

高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特征的影响^{*}

周华坤^{**} 韩发 周立 赵新全 刘伟

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 以调查统计和比较样地法研究了江河源区高寒草甸退化对典型匍匐茎植物短穗兔耳草克隆生长特征的影响。结果表明,退化草甸的植物群落结构、功能以及土壤特征发生了明显地变化,继而对短穗兔耳草无性系的克隆生长行为和形态特性产生了影响。高寒草甸退化后短穗兔耳草的匍匐茎有所增多,分支强度加大。退化草甸内短穗兔耳草的基株高度小于未退化草甸,根长大于未退化草甸,基株的叶片数目间没有明显差别。退化草甸内短穗兔耳草的分株高度显著小于未退化草甸,分株叶数明显多于未退化草甸,而根长尽管大于未退化草甸,但差异不显著。短穗兔耳草匍匐茎长度在未退化草甸内明显大于退化草甸,匍匐茎茎生叶数和匍匐茎粗度也在未退化草甸大于退化草甸。短穗兔耳草在未退化草甸用于克隆繁殖的能量投资比例高于退化草甸,其中未退化草甸内短穗兔耳草基株的干重比例略低于退化草甸,分株和匍匐茎的干重比例高于退化草甸。高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特征的这些影响,是其对高寒草甸退化导致的资源和生境差异的反应,也是对资源利用达到的最合理状态,是一种选择适应的结果。

关键词 短穗兔耳草,克隆生长特征,高寒草甸退化,形态可塑性,适应

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000 - 4890(2006)08 - 0873 - 07

Effects of alpine meadow degradation on clonal growth characteristics of *Lagotis brachystachya*. ZHOU Huakun, HAN Fa, ZHOU Li, ZHAO Xinquan, LIU Wei (Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(8): 873 ~ 879.

This paper studied the effects of alpine meadow degradation in the source region of Yangtze and Yellow Rivers on the clonal growth characteristics of typical stolon plant *Lagotis brachystachya*. The results showed that on degraded alpine meadow, the stolon number and branching intensity of *L. brachystachya* increased, and the genet and ramet were lower but their roots were longer than those on the non-degraded alpine meadow. No significant difference was observed in genet leaf number, but the ramet leaf number on degraded alpine meadow was significantly more than that on non-degraded alpine meadow. The stolon length, diameter, and leaf number of *L. brachystachya* were larger on non-degraded than on degraded alpine meadow, and the energy allocation of *L. brachystachya* for clonal reproduction was more on non-degraded than on degraded alpine meadow. The dry mass proportion of genet was less on non-degraded alpine meadow than on degraded alpine meadow, while that of ramet and stolon was in adverse. All of these were the responses of *L. brachystachya* to the variations of habitat caused by alpine meadow degradation, and the most reasonable status of this plant for its resources utilization and habitat adaptation.

Key words *Lagotis brachystachya*, clonal growth characteristics, alpine meadow degradation, morphological plasticity, adaptation.

1 引言

大多数克隆植物由于环境条件的不同而具有较强的表型可塑性,依种类不同,同一基株的克隆分株具有占据相当水平空间的能力^[25,26],在觅食行为、空间拓展性等方面表现地尤为突出。许多研究表明,匍匐茎植物的克隆生长习性使其在形态、生理等方面表现出一定的可塑性,并可以通过自身的可塑性变化实现在异质性生境中对有效资源的获取^[3,12,18,19,29]。因此,研究克隆植物在不同退化阶段植被下克隆构型的可塑性以及生物量分配特征,

探讨其对异质性资源的利用和适应对策,具有一定的理论意义。青藏高原江河源地区的高寒草甸由于放牧、鼠类活动和气候暖干化等人为和自然因素干扰而大量退化,形成大量的斑块化生境和大面积的次生裸地“黑土滩”^[16],为克隆植物表型可塑性的发挥提供了充足的空间。然而,由于退化草地土壤养

^{*}中国科学院“西部之光”人才培养计划项目(jc050175)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-339-04)、西部开发科技行动项目(2005BA901A20)和青海省重点科技攻关资助项目(2005-N-117)。

^{**}通讯作者

收稿日期:2005 - 03 - 02 接受日期:2006 - 02 - 26

分和物理特性的变异^[16,22],可能影响了克隆植物某些特性的表达,所以通过对克隆植物在退化草甸生境和非退化草甸生境中克隆生长特征的对比研究,可以揭示克隆植物对不同生境的生态适应对策和适应机制,验证生境适应假说,为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,并为高寒退化草甸植被的恢复与重建提供依据。

