

文章编号 :1000-4025(2006)05-1021-09

不同放牧强度对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响

周华坤, 赵新全, 周立, 赵亮, 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站, 对通过 17 a 不同放牧强度干扰后金露梅灌丛草甸内鹅绒委陵菜克隆生长特征进行实地调查统计研究。结果显示, 长期放牧并增加放牧强度后, 植物群落的高度、盖度和草场质量指数下降。随着放牧强度增大, 鹅绒委陵菜无性系匍匐茎数目增加, 分枝强度加大, 基株变矮, 逐渐由直立、半直立型变为匍匐状, 形态可塑性明显。根长有逐渐增加的趋势。放牧强度对鹅绒委陵菜无性系分株高度、根长和分株叶数影响不显著; 间隔子有变短、变粗的趋势, 间隔子数目和分株数目有增加的趋势, 但影响不显著。轻牧和不牧样地中用于鹅绒委陵菜克隆生长的平均能量投资(分株和匍匐茎的干重及其所占比例)小于重牧样地。表明随放牧强度增大, 鹅绒委陵菜无性繁殖能力增强, 呈现出典型的生态适应策略。

关键词 放牧强度 鹅绒委陵菜 克隆生长特征 生态适应策略

中图分类号 Q 948.1 文献标识码 A

Effects of Different Grazing Intensities on Growth of *Potentilla anserina* Clones

ZHOU Hua-kun, ZHAO Xin-quan, ZHOU Li, ZHAO Liang, HAN Fa

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract Growth characteristics of *Potentilla anserina* clones grazed at different intensities in 17 years were yield investigated in the Position Station of Alpine and Cold Meadow Ecosystems in Northern Qinghai and statistically analyzed. The results showed that after long-term grazing at increased grazing intensity, the florae declined in their heights coverage and grassland quality. As the grazing intensity increased, *P. anserina* clones increased their stolon numbers and branching capacities, and their plants become short and gradually transformed from erect and half-erect ones into procumbent ones, presenting a clear plasticity in their morphologies. The grazing intensities did not showed significant influences on the plant heights, root lengths and leaf numbers of the ramets of *P. anserina* clones, tended to insignificantly make the spacers shorter and thicker and the spacer and ramet numbers increase. The energy inputs in the growth of *P. anserina* clones (dry weights of the ramets and stolons and their proportions) in the quadrats with light grazing and without grazing were lower than those in the quadrats with heavy grazing. It was shown that as the grazing intensity increased, *P. anserina* clones increased their asexual reproductive capacities, which presented a typical ecologically adaptive strategy.

Key words grazing intensity; *Potentilla anserina* clone growth characteristic; ecologically adaptive strategy

植物的繁殖特征受环境因子的影响强烈, 随环境干扰因子及其强度的变化, 草本植物有很大的形

收稿日期 2005-08-08 修改稿收到日期 2006-04-24

基金项目 中国科学院“西部之光”人才培养计划项目(cjc050175); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-339-04); 青海省重点科技攻关项目(2005-N-117); 西部开发科技行动项目(2003BA 901A 20)

作者简介 周华坤(1974-), 男, 博士, 主要从事草地生态学研究。E-mail qhzhhk@yahoo.com.cn

态变化^[1,2],尤其表现在克隆植物无性系构件的形态可塑性变化上。而克隆植物种群特征(包括基株高度、分株密度和高度、间隔子长度和数目等)能反应和指示植物的生态适应对策。不同干扰措施导致生物群落的资源状况、植物群落结构与功能、植物种间竞争关系、土壤养分有效性和下垫面微气候特征出现差异,必将对不同植物种的生态适应策略产生影响。但此类研究大多侧重对植物群落结构、功能等方面的研究^[3,4],对群落中特定种群生长特征的影响研究相对较少。放牧包括放牧家畜的采食和践踏,以及由此导致的草地养分状况的变化,是一个综合的环境梯度。放牧干扰是高寒草场最主要的一种外界干扰因素,影响了高寒草场的演替和稳定性^[5],对克隆植物的无性系种群特征影响明显^[6]。朱志红等^[6,7]的研究表明,不同放牧强度对矮嵩草无性系分株种群的动态与调节效应明显,具有典型等级性反应特征。刘建秀等^[8]的研究表明,不同放牧强度下矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸植物垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)的生长和繁殖特性影响明显,适当的放牧干扰有利于垂穗披碱草营养生长,但放牧过重会抑制其有性繁殖。由于放牧采食减少了种间竞争影响,提高了鹅绒委陵菜营养生长效力和有性繁殖效力。

高寒灌丛是广布于青藏高原的主要植被类型^[9],温度限制而水分相对充足,多年生植物占优势,植物克隆繁殖的适合度高,具有进化上的优势。多年来,对青藏高原高寒地区植物种群克隆生长特征的研究报道较为零星,其研究范围也只涉及高寒草甸内一些根茎类无性系材料,如各种高草(*Kobresia* sp.)^[6,10]、黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)^[11,12]和垂穗披碱草^[13]等,大规模的深入研究尚未展开,尤其对不同干扰条件下植物种群克隆生长特征的研究甚少。

