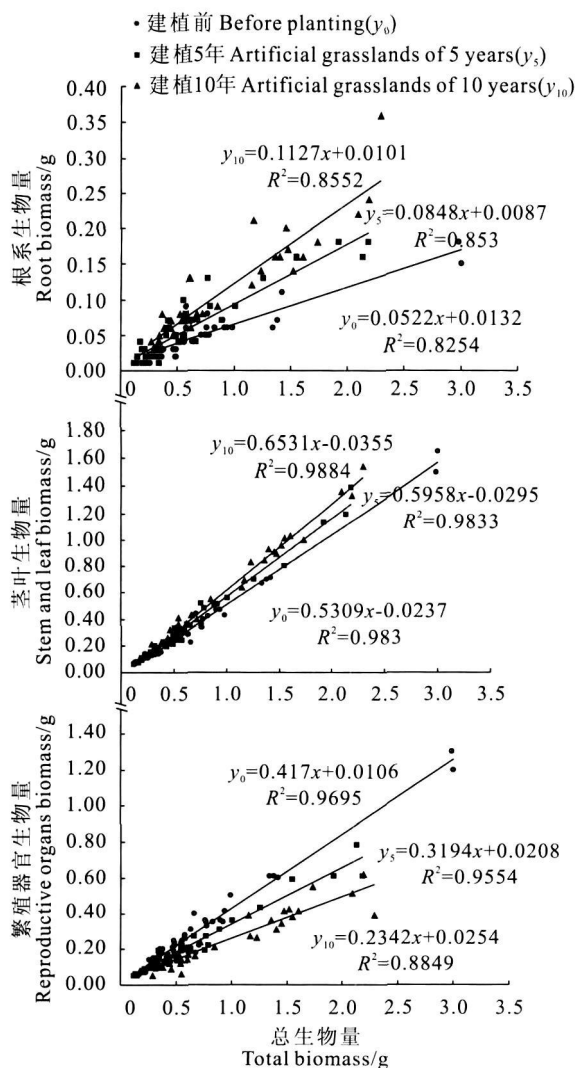


图 1 不同建植期甘肃马先蒿各器官资源投资

Fig. 1 The organs' investment of *P. kansuensis* in artificial grassland with different periods

同建植期群落结构和环境因素发生变化,为植物形态可塑性变化和形态响应创造了驱动条件。

该研究并不能充分解释甘肃马先蒿的许多形态特征指标“V”型变化的内在原因。按人工草地恢复演替规律来说,群落环境不断趋于稳定,将有更多物种进入该系统并定居、扩张,竞争的加剧将导致入侵种数量、个体质量都下降,而本研究却发现在人工草地建立5年之后甘肃马先蒿总生物量反而回升,个体增大。就个体水平来看甘肃马先蒿表面上并未出现竞争力下降的情况,按这种趋势发展,作为毒杂草的甘肃马先蒿反而在该系统中的权重会继续增大,这反映了人工草地的退化态势,也是其生产稳定性和生态稳定相互转化的机制之一。但是,环境与生物之间关系的复杂性,特别是演替过程表现为螺旋式前进,以及生物间的相互影响都不得而知,而且本研究仅仅分析了人工草地建植10年来甘肃马先蒿的生长和资源分配特征,时间尺度有限,还不足以说明未来演替的发展方向。同时,本研究并未涉及其他物种,特别是人工种作为次生演替的优势种在不同阶段的变化以及它对群落和环境的影响。因此,人工草地的长期监测对研究退化草地生态系统的恢复具有重要作用,只有长时间积累足够的数据才有可能对退化系统的演替和人工草地变化特征做出科学的解释和预测。