在高寒冷湿环境下,青藏高原高寒草甸大部分植物具有较强的适应性和无性繁殖能力^[15],其中短穗兔耳草 (*Lagotis brachystachya*) 是比较典型的匍匐茎类克隆植物,具有游击型克隆生长习性,对异质性资源有较强的可塑性,是退化草甸中典型的杂类草植物种。本研究通过对短穗兔耳草在退化草甸生境和非退化草甸生境中克隆生长特征的比较研究,分析讨论了高寒草甸退化对其形态可塑性变化以及不同构件生物量投资分配的影响。

2 研究地区与研究方法

2.1 自然概况

本项研究选在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°22' ~ 34°20' N, 100°30' ~ 100°29' E, 海拔 3 800 ~ 4 800 m。该地区为典型的高原大陆性气候特点,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 629.9 ~ 623.8 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 以下,全年无绝对无霜期。年降水量为 420 ~ 560 mm,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 (*K. pygmaea*)、二柱头草 (*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa* sp.)、异针茅 (*Stipa aliena*)、短穗兔耳草、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。

短穗兔耳草为玄参科多年生草本植物,是一种典型的匍匐茎型莲座状植物^[21]。在海拔 2 300 ~

4 500 m 的高山草原、河滩草地、沟边及林间空地分布广泛。根簇生,肉质,匍匐走茎紫红色,可达 30 cm 以上,直径 1 ~ 2 mm。叶基生,莲座状,花期 5 ~ 6 月。短穗兔耳草是高寒草甸的常见伴生种,具有很强的无性繁殖能力,在自然生境中,生长季节内常常可观察到该植物呈水平放射状的地面匍匐茎网络系统,局部区域内其它植物种很难侵入,一般形成单种群落。图 1 显示了短穗兔耳草在生长季节的无性系结构和营养扩散过程。

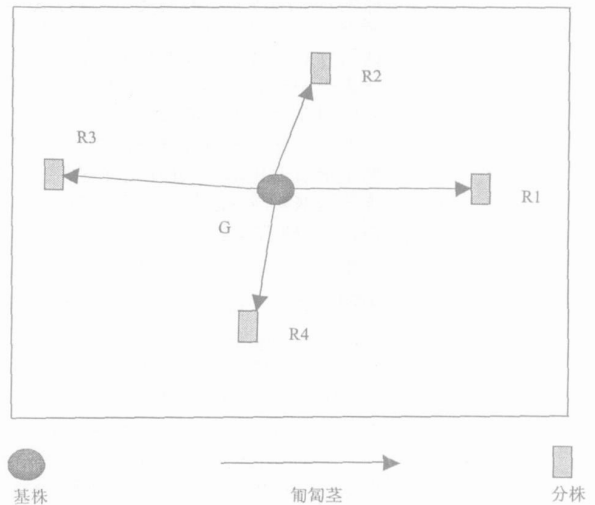


图 1 短穗兔耳草的无性系结构和匍匐茎扩散
 Fig. 1 Diagrammatic clonal architecture and stolon spread of *L. brachystachya*
 注:G 为基株或母株,R1..R4 为第一条... 第四条匍匐茎末端的各个无性分株。

2.2 研究方法

2.2.1 野外调查与取样 2002 年 8 月中下旬在研究地点分别选择一块未退化和退化高寒草甸作为研究样地 (50 m × 50 m),以空间代替时间,研究草地退化对典型匍匐茎植物短穗兔耳草的克隆繁殖和生长特征的影响,依照随机步长法分别在两个样地随机选择短穗兔耳草无性系 43 个样本进行参数采集。测定参数包括基株和分株的株高、根长、叶数,分株数目,匍匐茎数目和茎生叶数,以及匍匐茎长度和粗度等,对所收集的样本按匍匐茎、茎生叶、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 24 h 后,称其干重。同时在两个样地内分别随机选择 6 个样方 (25 cm × 25 cm) 进行植物群落调查,调查参数包括样方内所有植物种的分盖度、高度和密度,以及植物群落的高度和盖度,然后齐地面分