鹅绒委陵菜为蔷薇科多年生草本植物,是一种典型的匍匐茎型莲座状植物^[14],分布广泛,是高寒地区典型的多年生匍匐茎植物^[15],适应性和无性繁殖能力很强,具有游击型(guerilla)克隆生长习性,对异质性资源有较强的可塑性。鹅绒委陵菜是高寒草场的主要伴生种,也是草场退化演替进程中出现的主要指示种^[16]。在自然生境中,生长季节内常常可观察到该植物单轴分支的地面匍匐茎网络系统^[15]。目前,国内外对鹅绒委陵菜的研究较多,涉及鹅绒委陵菜的克隆生长特征和繁殖分配^[15]、空间拓展性^[17]、生物学特性^[18]、无性系结构^[19,20]、繁殖分配^[21]、匍匐茎扩散模式^[20]、克隆分株的风险分摊和存活调控^[14]、不同光照下的形态可塑性^[22]、不同退

化草甸中的克隆特性^[23]、不同土壤养分和水分背景下的克隆生长特征^[17,24]以及在不同植被类型中的克隆生长特征^[25]等,但关于不同放牧强度对其克隆生长特征的研究报道不多。本文以典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜为材料,从种群学水平上研究不同强度放牧干扰对鹅绒委陵菜的克隆生长特征的影响,研究其克隆生长特征和能量分配格局,掌握其种群更新过程,以期揭示其生态适应对策和适应机制,验证生境适应假说,为高寒地区克隆植物生长可塑性反应、生理整合、构件等级和无性系种群调节等的深入研究奠定基础,并为青藏高原高寒草地的放牧管理和退化演替机理的研究提供理论依据。

1 研究地区自然概况与研究方法

1.1 研究地区自然概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(简称海北站)地处青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地,位于 37°29' ~ 37°45' N, 101°12' ~ 101°33' E, 平均海拔 3 200 m^[26]。该地区气候属典型的高原大陆性气候特点,无四季之分,仅有冷暖二季之别,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。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层有机质含量丰富。植被类型主要有高寒灌丛、高寒草甸和沼泽化草甸。其中金露梅灌丛在高寒草场中分布较广,为最主要的植被类型之一,是青藏高原隆起,形成高山冷湿气候的产物。以金露梅为建群种,总覆盖度达 50% ~ 90%,伴生种主要有线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、矮嵩草、紫羊茅(*Festuca rubra*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、藏异燕麦(*Helyctotrichon tibeticum*)、鹅绒委陵菜、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)等牧草^[27]。

1.2 放牧试验

放牧试验始于 1985 年^[26],在海北站模拟夏秋草场,选择与当地夏秋草场植被类型一致的金露梅灌丛作为放牧试验样地。放牧试验前的调查表明各样地植物生物量和土壤性质没有明显差异^[26]。放牧总面积 8.05 hm²(402.5 m × 200 m),分 5 个放牧样地:重牧样地(A)、次重牧样地(B)、中牧样地(C)、次轻牧样地(D)、轻牧样地(E)和一个未放牧样地(CK),并将各样地用网围栏分割。1988 年初对各放牧样地的放牧强度进行了调整,重牧、次重牧、中牧、次轻牧和轻牧样地的放牧率分别为 5.43、4.46、4.32、3.24 和 2.55 只藏羊/hm²(表 1)^[4]。于当年 5 月 1 日选择体重相近的 2 岁健康藏系绵羊开始放牧试验,9 月 30 日结束,转至冬春试验草场。此后各年

5月~9月连续在该样地放牧上述试验羊群。

表1 放牧试验设计

Table 1 Design of the grazing experiment

放牧处理 Grazing treatment	A	B	C	D	E	CK
牧草利用率 Target utilization of herbage (%)	60	50	45	35	30	0
放牧时间 Length of grazing season (Month)	5	5	5	5	5	0
放牧面积 Available grazing area (hm ²)	0.92	1.12	1.39	1.85	2.75	1.00
放牧家畜数目 Number of Tibetan sheep (No.)	5	5	6	6	7	0
放牧强度 Grazing intensity (Tibetan sheep/hm ²)	5.43	4.46	4.32	3.24	2.55	0

1.3 野外调查与取样

2001年10月上旬,牧草开始停止生长,采用将整个无性系挖出的取样方法,在进行长期放牧试验的不同样地内,分别随机挖取鹅绒委陵菜无性系样本40~50个,测定记录鹅绒委陵菜的克隆生长基株和分株的株高、根长和复叶数、分株数目和匍匐茎数目、间隔子长度和粗度、以及间隔子数目等,对所收集的样本按匍匐茎、基株和分株的地上与地下部分依次分开,在85℃的恒温箱连续烘24h后,称其干重。同时,采用样方法在上述各个放牧样地内分别随机选择6个50cm×50cm样方进行群落调查,其中植物种群分盖度采用点测法,点测时如碰到立枯物或凋落物,则记为枯草盖度,如碰到禾草、莎草、杂类草和金露梅,则记为绿草盖度,并测定植株高度和密度,其中莎草和禾草的密度以分蘖计,金露梅以基部的分枝计,杂类草的密度以株计^[27]。每个样方调查完毕后,金露梅只采摘当年萌发生长的新枝和嫩叶^[27],其它采用收割法齐地面刈割,带回实验室按不同种分开,60℃烘箱内烘干至恒重,称重并分为灌木、禾草、莎草和杂草4大经济类群,另将枯草归为一类。

1.4 数据分析

试验数据采用SPSS软件进行统计分析,各计算公式如下:

各植物种群的重要值(N)=(相对盖度+相对地上生物量)/2×100^[28]。

生物多样性指数^[29]的计算包括:

(1) $S = n$, n 为样方中的物种数(丰富度指数);

(2) Shannon-Wiener 指数 $H = -\sum_{i=1}^s (P_i \cdot \ln P_i)$, 式中, P_i 为种 i 的相对重要值(物种多样性指数);