3.2 人工草地和退化草地甘肃马先蒿的生活史资源投资与繁殖策略

繁殖分配,指一株植物一年所同化的资源中用于生殖的比例^[14]。植物生活史繁殖对策对干扰的响应就是植物在其生活史的繁殖过程中对各种自然和人为干扰因素及其所造成的资源环境、生态过程、生态格局改变的适应^[30]。在植物个体发育过程中,由于各器官功能的不同,植物需要把资源进行分割,在根、茎、叶、花各器官间进行分配,去维持各器官在个体生长、发育和繁殖过程中的生理机能,致使植物个体不同物候期具有不同的资源分配对策,器官资源投资模式不同^[16]。因此权衡资源在不同环境中的分配直接关系到植物生长繁殖能否顺利进行和对环境的适应能力。不同建植期下,甘肃马先蒿资源相对投资比例表现出明显的差异性,地上部分和地下部分的相对投资随演替时间的增加而上升,繁殖投资则表现出逐年降低的趋势。也就是说演替初期甘肃马先蒿趋向于加大繁殖器官的营养投资,后期则趋向于增大根系和光合器官的投资。结合不同龄期草地中甘肃马先蒿器官生物量与总生物量的个体大小依

赖关系可推断,建立人工草地的初期作为入侵毒杂草的甘肃马先蒿在数量和质量上较人工播种的垂穗披碱草并没有优势,种间和种内资源的竞争激烈,在这种资源限制型环境中甘肃马先蒿要提高个体竞争力必须相应提高根系吸收水肥的能力,加强地下资源的摄取,同时也要提高地上部分生物量,以维持较大的有效光合面积,充分利用光能,所以地上部和地下部的相对投资随建植期持续增加。在入侵一段时间后,群落和周围环境状况得到改善,此时环境压力的减少相应地降低了繁殖成本,因此在保证同等扩散速度的前期下由于繁殖效率提高,所以降低对繁殖器官的资源投资而增加营养器官的投资则能更高效地利用土壤中的氮磷等速效养分。

以往有关繁殖投资与繁殖分配的大量研究认为,个体大小与繁殖分配存在异速关系,即植物个体越大,投入到花的资源所占比例越小^[31]。但本研究中虽然个体生物量均值随演替经历呈“V”型变化,且繁殖器官的绝对生物量也具有这种趋势的变化,但繁殖器官的相对投入即花生物量在总生物量中所占比例却线性降低。重度退化草地自身保持水肥能力有限,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^[30]。所以作为入侵种,有性繁殖的甘肃马先蒿在资源限制型环境中通过光合作用固定的资源有限,必须保证足够多的种子作为下一代的繁殖体,形成稳定的种子库且依靠存活概率的方法才能维持种群在不稳定环境中的延续性。稳定的草甸生态系统土壤肥水充沛,草皮层致密,目前很多研究表明稳定草甸生态系统具有极高的物种丰富度^[32]。因此随着退化草地系统向顶级稳定系统演替的过程来说不同植物之间对土壤水分、养分和光资源争夺也进一步加强,甘肃马先蒿也必须加大对根系组织和茎叶营养组织器官的投资力度,这样才能在争夺地上和地下资源过程中对自身有利。但这种说法仅仅解释了人工草地中甘肃马先蒿繁殖相对投资的变化趋势,至于器官绝对投资却呈“V”型趋势的原因有待进一步研究。有研究表明在种群水平上繁殖分配常常与个体大小负相关,即繁殖分配随个体大小的增加而减小,这可能是由于繁殖代价随个体增大而增大^[33],但此研究中建植前与建植期分别为5和10年的人工草地中甘肃马先蒿个体生物量“V”字形变化,而与之对应的繁殖投资却逐年降低,与以往结论不同,这可能与甘肃马先蒿的毒杂草特征有关系。

总之,植物采取不同的投资策略目的都是为了

更好地适应环境, 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^[34]. 退化草地转变为人工草地,

人工构造群落改变资源和环境状况后强烈影响着甘肃马先蒿的各器官生物量分配格局, 同时甘肃马先蒿通过自身的可塑性调节在不同环境下实现最大适合度.