种剪草,烘干称重。2002年8月下旬在两个样地内采集0~20cm表层土壤,4次重复,取混合样,经过预处理后分别进行速效氮、速效磷、速效钾、全氮、全磷、全钾,有机质、全盐量的测定,另外,土壤容重用HY-1000土壤容重仪测定,土壤含水量的测定用AZS-2土壤水分探测仪,每个样地内重复测定15次。

2.2.2 数据分析 试验数据采用SPSS软件进行统计分析,两样地各个植物种群的重要值(IV)^[4]按以下计算:

重要值 = (相对盖度 + 相对地上生物量) / 2 × 100

生物多样性指数^[1]的计算包括:

丰富度指数。

$$S = n$$

式中, n 为样方中的物种数;

物种多样性指数 Shannon-Wiener 指数。

$$H = - \sum_{i=1}^s (P_i \cdot \ln P_i)$$

式中, P_i 是种 i 的相对重要值;

均匀度指数 Pielou 指数。

$$E_1 = H / \ln(S)$$

牧草质量按张大勇等^[9]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。

3 结果与分析

3.1 未退化和退化高寒草甸的基本特征

3.1.1 植被特征 高寒草甸退化后,群落结构和功能都发生了明显地变化。未退化高寒草甸是以矮蒿草、致细柄茅(*Ptilagrostis concinna*)和垂穗披碱草等优良牧草为优势种的高寒植被,而退化高寒草甸则以细叶亚菊、白苞筋骨草(*Ajuga lupulina*)、甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)、萼果香薷(*Elsholtzia calycocarpa*)、短穗兔耳草和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等毒杂草为优势种的高寒植被类型。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退化高

寒草甸(表1)。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退化高寒草甸,其中高度之间的差异不显著(表1)。

表1 未退化和退化高寒草甸的植物群落特征

Tab.1 Characteristics of plant community of non-degraded and degraded alpine meadows

	未退化高寒草甸	退化高寒草甸
物种总数	36	22
物种丰富度(种/25cm×25cm)	18.50 ^a ± 1.76	10.33 ^b ± 2.58
物种多样性指数	2.11 ^a ± 0.11	1.58 ^b ± 0.46
均匀度指数	0.72 ^a ± 0.04	0.68 ^a ± 0.18
高度(cm)	3.58 ^a ± 1.88	3.42 ^a ± 0.86
盖度(%)	89.50 ^a ± 6.16	46.50 ^b ± 25.02
地上生物量(g/25cm×25cm)	15.48 ^a ± 2.98	6.47 ^b ± 4.17
草场质量指数(IGQ)	2.44 ^a ± 0.43	0.17 ^b ± 0.12

注:数据为平均值 ± 标准差。各行数据右上角如有相同字母,则差异不显著($P > 0.05$)。

未退化草甸内短穗兔耳草属于一般的伴生种,群落中重要值较低(图2),而在退化草甸内重要值较高(图2),成为植物群落中主要的伴生杂草。不同退化草甸内短穗兔耳草的重要值差异显著($t > t_{0.01}$, $P < 0.01$)。

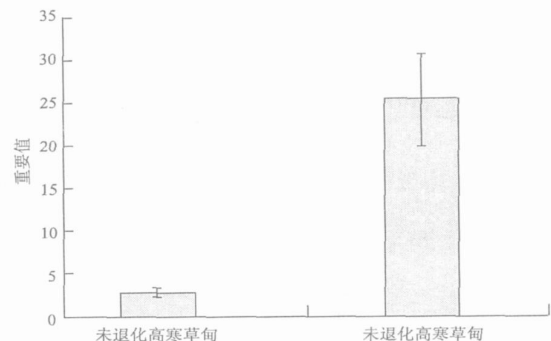


图2 高寒草甸退化后短穗兔耳草的重要值变化

Fig.2 IV variation of *L. brachystachya* after the alpine meadow degradation

3.1.2 土壤特征 未退化高寒草甸的土壤容重小于退化高寒草甸,而土壤湿度大于退化高寒草甸(表2),这与未退化高寒草甸植被层植物密集,地下根量大等原因有关。未退化高寒草甸的土壤养分指标参数(如有机质、速效氮、速效磷、速效钾等)都大于退化高寒草甸(表2),说明从未退化高寒草甸到退化高寒草甸,随着植被的退化,土壤也日趋贫瘠化。

