

高寒草甸垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 种群繁殖对策的研究

邓自发 王文颖 王启基 周兴民 李英年

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 种群由于生境的不同、分蘖枝密度差异导致每穗种子数和根状茎长度都有很大差异。垂穗披碱草种子生产的可塑性通过调节每穗种子数来实现的, 而不是变化种子大小和重量来完成。在适宜的温度下垂穗披碱草种子发芽率可达 96% 以上, 发芽势为 95% 左右。垂穗披碱草地上部分生物量占优势, 营养繁殖器官(根状茎)的比例较低, 有性繁殖器官(穗和种子)的分配比例相对较高。在整个生活周期中总繁殖效力为 26.75%, 其中营养繁殖效力和有性繁殖效力的比值为 1.03。由此可见, 在高寒生境中对垂穗披碱草种群采用营养和有性两种繁殖方式维持和扩大其种群, 而且两种方式所占比例相差不大。

关键词: 高寒草甸; 垂穗披碱草种群; 繁殖对策

植物繁殖生态学作为一门新兴学科, 在生活史进化理论的促进下, 已成为植物生态学研究热点之一, 而繁殖对策又是这些研究的焦点和核心 (Marchand, 1980; Fenner, 1985; 邓自发等, 1996)。垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 属耐寒中生、疏丛型禾本科植物, 在青藏高原分布较为广泛, 适于生长在土壤疏松、温暖向阳的河谷阶地、山麓和滩地, 是一种刈牧兼用的优良牧草。有关天然垂穗披碱草种群生长节律、生物量季节和年度动态, 以及主要生态因子与垂穗披碱草生长发育的关系 (王启基等, 1990); 披碱草属牧草种子发芽生物学特性进行了研究 (张众等, 1990)。但对高寒草甸垂穗披碱草种群繁殖对策的研究尚无报道。研究该植物在不同生境中的繁殖对策不仅可探讨它对环境的适应能力以及在该生境中的生殖和生产潜能, 而且为优良种质的选育、生物多样性保护、种群动态的预测以及退化草地的恢复与重建提供科学依据。

* 本研究属中国科学院海北高寒草甸生态系统开放站基金课题。
本文于 1997 年 6 月 5 日收到。

材料与方法

1. 野外调查

该项研究于1993年5~10月,在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放站进行。定位站的自然环境和植被状况已有专文报道(杨福国,1982;周兴民,1982)。

在海北站选择具有代表性的三种不同演替阶段的植物群落为试验样地。I型:土质疏松,垂穗披碱草占绝对优势的次生植物群落,群落盖度在80%以上。II型:土壤较疏松,原生植被受破坏程度不大,垂穗披碱草主要生长在原生植被破坏后的裸露地段,群落盖度约60%,主要伴生种有西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*),美丽风毛菊(*Saussurea superba*)等。III型:土质坚实,垂穗披碱草种群随机分布在原生植被未受破坏的天然矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸中,建群种为矮嵩草,伴生种有羊茅(*Festuca ovina*),早熟禾(*Poa* spp.),棘豆(*Oxytropis* spp.)等,此类型在海北站地区最为普遍。

9月初分别对三种样地中的垂穗披碱草的分蘖枝和生殖枝密度作了调查,取样面积为25cm×25cm,10次重复。且在结实结束期(9月底),分别随机采生殖枝30个,逐穗剥取种子,对成熟种子的穗和每穗种子数进行统计分析。同时大量采集垂穗披碱草种子以备发芽实验用。在三种不同生境中分别挖取垂穗披碱草植株30株,深度约25cm,尽量保证其植株的完整性,统计每一植株的总枝数、营养枝数、生殖枝数、分蘖芽数和根状茎长度及生物量。

2. 萌发实验

从三个生境采集的垂穗披碱草种子分别存放2个月后(至11月),挑出饱满、无病害的种子放入有湿滤纸的培养皿中,在温度为20℃的恒温箱内测定其发芽率和发芽势。自有幼苗出现之日起每天跟踪记录发芽的幼苗数,3次重复。