参考文献:

- [1] ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周立), ZHAO X Q(赵新全). Degradation process and integrated treatment of "black soil beach" grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2003, **22**(5): 51- 55(in Chinese).
- [2] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), ZHOU L(周立). A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the Alpine Meadow of the Qinghai Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2005, **14**(3): 31- 40(in Chinese).
- [3] CAO G M(曹广民), LONG R J(龙瑞军). The bottleneck and its resolutions to the natural recovery of black soil type degraded grassland in the Three River Source Region[J]. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2009, **17**(1): 4- 9(in Chinese).
- [4] LIU Y H(刘育红), LI X L(李希来), WEI W D(魏卫东). The Influence of 'Black Beach' to Soils Nutrient on Alpine Meadow[J]. *Acta Agriculturae Boreal Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2009, **18**(3): 304- 308(in Chinese).
- [5] QIU ZH Q(邱正强), MA Y T(马玉寿), SHI J J(施建军). Influence of *Pedicularis kansuensis* on *Elymus nutans* artificial grassland in "Black Soil Type" degenerated alpine grassland[J]. *Grassland and Turf* (草原与草坪), 2006, (5): 26- 29(in Chinese).
- [6] XU S H(徐松鹤), SHANG ZH H(尚占环), LONG R J(龙瑞军). Diversity of plant community structure in Black Soil type degraded grassland and alpine wetland and their intersectional area[J]. *Grassland and Turf* (草原与草坪), 2007, (4): 45- 49(in Chinese).
- [7] MA Y SH(马玉寿), ZHANG Z H(张自和), DONG Q M(董全民) Application of restoration ecology in 'black soil type' degraded grassland rebuilding[J]. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), 2007, **42**(2): 91- 97(in Chinese).
- [8] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), ZHAO L(赵亮). The community characteristics and stability of the *Elymus nutans* artificial grassland in alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Grassland* (中国草地学报), 2007, **29**(2): 13- 25(in Chinese).
- [9] ZHAO P(赵平). Advances in plant ecophysiological studies on re-vegetation of degraded ecosystems[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(11): 2 031- 2 036(in Chinese).
- [10] LI Q K(李庆康), MA K P(马克平). Advances in plant succession ecophysiology[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2002, **26**(add): 9- 19(in Chinese).
- [11] HE Y P(何亚平), FEI SH M(费世民), DUAN W Y(段元文). The influences of meadow degradation on the resource allocation of oxyploids plants in Haibei Region[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 2008, **29**(4): 9- 16(in Chinese).
- [12] ZHOU H K(周华坤), ZHAO L(赵亮), ZHAO X Q(赵新全). Characteristics of clonal growth of *Lagotis brachystachya* [J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2006, **23**(12): 60- 64(in Chinese).
- [13] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), ZHOU L(周立). Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserine* [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, (2): 508- 520(in Chinese).
- [14] ZHONG ZH CH(钟章成). Reproductive strategies of plant population[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 1995, **14**(1): 37- 42(in Chinese).
- [15] SU M(苏梅), QI W(齐威), YANG M(阳敏). A ltitudinal differences in flower traits and reproductive allocation of *Delphinium pylzowii* (Ranunculaceae) at East Qinghai Tibetan Plateau[J]. *Journal of Lanzhou University* (Nat. Sci. Edi.) (兰州大学学报·自然科学版), 2009, **45**(2): 61- 65(in Chinese).
- [16] HE Y P(何亚平), FEI SH M(费世民), DU AN Y W(段元文). Resource Allocation of *Primula nutans* population in the alpine wetland of the East Qinghai Tibetan Plateau, China[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* (应用与环境生物学报), 2008, **14**(2): 180- 186(in Chinese).
- [17] CHEN X L(陈学林), LIANG Y(梁艳), QI W(齐威). Studies on reproductive allocation, floral size and its trade off with floral number of annual *Gentiana* [J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(5): 58- 66(in Chinese).
- [18] ZHAO B B(赵彬彬), NIU K CH(牛克昌), DU G ZH(杜国祯). 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* (生态学报), 2009, **29**(3): 1 596- 1 606(in Chinese).
- [19] WANG CH T(王长庭), LONG R J(龙瑞军), WANG Q L(王启兰). Community succession of differently aged artificial grasslands and their soil nutrient changes in Three Rivers' Source Regions in Qinghai, China[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* (应用与环境生物学报),