可以看出,未退化高寒草甸的植物地上生物量高,物种丰富度高,优良牧草比例大,土壤速效养分含

表2 未退化和退化高寒草甸的土壤环境特征

Tab.2 Soil properties (0~20 cm) of non-degraded and degraded alpine meadows

	容重 (g cm ⁻³)	土壤含水量 (mg g ⁻¹)	有机质 (mg g ⁻¹)	速效氮 (mg g ⁻¹)	全氮 (mg g ⁻¹)	速效磷 (mg g ⁻¹)	全磷 (mg g ⁻¹)	速效钾 (mg g ⁻¹)	全钾 (mg g ⁻¹)	全盐 (mg g ⁻¹)
未退化草甸	1.20	287.5	84.4	0.060	4.1	0.11	0.71	0.20	18.6	1.07
退化草甸	1.57	105.6	63.8	0.015	3.4	0.097	0.51	0.15	18.4	0.68

量高,而退化高寒草甸的植物地上生物量低,物种丰富度低,优良牧草比例小,土壤速效养分含量低,按照高寒草甸的退化分级标准^[6],该高寒草甸的退化程度为重度。高寒草甸的严重退化,包括了植被和土壤两个子系统的退化。由于短穗兔耳草所处的植被和土壤背景都发生了明显变化,所以,高寒草甸的退化将直接对短穗兔耳草克隆生长特征产生影响。

3.2 高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特性的影响

3.2.1 具有不同匍匐茎的样本及其比例

短穗兔耳草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条、第3条等,与高寒草甸典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜^[18]和水葫芦苗(*Halerpestes cymbalaris*)^[17]的划法一致。未退化草甸内短穗兔耳草以具有一条匍匐茎的样本为绝对优势,比例超过60.0%,不具有匍匐茎的样本次之,占13.95%,具有2、3、4条匍匐茎的样本较少,未出现有4条以上匍匐茎的样本(表3);退化草甸内短穗兔耳草内以具有1、3和4条匍匐茎的样本为较多,具有2条匍匐茎和不具有匍匐茎的样本较少,并且出现了有6条匍匐茎的样本1例(表3)。与未退化草甸相比,退化草甸内不具有匍匐茎的样本基本没有变化,但具有较多匍匐茎的样本明显增多,说明随着草甸退化程度加剧,单个短穗兔耳草无性系样本的匍匐茎有所增多,分支强度加大。

3.2.2 基株

基株或称基元,指来源于种子或进行营养繁殖的一个亲本^[7]。在同一草甸中,具有不同匍匐茎的短穗兔耳草基株高度没有显著差别,基株根长随着短穗兔耳草

表3 具不同匍匐茎的短穗兔耳草无性系样本数及其比例

Tab.3 Sample number and its proportion of *L. brachystachya* clone with different stolons

短穗兔耳草	未退化草甸		退化草甸	
	样本数	比例(%)	样本数	比例(%)
有零条匍匐茎	6	13.95	6	13.95
有1条匍匐茎	26	60.47	11	25.58
有2条匍匐茎	4	9.30	6	13.95
有3条匍匐茎	4	9.30	9	20.93
有4条匍匐茎	3	6.98	10	23.26
有4条以上匍匐茎	0	0	1	0.23
总计	43	100	43	100

匍匐茎数目的增加而增加(表4)。短穗兔耳草无性系的基株叶数目在退化草甸内随着无性系匍匐茎数目的增加而增加,未退化草甸内无明显规律可循(表4)。退化草甸内短穗兔耳草无性系的基株高度小于未退化草甸,而根长大于未退化草甸(表4),基株的叶片数目间没有明显差别($P > 0.05$)。

3.2.3 分株

分株是指产生于同一基株的无性系小株的集合^[7],短穗兔耳草的匍匐茎在生长过程中,茎节末端上产生新的幼苗和不定根,进而形成新株(图1)。在新分株生长初期,依然依附于匍匐茎上以通过整合作用获取养分,只有匍匐茎断裂后才形成新的个体。本研究将依附在匍匐茎之上的幼苗称其分株。在同一草甸内,具有不同匍匐茎的短穗兔耳草分株的高度、根长和叶数都没有明显变化规律(表5)。退化草甸内短穗兔耳草无性系的分株高度显著小于未退化草甸($P < 0.05$),分株叶数明显多于未退化草甸($P < 0.05$),而根长尽管大于未退化草甸(表5),但差异不显著($P > 0.05$)。