(3) Pielou 指数 $E_1 = H / \ln(S)$ (均匀度指数);

牧草质量按张大勇等^[30]提出的草场质量指数(Index of Grassland Quality, IGQ)来评价。牧草按其适口性划分为5类(优、良、中、差、毒),适口性值依次为3,2,1,0,-1。

$IGQ = \sum_{i=1}^3 (i \cdot S_i)$, 式中, i 为不同种的适口性值, S_i 为样方中各个种的分盖度。

2 结果与分析

2.1 不同放牧样地的植被特征

由表2可知,随着放牧强度增大,金露梅灌丛草场的物种总数略有增加,单位样方面积的物种丰富度有减少的趋势,而物种多样性指数和均匀度指数呈现单峰模式:在中度放牧强度样地(C)中,Shannon-Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数最大。Duncan 多重检验表明长期放牧后6个样地间物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数的差异不显著($P > 0.05, n = 6$),中度放牧样地(C)的 Pielou 均匀度指数显著高于重度放牧样地(A)和未放牧样地($P < 0.05, n = 6$),而与B、D、E放牧样地间差异不显著($P > 0.05$)。随着放牧强度增大,植物群落的高度、盖度和草场质量指数都有减小的规律,其中不同样地之间的差异显著性各有不同,除了未放牧对照样地外,其它样地的地上生物量也是随着放牧强度增加而减小。

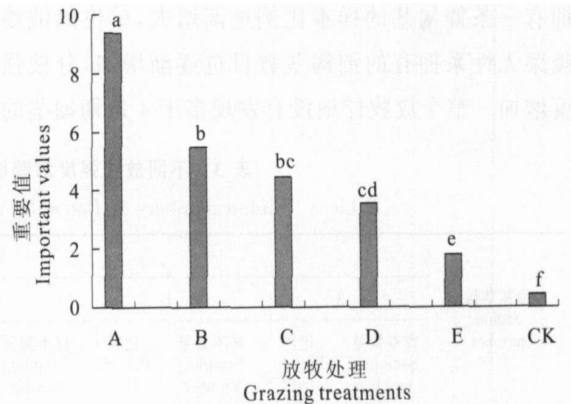


图1 不同放牧样地内鹅绒委陵菜的重要值
图中各柱状上部相同字母为差异不显著($P > 0.05$)

Fig. 1 The N s of *Potentilla anserina* in different grazing plots

The same letters on the bar tops mean insignificant differences ($P > 0.05$)

图 1 表明,随着放牧强度增大,金露梅灌丛中鹅绒委陵菜的重要值逐渐增加,由一般伴生种变为主要伴生种.方差分析表明,不同放牧强度对植物群落中鹅绒委陵菜重要值的影响显著 ($F < F_{0.05}, P > 0.05$).

随草场放牧强度增大,典型匍匐茎植物鹅绒委

陵菜的重要值增加,金露梅灌丛的草场质量指数逐渐下降,草场退化程度加剧,说明放牧强度变化改变了植物群落结构与功能.草场状况、植物种间竞争关系等环境条件,一定程度上有利于杂类草的蔓延和扩展,为鹅绒委陵菜克隆繁殖特性表达打下基础.

表 2 不同放牧强度下高寒灌丛草甸的植物群落特征

Table 2 Characteristics of the plant communities in alpine and cold shrub meadows at different grazing intensities

群落特征 Community characteristics	放牧处理 Grazing treatment					
	A	B	C	D	E	CK
物种总数 Species number	39	38	37	37	37	36
物种丰富度(种/2 500 cm ²) Species richness	20.83 ± 3.97 a	21.00 ± 1.79 a	22.83 ± 3.06 a	23.67 ± 1.03 a	23.17 ± 2.23 a	23.50 ± 3.39 a
物种多样性指数 Species diversity index	2.47 ± 0.38 a	2.64 ± 0.23 a	2.72 ± 0.20 a	2.59 ± 0.12 a	2.51 ± 0.11 a	2.36 ± 0.11 a
均匀度指数 Evenness index	0.67 ± 0.10 ab	0.74 ± 0.07 bc	0.75 ± 0.06 c	0.72 ± 0.03 abc	0.69 ± 0.03 abc	0.65 ± 0.03 a
高度 Height (m)	9.92 ± 4.50 a	15.58 ± 5.52 ab	17.50 ± 3.15 b	25.17 ± 3.43 c	30.00 ± 5.48 c	37.00 ± 6.32 d
盖度 Coverage (%)	81.17 ± 15.94 a	86.83 ± 2.93 ab	94.33 ± 1.63 bc	93.67 ± 2.50 bc	96.67 ± 2.50 c	98.67 ± 2.16 c
地上生物量(g/2 500 cm ²) Above-ground biomass	51.81 ± 13.86 a	56.99 ± 26.06 ab	71.92 ± 16.71 ab	82.50 ± 21.57 bc	113.64 ± 29.27 d	103.22 ± 25.90 cd
草场质量指数 (IGQ) Index of grassland quality	1.23 ± 0.44 a	1.42 ± 0.21 a	1.63 ± 0.31 a	2.20 ± 0.33 b	2.35 ± 0.36 b	2.49 ± 0.27 b

注:表中数据为平均值 ± 标准差.各行数据后相同字母为差异不显著 ($P > 0.05$).

Note: The figure at the table are the averages ± standard deviation. The figures followed by same letters with the one same letter in one row are not significantly different ($P > 0.05$).