- 2009, **15**(61): 737– 744(in Chinese).
- [20] CHEN ZH(陈哲), ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全). The effect of Alpine meadow degradation on *Pedicularis kansuensis*'s growth and resource allocation in blooming date[J]. *Ecology and Environmental Sciences*(生态环境学报), 2010, **19**(12): 2 800– 2 808 (in Chinese).
- [21] LI J H(李金花), LI ZH Q(李镇清). Clonal morphological plasticity and biomass allocation pattern of artemisia frigida and *Potentilla acaulis* under different grazing intensities[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2002, **26**(4): 435– 440(in Chinese).
- [22] WANG CH H(王超华), LI D ZH(李德志), KE SH ZH(柯世朕). Research progress of population ecology of clonal plants[J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.*(安徽农业科学), 2008, **36**(20): 8 531– 8 534(in Chinese).
- [23] SUN T(孙涛), WANG L L(王彦龙), SHI J J(施建军). Response of clonal growth of lagotis brachystachya to degradation of soil nutrition bank in high cold meadow[J]. *Chinese Journal of Grassland*(中国草地学报), 2010, **32**(2): 47– 53(in Chinese).
- [24] ZHU ZH H(朱志红), XI B(席博), LI Y N(李英年). Compensatory growth of *Carex scabrivostris* in different habitats in alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(3): 348– 358(in Chinese).
- [25] GUO ZH J(国振杰), YI J(易津), ZHANG J L(张力君). Effect of different altitude on biomass and rhizomatous morphological plasticity of *Leymus chinensis*[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*(干旱区资源与环境), 2008, **22**(4): 175– 180(in Chinese).
- [26] NIU K CH(牛克昌), ZHAO ZH G(赵志刚), LUO Y J(罗燕江). Fertilization effects on species reproductive allocation in an alpine meadow plant community[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2006, **30**(5): 817– 826(in Chinese).
- [27] WU G L(武高林), CHEN M(陈敏), DU G ZH(杜国祯). Effects of nutrient and light on seedlings morphological plasticity of four *Saussurea* species with different ecological breadth[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2008, **19**(8): 1 708– 1 713 (in Chinese).
- [28] LI H M(李惠梅), SHI SH B(师生波). Photosynthesis of *Kobresia humilis* meadow plants with long-term enhanced UV-B radiation[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2010, **30**(6): 1 186– 1 196(in Chinese).
- [29] SHAN B Q(单保庆), DU G ZH(杜国祯). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: Morphological responses to nutritional variation[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2000, **24**(1): 46– 51(in Chinese).
- [30] LIU ZH M(刘志明), JIANG D M(蒋德明), GAO H Y(高红瑛). Relationships between plant reproductive strategy and disturbance[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2003, **14**(3): 412– 418(in Chinese).
- [31] ZHAO ZH G(赵志刚), DU G ZH(杜国祯), REN Q J(任青吉). Size dependent reproduction and sex allocation in five species of ranunculaceae[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2004, **28**(1): 9– 16(in Chinese).
- [32] DU G ZH(杜国祯), TAN G L(覃光莲), LI Z ZH(李自珍). Relationship between species richness and productivity of alpine meadow plant community[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, **27**(1): 125– 132(in Chinese).
- [33] EDWARD G. Reekie An explanation for size dependent reproductive allocation in plantago major[J]. *Can. J. Bot.*, 1998, **76**(1): 43– 50.
- [34] LI J H(李金花), PAN H W(潘浩文), WANG G(王刚). Reproductive strategy of grassland plant[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2004, **24**(2): 352– 355(in Chinese).