表4 不同退化草甸内短穗兔耳草无性系的基株

Tab.4 Genet of *L. brachystachya* clone in different degraded meadows

短穗兔耳草	未退化草甸			退化草甸		
	基株高度 (cm)	基株根长 (cm)	基株叶数(片)	基株高度 (cm)	基株根长 (cm)	基株叶数(片)
有1条匍匐茎	3.46	8.03	7.85	1.80	9.91	7.73
有2条匍匐茎	4.80	8.88	6.50	2.38	11.75	7.83
有3条匍匐茎	3.60	9.20	7.25	2.60	12.83	8.44
有4条匍匐茎	4.27	10.33	10.33	2.30	12.32	9.20
平均	4.03 ± 0.62	9.11 ± 0.95	7.98 ± 1.66	2.27 ± 0.34	11.70 ± 1.27	8.30 ± 0.68

注:数据均为平均值。

3.2.4 匍匐茎 匍匐茎的形态特征不仅影响克隆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^[20]。在同一种草甸内,具有不同匍匐茎的短穗兔耳草无性系的匍匐茎茎生叶数、长度和粗度都没有明显变化规律(表6)。除了短穗兔耳草无性系的匍匐茎长度在未退化草甸内明显大于退化草甸(表6, $P < 0.05$)外,匍匐茎茎生叶数和匍匐茎粗度也在未退化草甸大于退化草甸(表6, $P > 0.05$)。

3.2.5 生物量 任何生物的能量均有其合理分配,并通过这种能量使用的协调来促进自身的有效生存与繁殖。在资源异质性生境中,典型匍匐茎克隆植物的能量分配格局表现出了比较明显的特征。不论未退化或退化草甸,随着短穗兔耳草无性系匍匐茎数目的增加,不同构件和整个无性系的干重都有增

加的趋势,但规律性不如鹅绒委陵菜明显^[18],而且不同构件的干重呈现出基株 > 匍匐茎 > 分株 > 茎生叶的规律(表7、表8)。退化草甸内短穗兔耳草无性系分株、匍匐茎和茎生叶的干重比例随无性系匍匐茎数目的增加而增加,而基株干重比例则随着无性系匍匐茎数目的增加而降低(表8),未退化草甸内当短穗兔耳草无性系的匍匐茎数 < 4 时符合这种规律(表7),随着短穗兔耳草无性系匍匐茎数目的增加,用于克隆繁殖的能量投资都有增加的趋势。总体上看,未退化草甸内短穗兔耳草基株的干重比例略低于退化草甸(表7、表8),分株和匍匐茎的干重比例高于退化草甸,说明短穗兔耳草在未退化草甸用于克隆繁殖的能量投资比例高于退化草甸,这和高寒草甸典型匍匐茎植物鹅绒委陵菜有相似之处^[12]。

表5 不同退化草甸内短穗兔耳草无性系的分株

Tab.5 Ramet of *L. brachystachya* clone in different degraded meadows

短穗兔耳草	未退化草甸			退化草甸		
	分株高度(cm)	分株根长(cm)	分株叶数(片)	分株高度(cm)	分株根长(cm)	分株叶数(片)
有1条匍匐茎	1.42	3.06	4.67	0.35	1.67	6.45
有2条匍匐茎	1.13	2.69	3.57	0.62	3.59	6.50
有3条匍匐茎	1.12	3.05	3.64	0.78	3.34	5.52
有4条匍匐茎	0.85	2.73	3.08	0.65	3.07	6.21
平均	1.13 ±0.23	2.88 ±0.20	3.74 ±0.67	0.60 ±0.18	2.92 ±0.86	6.17 ±0.45

注:表中数据均为平均值。(下同)。

表6 不同退化草甸内短穗兔耳草无性系的匍匐茎

Tab.6 Stolon of *L. brachystachya* clone in different degraded meadows

短穗兔耳草	未退化草甸			退化草甸		
	茎生叶数(片)	长度(cm)	粗度(mm)	茎生叶数(片)	长度(cm)	粗度(mm)
有1条匍匐茎	12.48	16.14	1.01	12.55	12.77	0.91
有2条匍匐茎	10.50	12.81	0.88	13.83	14.68	1.08
有3条匍匐茎	14.91	16.56	1.09	11.93	14.86	0.91
有4条匍匐茎	12.25	15.05	0.88	10.95	11.86	0.91
平均	12.54 ±1.81	15.14 ±1.68	0.97 ±0.10	12.32 ±1.21	13.54 ±1.47	0.95 ±0.09