2.2 不同放牧样地内鹅绒委陵菜的克隆生长特征

2.2.1 匍匐茎的数量分布 鹅绒委陵菜无性系匍匐茎次序划分一般以其粗度和长度为准,最长最粗者为第 1 条,依次类推可划分为第 2、第 3 条等^[15].

由表 3 可以看出,各样地内,随着鹅绒委陵菜拥有的匍匐茎数目越多,样本量减小.随着放牧强度的增加(放牧强度从 0 到 5.35 只藏羊/hm²,即从 CK 到 A),无匍匐茎的鹅绒委陵菜样本比例逐渐减小,拥有一条匍匐茎的样本比例逐渐增大,单位鹅绒委陵菜无性系拥有的匍匐茎数目也逐渐增加,分枝强度增加.整个放牧样地没有发现多于 4 条匍匐茎的

样本,在 A、B 样地各有 1 个 4 条匍匐茎的样本, A、C 样地发现 4 个具有 3 条匍匐茎的样本,在 D、E、CK 样地内没有发现多于 2 条匍匐茎的样本,说明随着放牧强度逐渐减小为 0,鹅绒委陵菜无性系拥有的匍匐茎数目越来越少,分支强度减小.鹅绒委陵菜匍匐茎数量的这种分布模式与放牧强度对草场地上部分的影响密切相关,随着放牧强度增加,地上部分的高度、盖度、生物量和草场质量都下降(表 2),种间竞争减弱,有利于鹅绒委陵菜克隆繁殖潜力的释放,通过增加匍匐茎数目,为尽可能多的产生克隆分株提供条件,以充分利用资源,有效延续后代.

表 3 不同放牧强度对鹅绒委陵菜不同匍匐茎数量的影响

Table 3 Stolon numbers of *Potentilla anserina* clones at different grazing intensities

匍匐茎数 Stolon number	放牧处理 Grazing treatment											
	A		B		C		D		E		CK	
	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)	样本数量 Sampling number	比例 Percent (%)
0	12	30.0	22	47.8	27	55.1	32	69.6	35	81.4	33	75.0
1	18	45.0	18	39.1	18	36.7	10	21.7	7	16.3	5	11.4
2	6	15.0	5	10.9	3	6.1	4	8.7	1	2.3	6	13.6
3	3	7.5	0	0	1	2.1	0	0	0	0	0	0
4	1	2.5	1	2.2	0	0	0	0	0	0	0	0
> 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
总和 Total	40	100	46	100	49	100	46	100	43	100	44	100

2.2.2 不同放牧强度对鹅绒委陵菜基株生长特征的影响 表 4 表明,放牧强度对鹅绒委陵菜基株高度影响显著($F > F_{0.05}, P < 0.05$),基株高度随放牧强度增大呈逐渐下降趋势,其中 E、CK 样地的基株高度明显大于其它放牧样地,说明随放牧强度逐渐增加,金露梅灌丛中的鹅绒委陵菜逐渐由直立、半直立型变为匍匐状,形态可塑性明显。放牧强度对鹅绒委陵菜基株根长影响不显著($F < F_{0.05}, P > 0.05$),基株根长随放牧强度增大,有逐渐上升的趋势(表 4),这与轻牧样地草皮层厚,植物较难扎根,而重牧样地中草皮层逐渐消失,植物竞争相对较弱有关。由

于在不放牧和轻度放牧下,其它物种(灌木和高禾草等)对资源的竞争力强,而鹅绒委陵菜通过增加植株高度获取光资源,满足其生长和繁衍。强度放牧使其它物种(适口性较好的优势种例如禾草、莎草等)受抑制,对资源的地上地下竞争力减弱,也就是说资源浓度相对增加。这对于鹅绒委陵菜来说,较小的空间即可提供其生长所需的资源,因而鹅绒委陵菜无性系在重牧条件下,基株较矮,但根系较长。

放牧强度对鹅绒委陵菜基株叶片数目的影响不显著($F < F_{0.05}, P > 0.05$),随着放牧强度增大基株叶片数目没有明显的变化规律(表 4)。

表 4 不同放牧处理对鹅绒委陵菜无性系基株特征的影响

Table 4 The genets of *Potentilla anserina* clones at different grazing intensities

放牧处理 Grazing treatment	有 1 条匍匐茎的基株 The genet of <i>P. anserina</i> clone with one stolon			有 2 条匍匐茎的基株 The genet of <i>P. anserina</i> clone with two stolons		
	高度 Height(cm)	根长 Root length(cm)	叶数 Leaf number	高度 Height(cm)	根长 Root length(cm)	叶数 Leaf number
	A	0.62 a	6.55 a	3.67 a	0.63 a	6.68 a
B	0.73 a	5.43 a	3.28 a	0.78 a	5.38 a	3.20 a
C	0.87 a	5.09 a	3.11 a	0.80 a	5.83 a	3.67 a
D	1.32 b	5.51 a	3.50 a	1.05 a	5.43 a	3.25 a
E	3.13 c	4.17 b	3.29 a	3.20 b	5.00 a	4.00 a
CK	4.94 d	3.12 b	2.80 a	4.38 c	3.75 b	3.97 a

注:表中各列数据右上角如有相同字母,则差异不显著($P > 0.05$)。

Note: The figure marked with same letters on top right in each column are not significantly different ($P > 0.05$).