3. 繁殖效力(reproductive effort)的测定

由于III型群落在海北站地区最为普遍,占垂穗披碱草分布区的95%以上,所以从植物返青时起以15天为间隔从III型生境中挖取垂穗披碱草植株30株,用水将根和根状茎上的泥土洗净、晾干,再按根、根状茎、叶、茎秆、种子和穗分类,将分开的样品分别装入纸袋中烘干(80℃,24小时),称重,按下列公式计算繁殖效力(Thompson et al., 1981),研究其能量分配模式与繁殖对策:

$$\text{有性繁殖效力} = \frac{\text{穗(种子+花)}}{\text{总生物量}} \quad (\text{干重})$$

$$\text{营养繁殖效力} = \frac{\text{根状茎+芽}}{\text{总生物量}} \quad (\text{干重})$$

$$\text{总繁殖效力} = \text{有性繁殖效力} + \text{营养繁殖效力}$$

研究结果

1. 垂穗披碱草种群种子生产能力

繁殖对策是指生物对环境的生殖适应趋势，主要包括两个因素：一是单位时间产生的繁殖体数目，它直接与种群增长率有关；另一是影响繁殖体存活和生长的特性，如种子大小、表面特征及繁殖体的扩散能力等 (Bostock et al., 1979)。调查结果表明，在不同演替阶段的植物群落中，垂穗披碱草种子生产能力差异较大 (表 1)。在 I 型群落中每平方米有垂穗披碱草种群的种子 22726.0 粒，II 型群落中每平方米有种子 6145.0 粒，III 型群落中每平方米仅有 1248.0 粒，而种子千粒重差异不明显。这种差异主要是植物群落在放牧、鼠虫害等干扰下，向退化演替方向发展，处在不同演替阶段的植物群落因生境、优势种和群落结构的差异，使垂穗披碱草生殖枝密度不同所致。在 I 型群落中每平方米垂穗披碱草生殖枝密度是 II 型的 3 倍，III 型的 10 倍。每穗种子数也有差异，在 I 型群落中垂穗披碱草种群每穗种子数为 27.5 粒，最长达 45 粒；II 型和 III 型群落中每穗种子数分别为 22.2 粒和 15 粒。另外单位面积上垂穗披碱草的生殖枝占总分蘖枝的比例亦有所不同。在 III 型群落中生殖枝所占比例最高，达 33.1%，而在 II 型和 I 型群落中分别只占 27.9% 和 27.1%。

表 1 不同群落中垂穗披碱草种子生产能力

Table 1 Seed productive potency of *Elymus nutans* in different communities

群落类型 Type of communities	生殖枝数** (枝/m ²) No. of reproductive tiller	有效穗比例 effective ear Percent (%)	每穗种子数* Seed number per ear	总种子数 (粒/m ²) Total seed number	种子千粒重(克) weight of 1000 seeds (g)
I 型 Type I	826.40 ±211.50	100	27.50 ±9.58	22726	1.9414
II 型 Type II	276.80 ±71.60	100	22.20 ±7.00	6144.96	1.9411
III 型 Type III	83.20 ±51.60	100	15.00 ±5.52	1248	1.9417

* $p > 0.05$; ** $p > 0.01$

2. 垂穗披碱草营养繁殖能力

垂穗披碱草是广泛分布于青藏高原，具有典型根状茎的禾草，根状茎节间明显，分蘖芽直接在节上形成。在不同群落及生境条件下垂穗披碱草无性系种群的数量动态和个体发育有明显的差异 (表 2)。在 I 型群落中垂穗披碱草无性系种群的分蘖枝总数最多，平均为 16 枝，芽、营养枝和生殖枝均大于 II、III 型。其中，平均有芽 5.9 个，占总枝数的 37.6%，营养枝 7.0 个，占 42.4%，生殖枝 2.9 个，占 20.0%。在 II 型中每个垂穗披碱草无性系种群有分蘖枝 13 个，其中芽有 4.3 个，营养枝 6.0 个，生殖枝 2.8 个，分别占

总分蘖枝数的 34.8%，43.4%和 21.2%。而在Ⅲ型生境中每个垂穗披碱草无性系种群分蘖枝总数为 7.0 个，其中芽只有 2.2 个，营养枝 3.3 个，生殖枝 1.5 个，分别占总分蘖枝数的 31.3%，45.6%和 23.1%。由于 3 个群落的环境条件不一样，尤其土壤坚实度的差异明显(王启基, 1990)，而垂穗披碱草属地下芽根茎疏丛禾本科植物适宜在土壤疏松、养分条件较好的环境中生长，其根状茎长度和分蘖芽数随着土壤坚实度的减小而增大，经方差分析表明，3 个群落之间根状茎长度的差异极显著 ($p < 0.01$)，分蘖芽数差异显著 ($p < 0.05$)。