表7 未退化草甸内短穗兔耳草不同构件的干重(mg)分配

Tab.7 Dry mass allocation to different modules of *L. brachystachya* in non-degraded meadow

短穗兔耳草	基株地上	基株地下	基株	分株地上	分株地下	分株	匍匐茎	茎生叶	无性系
	有1条匍匐茎 (n=26)	214.2 (45.6)	172.6 (36.8)	386.8 (82.4)	17.2 (3.7)	23.3 (5.0)	40.5 (8.7)	38.2 (8.2)	3.2 (0.7)
有2条匍匐茎 (n=4)	185.3 (39.6)	179.0 (38.3)	364.3 (77.9)	24.0 (5.1)	26.0 (5.6)	50.0 (10.7)	47.0 (10.0)	6.5 (1.4)	467.8
有3条匍匐茎 (n=4)	209.3 (34.3)	167.5 (27.5)	376.8 (61.8)	35.8 (5.9)	63.0 (10.3)	98.8 (16.2)	123.7 (20.3)	10.3 (1.7)	609.6
有4条匍匐茎 (n=3)	437.0 (42.7)	352.0 (34.3)	789.5 (77.0)	36.0 (3.5)	64.3 (6.3)	100.3 (9.8)	121.7 (11.9)	13.0 (1.3)	1024.0

注:括号内的数据为占无性系总生物量的比例,单位为%。(下同)。

表8 退化草甸内短穗兔耳草不同构件的干重(mg)分配

Tab.8 Dry mass allocation to different modules of *L. brachystachya* in degraded meadow

短穗兔耳草	基株 地上	基株 地下	基株	分株 地上	分株 地下	分株	匍匐茎	茎生叶	无性系
有1条匍匐茎 (n=11)	288.8 (57.3)	164.9 (32.7)	453.7 (90.0)	8.3 (1.6)	8.8 (1.8)	17.1 (3.4)	28.9 (5.7)	4.3 (0.9)	504.0
有2条匍匐茎 (n=6)	458.0 (51.7)	255.5 (28.8)	713.5 (80.5)	33.2 (3.7)	41.7 (4.7)	74.9 (8.4)	85.0 (9.6)	12.8 (1.5)	886.2
有3条匍匐茎 (n=9)	422.4 (48.1)	234.9 (26.8)	657.3 (74.9)	42.7 (4.9)	50.6 (5.8)	93.3 (10.7)	110.7 (12.6)	16.2 (1.8)	877.5
有4条匍匐茎 (n=10)	368.7 (40.9)	268.5 (29.7)	637.2 (70.6)	67.8 (7.5)	70.7 (7.8)	138.5 (15.3)	107.9 (12.0)	18.7 (2.1)	902.3

4 讨论

植物分布丰度的变化决定个体的适合度变化,即局部生存环境对植物生活史对策有着直接的影响^[28]。群落性质、种间竞争、土壤特征和微气候因素等生境因子影响着植物的生长、生存和繁殖。高寒草甸退化改变了植物群落的结构、功能(表1),土壤特性(表2)等,下垫面发生了显著改变。本研究表明,退化草甸由于植物群落的物种组成、数量、盖度及其生境特征显著变异,对典型匍匐茎植物短穗兔耳草无性系的克隆生长行为和无性系的形态特性产生了影响。

高寒草甸是由多年生草本植物组成,单位面积内种数多,密度大,物种间不论地上还是地下,竞争十分激烈。竞争是塑造植物形态、生活史的主要动力之一^[10],也是群落结构组建的主导因子^[2]。高竞争环境中无性系植物往往通过间隔子或匍匐茎长度增加、粗度变大使基株迅速拓展到新的领域,避免不利的生存环境,或降低不利环境所带来的影响。另外,匍匐茎长距离延伸可以使无性系迅速扩散,增加分株独立后的生存机会,通过分株的风险分摊来降低基株的死亡风险,增加克隆植物种群在群落中的适合度^[8],这对稳定群落中竞争能力相对弱的游击型克隆植物来说,可能是维持种群持续存在的机制之一。同时匍匐茎又具有储藏功能,其形态变化有助于提高无性系的营养保证^[18]。未退化草甸内种的饱和度、丰富度、多样性指数、均匀度、总盖度、平均高度、地上生物量和草场质量指数等群落特征参数均高于退化草甸(表1),所以未退化草甸内短穗兔耳草无性系的匍匐茎长度、粗度高于退化草甸内短穗兔耳草的对应参数(表6),短穗兔耳草无性系象其它匍匐茎植物^[12]一样,通过匍匐茎的调节策略来克服不利的外界环境,达到有效繁衍的目的。