2.2.3 不同放牧强度对鹅绒委陵菜分株生长特征的影响 分株是指产生于同一基株的无性系小株的集合^[31]。本文将依附在匍匐茎之上的幼苗称其为分株。表 5 表明,不同放牧强度对鹅绒委陵菜无性系分株高度、根长和分株叶数的影响不显著($F < F_{0.05}, P > 0.05$),各样地之间差异不显著,其中 CK 中的分

株要么较高,要么尚未定植好,高度为 0,这与该样地高禾草较多,群落高度大(表 2),对光资源的竞争剧烈以及枯草层厚,弱小的克隆分株很难定植有关; B、C、D、E 放牧样地内分株根长相对较高,在 A 和 CK 样地内相对较低,这与不同样地内的枯草量和植物群落种间的竞争有关。

表 5 不同放牧处理对鹅绒委陵菜无性系分株特征的影响

Table 5 The ramets of *Potentilla anserina* clones at different grazing intensities

放牧处理 Grazing treatment	有 1 条匍匐茎的分株 The ramet of <i>P. anserina</i> clone with one stolon			有 2 条匍匐茎的分株 The ramet of <i>P. anserina</i> clone with two stolons					
	第 1 条匍匐茎 1st stolon			第 1 条匍匐茎 1st stolon			第 2 条匍匐茎 2nd stolon		
	高度 Height (cm)	根长 Root length(cm)	叶数 Leaf num ber	高度 Height (cm)	根长 Root length(cm)	叶数 Leaf num ber	高度 Height (cm)	根长 Root length(cm)	叶数 Leaf num ber
A	0.25 a	0.88 a	1.21 a	0.23 a	0.93 a	1.30 a	0.21 a	1.72 a	0.95 a
B	0.23 a	1.94 b	1.23 a	0.33 a	2.07 b	1.77 a	0.21 a	0.48 b	1.25 a
C	0.32 a	1.68 b	1.39 a	0.31 a	2.22 b	1.23 a	0.16 a	1.88 a	0.75 a
D	0.22 a	2.32 b	1.31 a	0.15 a	2.88 b	1.05 a	0.19 a	0.73 a	1.33 a
E	0.22 a	1.67 b	0.91 a	0.65 b	0.50 a	1.00 a	0.30 b	0.00 c	1.00 a
CK	0.68 b	0.76 c	0.86 a	0.00 c	0.00 c	0.00 b	0.00 c	0.00 c	0.00 b

注:表中各列数据后相同字母为差异不显著($P > 0.05$)。

Note: The figures followed by same letter in each column are not significantly different in the table ($P > 0.05$).

分株的高度等参数在不同放牧强度下没有变化规律,变异较大则更多地受控于所处的微生境斑块和草皮层的厚薄等因素。不放牧CK样地中具有2条匍匐茎的鹅绒委陵菜无性系上均很少有存活分株,这主要与不放牧样地致密的草皮层和厚厚的枯草层有关,严重地影响了分株的存活率,影响了整个

无性系的繁殖成功和种群增加与适宜生境的拓展。

鹅绒委陵菜无性系分株高度、根长和分株叶数一定程度上可以说明分株的定植状况,可以看出,在本研究的放牧干扰强度范围内,分株的定植成功率在1条匍匐茎的鹅绒委陵菜无性系中高于有2条匍匐茎的鹅绒委陵菜无性系。

表6 不同放牧处理对鹅绒委陵菜无性系间隔子和匍匐茎的影响

Table 6 The spacers and stolons of *Potentilla anserina* clones at different grazing intensities

放牧处理 Grazing treatment		有1条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with one stolon	有2条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with two stolons	
		第1条匍匐茎 1st stolon	第1条匍匐茎 1st stolon	第2条匍匐茎 2nd stolon
间隔子长度 Length of spacer(cm)	A	2 85 a	2 53 a	2 70 a
	B	2 81 a	2 79 a	2 34 a
	C	2 93 a	3 69 b	3 33 b
	D	3 85 b	3 89 b	2 93 ab
	E	3 48 b	3 64 b	2 67 a
	CK	3 67 b	3 50 b	2 34 a
间隔子粗度 Thickness of spacer(mm)	A	0 55 a	0 66 a	0 55 a
	B	0 56 a	0 56 a	0 43 b
	C	0 47 a	0 64 a	0 42 b
	D	0 71 b	0 64 a	0 48 ab
	E	0 47 a	0 50 a	0 40 b
	CK	0 47 a	0 53 a	0 54 a
间隔子数目 Number of spacer	A	8 a	8 a	5 a
	B	8 a	7 a	4 ab
	C	7 a	6 ab	4 ab
	D	8 a	6 ab	5 a
	E	7 a	5 b	3 b
	CK	7 a	6 ab	6 a
匍匐茎长度 Length of stolon(cm)	A	22 77 a	28 20 a	13 52 a
	B	22 49 a	19 52 b	9 35 b
	C	20 48 a	22 13 b	13 33 a
	D	30 82 b	23 33 b	14 63 a
	E	24 34 a	18 20 b	8 00 b
	CK	25 67 a	20 99 b	14 02 a

注 表中不同参数的各列数据后相同字母为差异不显著($P > 0.05$)。

Note The different parameters followed by same letters in each column are not significantly different ($P > 0.05$) in the table.

2.2.4 不同放牧强度对鹅绒委陵菜间隔子和匍匐茎特征的影响 间隔子是连接两个无性分株即摄食位点(feeding sites)之间的横生结构,如匍匐茎或根茎等^[32]。间隔子的长度和数目不仅影响分株在空间上的放置格局,而且也是资源获取过程的重要形态学性状之一^[31]。本文中各间隔子的长度之和即为匍匐茎的长度。

表6表明,不同放牧强度对鹅绒委陵菜无性系间隔子的长度、粗度和数目以及匍匐茎长度影响均不明显,各样地之间差异不显著($F < F_{0.05}, P >$

0.05)。总体上随放牧强度从小到大,鹅绒委陵菜无性系的间隔子长度有变小的趋势,间隔子粗度和间隔子数目有增加的趋势,而匍匐茎总长度则没有明显的变异规律。说明鹅绒委陵菜无性系间隔子的变化与不同放牧干扰改变植物群落结构和功能密切相关。随着放牧强度减弱,植物群落的物种丰富度增加,高度、盖度、草场质量指数等参数也增加(表2),草皮层变厚,因而鹅绒委陵菜通过匍匐茎进行种群的扩散较难,很难扎根(适应生根),所以为了有效定植分株,有匍匐茎的样本其间隔子变得较长、较细,

但成功率不高,实际观测到成功定植的分株也较少。

2.2.5 不同放牧强度对鹅绒委陵菜无性系能量投资格局的影响 从表 7 可以看出,放牧强度对鹅绒委陵菜的总干重影响显著($F > F_{0.05}, P < 0.05$),其中对照 CK 中的无性系干重最大。在各个放牧样地中随着鹅绒委陵菜匍匐茎数目的增加,无性系的总干重也增加。除了轻牧 E 样地和不放牧 CK 样地中

具有 2 条匍匐茎的鹅绒委陵菜外,有 1 条匍匐茎的鹅绒委陵菜和其它样地中无性系样本的不同构件干重比例呈现基株 > 分株 > 匍匐茎的规律,而不同构件的绝对干重没有明显的变化规律。总的来看,放牧强度对鹅绒委陵菜无性系不同构件干重分配的影响规律不甚明显,但重牧样地中用于克隆生长的分株和匍匐茎干重及其比例大于不牧和轻牧样地。

表 7 不同放牧处理对鹅绒委陵菜无性系不同构件干重(mg)的影响

Table 7 The dry mass allocations to different modules of *Potentilla anserina* clones in different grazing treatment

放牧处理 Grazing treatment	基株地上 Genet above- ground dry mass	基株地下 Genet below- ground dry mass	基株 Genet	分株地上 Ramet above- ground dry mass	分株地下 Ramet below- ground dry mass	分株 Ramet	匍匐茎 Stolon	无性系 Clone	
有 1 条匍匐茎 <i>P. anserina</i> clone with one stolon	A	119.1(43.9)	104.0(38.3)	223.1(82.2)	17.0(6.3)	3.6(1.3)	27.7(10.2)	20.6(7.6)	271.4
	B	76.1(37.7)	83.5(41.4)	159.6(79.1)	11.8(5.8)	13.1(6.5)	14.9(12.3)	17.3(8.6)	201.8
	C	97.3(43.8)	83.1(37.4)	180.4(81.2)	9.3(4.2)	12.4(5.6)	21.7(9.8)	20.1(9.0)	222.2
	D	114.5(41.8)	76.3(27.8)	190.8(69.6)	19.7(7.2)	24.8(9.1)	44.5(16.3)	38.7(14.1)	274.0
	E	80.7(37.4)	79.7(36.9)	160.4(74.3)	16.2(7.5)	18.0(8.3)	34.2(15.8)	21.4(9.9)	216.0
	CK	183.4(51.4)	121.8(34.1)	305.2(85.5)	13.0(3.6)	15.0(4.3)	28.0(7.9)	23.6(6.6)	356.8
有 2 条匍匐茎 <i>P. anserina</i> clone with two stolons	A	99.0(29.1)	113.0(33.2)	212.0(62.3)	36.0(10.6)	42.0(12.4)	78.0(23.0)	50.0(14.7)	340.0
	B	95.2(39.3)	80.0(33.0)	175.2(72.3)	24.5(10.1)	23.5(9.7)	48.0(19.8)	19.0(7.9)	242.2
	C	105.7(37.3)	67.7(23.9)	173.4(61.2)	27.0(9.5)	42.0(14.8)	69.0(24.3)	41.0(14.5)	283.4
	D	129.3(36.3)	126.5(35.4)	255.8(72.0)	31.5(8.8)	27.0(7.6)	58.5(16.4)	42.3(11.9)	356.6
	E	114.0(45.2)	104.0(41.3)	218.0(86.5)	10.0(4.0)	3.0(1.2)	13.0(5.2)	21.0(8.3)	252.0
	CK	166.7(43.1)	187.0(48.4)	352.7(91.5)	2.0(0.5)	0.0(0.0)	2.0(0.5)	30.7(7.9)	386.4

注:表中数据均为平均值(mg),括号内的数据为占无性系总生物量的百分比。

Note: In the table, the figures are the average (mg) and the figures in bracket are the percentages to the total biomasses of the clones

3 讨论

现有的克隆植物生态学研究大都集中在植物对光、水分、养分等资源的可塑性响应^[33,34]方面。本文将克隆形态可塑性概念应用到放牧生态学中,研究了不同放牧强度下鹅绒委陵菜的克隆形态特征和生长特性,即分株和基株的高度、根长及叶片数,间隔子长度、粗度等指标的可塑性变化。本研究结果表明,鹅绒委陵菜的匍匐茎数目、基株的高度、间隔子的长度、粗度和数目以及无性系不同构件的干重对放牧强度表现出一定的反应。放牧啃食和践踏可抑制植物的顶端生长优势,促进不定根的形成,有利于植物的克隆生长。在长期轻牧和不牧处理(E、CK 样地)中,鹅绒委陵菜的间隔子数目较多,基株较高,间隔子较长,而在重牧和次重牧条件下(A、B 样地)间隔子数目较少,基株较矮,间隔子显著缩短,这可能与放牧改变了资源状况及植物种间竞争关系有关。在放牧生境中,植物所表现出的形态可塑性可能是鹅绒委陵菜重要的生存对策之一。但植物形态可塑