克隆分株种群特征,尤其是种群密度和分株间隔距离及其在不同生境中的变化,能反映和指示植物的生态适应对策。研究发现,克隆植物的许多性状对基质养分条件的差异表现出一定的可塑性^[14,24]。克隆植物觅食行为的表证之一是在资源水平较高或较好的生境条件下克隆分株间的间隔物或匍匐茎较短,密度较大^[23]。本研究中未退化草甸土壤中的速效养分含量高于退化草甸(表2),短穗兔耳草无性系匍匐茎反而较长(表6),这与未退化草甸群落内其它植物种对土壤养分的强大竞争摄取作用及较厚的草皮层等环境因素有关。

在资源异质性分布的环境中,克隆植物往往通过克隆构型的可塑性变化来调整资源获取对策,具有重要的生态学意义^[13]。土壤养分、水分异质性及其光资源异质性等,在未退化草甸和退化草甸两种生境下是明显存在的^[5,16]。短穗兔耳草无性系通过形态可塑性实现了对资源的有效觅食和摄取。而实现克隆植物对异质性分布必需资源的有效获取要求资源吸收结构(克隆分株)放置格局与生境资源异质性之间的精细协调,不仅包括决定资源吸收结构水平放置的匍匐茎长度和分支强度的可塑性,而且也包括决定资源吸收结构垂直放置的分株本身的形态可塑性^[11],这往往由克隆植物的基株、分株和匍匐茎等构件特征参数在不同生境中的差异上中得到了体现。如短穗兔耳草基株和分株的高度在未退化草甸都大于退化草甸(表4、表5),与未退化草甸内种间强大的竞争作用有关,为了获取必要的资源,尤其是光资源,必须配置较高的基株和分株构件高度。

同样,短穗兔耳草无性系不同构件的能量分配受环境资源条件和群落性质的影响也较大,这在表7、表8中已得到生动体现。当高寒草甸由未退化植被演替为退化植被时,用于克隆繁殖的分株和匍匐茎等能量分配比例有减小的趋势。在未退化草甸

中,由于种间竞争作用强,克隆植物必须付出较多的能量代价才可占据一定的生境,获取必须资源,而在退化草甸内,地上、地下的竞争相对较弱,付出较小的能量投资和代价就可获得在未退化草甸中等价的资源。短穗兔耳草对上述这些由于高寒草甸退化导致的资源差异的反应,是其对资源利用达到的最合理状态,是一种选择适应的结果。

生境适应假说^[27]认为克隆植物觅食行为赖以实现的克隆形态可塑性是与生境的资源状况相适应的。短穗兔耳草无性系通过形态可塑性克服和缓解由必需资源分布异质性带来的摄取困难,使其形态可塑性与高寒草甸退化生境的资源状况相适应,进而维持和增加了在不同生境下的适合度。本研究为生境适应假说提供了又一例证。

当高寒草甸由未退化草甸演变到退化草甸阶段时,有利于一些杂类草的入侵和繁衍,如典型克隆植物鹅绒委陵菜和短穗兔耳草在植物群落中的重要值都明显增加^[16](图2),它们在群落中的适合度也明显增加,通过强大的克隆繁殖功能,有时甚至形成密集的匍匐茎网状结构,极大地提高了植被盖度,保持了土壤水分,这在一定程度上阻止了整个群落向盖度很低,容易沙化的“黑土滩”方向演化,同时为高寒草甸的恢复演替和其它植物,特别是优良牧草的侵入创造了条件,所以在这个意义上,短穗兔耳草及其强大的克隆生长特征在高寒草甸退化演替中起到了阻击者的角色。