性与资源浓度之间的关系还有待于进一步的研究。本研究结果表明,不牧和轻牧样地中用于鹅绒委陵菜克隆生长的平均能量投资(分株和匍匐茎的干重及其比例)小于重牧样地,这与沈振西等^[27]关于退化和未退化草甸土壤中鹅绒委陵菜能量投资格局有所不同,可能与不同生境和植被类型有关,同时说明放牧强度变大时,所营造的生境适合于鹅绒委陵菜的克隆生长与繁殖,为其形态可塑性的表达奠定了基础,这也可以从放牧强度增大时植物群落中鹅绒委陵菜的重要值不断增大(图 1)得到反映,这与刘建秀等^[8]在矮蒿草草甸对鹅绒委陵菜的相关研究结论是一致的。

许多研究表明,植物在不同环境条件下的资源分配格局反映了植物发育对环境的响应规律和资源分配对策^[35,36]。在本研究中,经过连续 17 a 不同强度的放牧后,鹅绒委陵菜在植物群落中的重要值随放牧强度加大而增加,单位面积地上现存量也随放牧强度增加而增加,这与鹅绒委陵菜的适口性及其克隆生长特征有关。由于鹅绒委陵菜的适口性相对

较差,家畜不太喜食,加之放牧抑制其它适口性好的植物的生长,使鹅绒委陵菜有较多的空间和养分资源而得以迅速生长和更新,尤其是长期重度放牧下,往往形成鹅绒委陵菜等杂类草占优势的群落。本研究也表明,单个鹅绒委陵菜无性系的生物量在不同放牧样地之间没有明显的变化规律。

总的来看,随放牧强度加大,金露梅灌丛的退化程度加重,鹅绒委陵菜无性系的匍匐茎变短,分枝强度加大,分株数目增多,间隔子变短,基株变矮,无性

繁殖能力增强,呈现出典型的生态适应策略。

由于不同植物对放牧的响应不同,因而放牧影响下的群落常表现为分异和趋同^[6]。本研究所揭示的结果表明,鹅绒委陵菜能适应较高强度的放牧生境,适合度高,可塑性强,所以高寒草场在长期重度放牧下,可演替为以鹅绒委陵菜等杂类草为优势种的重度退化草场,若再重度放牧,则容易演变为毫无利用价值的“黑土滩”,甚至可能沙化。

参考文献:

- [1] GRMES J P. The ecological significance of plasticity[A]. Jennings D H, Trewaves A J, eds. Plasticity in plants[C]. Cambridge Biologists Limited, 1986: 5- 29.
- [2] YANG CH(杨 持), YANG L(杨 理). Plasticity of clonal modules of *Leymus chinensis* in response to different environments[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.* (应用生态学报), 1998, 9(3): 265- 268(in Chinese).
- [3] JIANG X L(江小雷), ZHANG W G(张卫国), YANG ZH Y(杨振宇), et al. Influence of different disturbance on community structure and plant diversity in alpine meadow[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin.* (西北植物学报), 2003, 23(9): 1479- 1485(in Chinese).
- [4] LIU W(刘 伟), ZHOU L(周 立), WANG X(王 溪). Response of plant and rodents to different grazing intensity[J]. *Acta Ecol Sin.* (生态学报), 1999, 19(3): 378- 382(in Chinese).
- [5] ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周 立), ZHAO X Q(赵新全), et al. Influence of grazing disturbance on alpine rangeland[J]. *Grassl. China* (中国草地), 2002, 24(5): 53- 61(in Chinese).
- [6] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王 刚), ZHAO S L(赵松岭). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities[J]. *Acta Ecol Sin.* (生态学报), 1994, 14(1): 40- 45(in Chinese).
- [7] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王 刚), WANG X A(王孝安). Grazing responses of clonal *Kobresia humilis* to grazing[J]. *Acta Ecol Sin.* (生态学报), 2006, 26(1): 281- 290(in Chinese).
- [8] LIU J X(刘建秀), ZHU ZH H(朱志红), ZHENG W(郑 伟). Responses of two plant species to grazing practice in alpine and cold meadow under grazing and grazing-suspension[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin.* (西北植物学报), 2005, 25(10): 2043- 2047(in Chinese).
- [9] 周兴民, 王质彬, 杜 庆. 青海植被[M]. 西宁: 青海人民出版社, 1986.
- [10] DENG Z F(邓自发), XIE X L(谢晓玲), WANG Q J(王启基), et al. Study of reproductive strategy of *Kobresia humilis* population in alpine meadow[J]. *J. Ecol.* (生态学杂志), 2001, 20(6): 68- 70(in Chinese).
- [11] SHAN B Q(单保庆), DU G ZH(杜国祯), LIU ZH H(刘振恒). Clonal growth of rhizome forbs, *Ligularia virgaurea*, under different nutritional conditions and habitats[J]. *Acta Phytocol Sin.* (植物生态学报), 2000, 24(1): 46- 51(in Chinese).
- [12] WANG CH T(王长庭), LONG R J(龙瑞军), DING L M(丁路明). Characteristics of clonal growth of *Ligularia virgaurea* to different elevation gradient on alpine meadow[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin.* (西北植物学报), 2004, 24(10): 1805- 1809(in Chinese).
- [13] ZHU ZH H(朱志红), LIU J X(刘建秀), ZHENG W(郑 伟). Influences of resource availability and intra-specific competition on *Elymus nutans* growth and reproduction[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin.* (西北植物学报), 2005, 25(10): 2056- 2061(in Chinese).
- [14] ERIKSSON O. Ramet behavior and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*[J]. *J. Ecol.*, 1988, 76: 522- 536.
- [15] ZHOU H K(周华坤), ZHOU X M(周兴民), ZHOU L(周 立), et al. Growing characteristics of *Potentilla anserina*[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin.* (西北植物学报), 2002, 22(1): 9- 17(in Chinese).
- [16] ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周 立), ZHAO X Q(赵新全), et al. The degraded process and integrated treatment of “black soil beach” type degraded grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers[J]. *J. Ecol.* (生态学杂志), 2003, 22(5): 51- 55(in Chinese).
- [17] SHEN ZH X(沈振西), CHEN Z ZH(陈佐忠), WANG Y R(王彦荣), et al. Clonal growth of stoloniferous herb *Potentilla anserina* on degraded and non-degraded soil[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.* (应用生态学报), 2003, 14(8): 332- 336(in Chinese).
- [18] LI J Q(李军乔), WANG L X(王立祥). Elementary study on the biological characteristic of *Potentilla anserina* L. [J]. *Jour. of Northwest Sci-Tech Univ. of Agri and For.* (Nat Sci Ed.) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2003, 31(3): 190- 192(in Chinese).

- [19] ERIKSSON O. Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina*[J]. *Oikos*, 1986, 46 :82- 87.
- [20] RAUTIAINEN P, KOMULA K, HYVÄRINEN M. The effect of within-genet and between-genet competition on sexual reproduction and vegetative spread in *Potentilla anserina* ssp. *egedii*[J]. *J. Ecol.*, 2004, 92 :505- 511.
- [21] SAIKKONEN K, KOMUNEN S, VUORISALO T, MUTIKAINEN P. Interactive effects of pollination and heavy metals on resource allocation in *Potentilla anserina* L. [J]. *Ecology*, 1998, 79 :1620- 1629.
- [22] STUEFER J F, HUBER H. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species[J]. *Oecologia*, 1998, 117 :1- 8.
- [23] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), ZHOU L(周立), LIU W(刘伟), HAN F(韩发), GU S(古松). Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina*[J]. *Acta Ecol Sin.* (生态学报), 2006, 26(2) :508- 520(in Chinese).
- [24] SHENG H Y(盛海彦), LI J Q(李军乔), YANG Y ZH(杨银柱), LI H Y(李红英). Response of phenotypic plasticity of *Potentilla anserina* L. to soil moisture[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*(干旱地区农业研究), 2004, 22(3) :119- 122(in Chinese).
- [25] ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周立), LIU W(刘伟), et al. The comparison of morphological character of *Potentilla anserina* in two habitats[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 2002, 22(6) :1406- 1414(in Chinese).
- [26] ZHAO X Q, ZHOU X M. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet Haibei alpine meadow ecosystem research station[J]. *Ambio*, 1999, 28 :642- 647.
- [27] WANG Q J(王启基), ZHOU X M(周兴民), ZHANG Y Q(张堰青). Structural characteristics and biomass of *Potentilla fruticosa* shrub in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 1991, 11(4) :333- 340(in Chinese).
- [28] 任继周. 草业科学研究方法[M]. 北京: 农业出版社, 1998 :1- 29.
- [29] MA K P(马克平), HUANG J H(黄建辉), YU S H L(于顺利), et al. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China :II. Species richness, evenness and species diversities[J]. *Acta Ecol Sin.* (生态学报), 1995, 15 :268- 277(in Chinese).
- [30] ZHANG D Y(张大勇), WANG G(王刚), DU G ZH(杜国祯). Succession of the artificial grasslands in the mountain grassland area of Gannan district, Gansu[J]. *Acta Phytocol Geobot Sin.* (植物生态学与地植物学学报), 1990, 14(2) :103- 109(in Chinese).
- [31] LIU Q(刘庆), ZHONG ZH CH(钟章成). Advance in ecological research of clonal plant population and some related concepts[J]. *J. Ecol.* (生态学杂志), 1995, 14(3) :40- 45(in Chinese).
- [32] HU B ZH(胡宝忠), LIU T(刘娣). Advances in ecological research of clonal plant population[J]. *Practicult Sci.* (草业科学), 1999, 16(3) :62- 67(in Chinese).
- [33] BAZZAZ F A, GRACE J. Plant resource allocation[M]. New York: Academic Press, 1997.
- [34] DONG M(董鸣), ZHANG S H M(张淑敏), CHEN Y F(陈玉福). Plasticity in response to nutrient availability in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica*[J]. *Acta Bot Sin.* (植物学报), 2000, 42(5) :518- 522(in Chinese).
- [35] GEBER M A, WALSON M A, DE KROON H. Morphological plasticity in clonal plants: the forging concepts reconsidered[J]. *J. Ecol.*, 1997, 83 :143- 152.
- [36] SCHMID B. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants[J]. *Evol Trends in Plants*, 1990, 4 :25- 34.