参考文献

- [1] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 1995. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究—丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报, 15:268~277.
- [2] 王刚, 张大勇. 1996. 生物竞争理论[M]. 西安:陕西科学技术出版社, 106~137.
- [3] 王艳红, 王珂, 邢福. 2005. 匍匐茎草本植物形态可塑性、整合作用与觅食行为研究进展[J]. 生态学杂志, 24(1):70~74.
- [4] 任继周. 1998. 草业科学研究方法[M]. 北京:中国农业出版社, 1~29.
- [5] 刘伟, 王启基, 王溪, 等. 1999. 高寒草甸“黑土型”退化草地的成因和生态过程[J]. 草地学报, 7(4):300~307.
- [6] 刘伟, 王溪, 周立, 等. 2003. 高原鼠兔对小嵩草草甸的破坏及其防治[J]. 兽类学报, 23(3):214~219.
- [7] 刘庆, 钟章成. 1995. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念[J]. 生态学杂志, 14(3):40~45.
- [8] 朱志红, 李希来, 乔有明, 等. 2004. 克隆植物矮蒿草在放牧选择压力下的风险分散对策研究[J]. 草业科学, 21(12):62~68.
- [9] 张大勇, 王刚, 杜国祯. 1990. 甘南山地草原人工草场的演替[J]. 植物生态学与地植物学学报, 14(2):103~109.
- [10] 李博, 陈家宽, A. R. 沃金森. 1998. 植物竞争研究进展[J]. 植物学通报, 15(4):1~11.
- [11] 李镇清. 1999. 克隆植物构型及其对资源异质性的响应[J]. 植物学报, 41(8):893~895.
- [12] 沈振西, 周兴民, 陈佐忠, 等. 2003. 退化与未退化土壤鹅绒委陵菜的克隆生长特征[J]. 应用生态学报, 14(8):1332~1336.
- [13] 陈劲松, 董鸣, 于丹, 等. 2004. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征[J]. 应用生态学报, 15(8):1383~1388.
- [14] 单保庆, 杜国祯, 刘振恒. 2000. 不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄帚橐吾的克隆生长[J]. 植物生态学报, 24(1):46~51.
- [15] 周兴民, 赵新全, 王启基. 2001. 中国嵩草草甸[M]. 北京:科学出版社.
- [16] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 2003. 江河源区“黑土滩”型退化草甸的形成过程与综合治理[J]. 生态学杂志, 22(5):51~55.
- [17] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 2004. 水葫芦苗的生长特征研究[J]. 西北植物学报, 24(10):1798~1804.
- [18] 周华坤, 周兴民, 周立, 等. 2002. 鹅绒委陵菜的生长特征[J]. 西北植物学报, 22(1):9~17.
- [19] 罗学刚, 董鸣. 2002. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对不同海拔的可塑性反应[J]. 应用生态学报, 13(4):399~402.
- [20] 胡宝忠, 刘娣. 1999. 无性系植物种群的研究进展[J]. 草业科学, 16(3):62~67.
- [21] 郭本兆. 1987. 青海经济植物志[M]. 西宁:青海人民出版社.
- [22] 曹广民, 吴琴, 李东, 等. 2004. 土壤-牧草氮素供需状况变化对高寒草甸植被演替与草地退化的影响[J]. 生态学杂志, 23(6):25~28.
- [23] 董鸣. 1996. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为[J]. 植物学报, 38(10):828~835.
- [24] Alert P. 1991. Nitrogen sharing among ramets increase clonal growth in *Fragaria chiloensis*[J]. *Ecology*, 72:69~80.
- [25] Cook RE. 1985. Growth and development in clonal plant population[A]. In: Jack JB, ed. Population biology and evolution of clonal organisms[C]. New Haven: Yale University Press, 259~296.
- [26] Dong M, Kroon H. 1994. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cyndon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes[J]. *Oikos*, 70:99~106.
- [27] Hoeven EC, Kroon H, During HJ. 1990. Fine-scale spatial distribution of leaves and shoots of two chalk grass land perennials[J]. *Vegetatio*, 86:151~160.
- [28] Silvertown JW. 1982. Introduction to Plant Population Ecology[M]. London and New York:Blackwell Scientific, 108~120.
- [29] Stuefer JF, Huber H. 1999. The role of stolen internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina*[J]. *Ecol. Lett.*, 2(3):135~139.

作者简介 周华坤,男,1974年生,博士。主要从事植物生态学研究。发表论文20余篇。E-mail: qzhhk1974@yahoo.com.cn

责任编辑 王伟