表 2 不同群落垂穗披碱草无性系种群根状茎长度和各龄级无性系小枝个体数量的比较 (n=10)

Table 2 The comparison of rhizome length and the ramets number in each age-stage of *Elymus nutans* clonal population in different communities (n=10)

群落类型 Type of Communities	总枝数 Total tiller number	芽数* Bud number	营养枝数 Vegetative tiller number	生殖枝数 Reproductive tiller number	根状茎长 (cm)** Length of rhizome (cm)
I 型 Type I	16.0	5.9±3.7	7.0±5.1	2.9±1.7	9.9±5.9
II 型 Type II	13.0	4.3±2.0	6.0±4.4	2.8±1.5	3.1±0.8
III 型 Type III	7.0	2.2±1.4	3.3±1.9	1.5±0.7	1.6±1.1

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

3. 垂穗披碱草种子的发芽率和发芽势

根据张众等 (1990) 的研究，垂穗披碱草的最适发芽温度为 15~20℃，其发芽率达 96% 左右。我们选用的发芽温度为 20℃ 左右。I、II、III 型群落中垂穗披碱草种子的发芽率分别为 96%、96% 和 97%，发芽势分别为 95.3%、94.7% 和 96.7%。III 型群落中垂穗披碱草种子的发芽率和发芽势略高于 I 和 II 型。

4. 垂穗披碱草生物量分配动态和繁殖效力

垂穗披碱草的生殖生长期较晚，在 6 月中下旬垂穗披碱草才开始抽穗，在此之前整个植株由三部分组成：根、根状茎和叶。在这段时间地下生物量占绝大部分，地上生物量与地下生物量的比值为 0.71。随着物候期的延伸，叶的生长，茎秆的迅速伸长和穗的抽出，地上生物量远远大于地下部分，此时二者的比值为 3.67，最高时可达 5.80 (图 1)。垂穗披碱草返青后有一较长时间的营养生长期，积累更多的能量以供生殖生长较大能耗的需要，这一阶段地下部分生长也得到加强，从而为植株生殖阶段的稳固及矿质元素的需求打下基础，所以返青后垂穗披碱草单株生物量中根和根状茎的分配比例略有上升。一旦生殖生长开始后，单株生物量迅速增加，根和根状茎的比例又呈下降趋势，直到生殖生长结束进入果后营养期。在植株生殖生长期以前叶的生物量分配比例最大，约

占总生物量的 41% 以上, 此后部分分蘖枝抽穗而成为生殖枝, 生殖枝叶的生物量分配比例增加而营养枝的叶比例减少。在盛花期叶所占比例达峰值, 约 52.17%。茎的分配峰值出现较晚, 约在 9 月底, 此时植株的高度生长已停止。穗的比例从 7 月中、下旬种子开始灌浆, 直到腊熟这一阶段最大 (17.08%)。种子完全成熟时种子的生物量分配达到峰值, 约占 8.59%, 比茎的分配峰值略晚。进入果后营养期后, 植物的生长主要表现在根和根状茎及芽的形成上, 因而地上各器官的生物量分配都开始下降, 而根和根状茎的分配比例上升。返青后繁殖效力随地上部分的生长而持续下降, 当有性生殖开始后有性繁殖效力增加 (图 2), 到 9 月初种子成熟时有性繁殖效力达最大值, 为 20.08%, 其中分配到种子的生物量比例为 8.59%。进入短暂的果后营养期后种子开始脱落, 此时虽然生殖枝上的叶片大多失去光合能力, 但营养枝中仍有部分叶子可进行光合作用, 所以单株生物量仍有所增加, 同化物向地下部分的运输加快, 因此在这段时间营养繁殖效力有所增加, 而有性繁殖效力开始下降。但在整个生活周期中营养繁殖效力和有性繁殖效力相差无几, 营养繁殖效力平均为 16.25%, 有性繁殖效力平均为 15.76%, 二者之比值为 1.03。如果从抽穗开始计算, 在总繁殖效力中有性繁殖效力所占的比例比营养繁殖效力的大, 有性繁殖效力占 60.83%, 仅种子部分就占 24.26%, 而营养繁殖效力只占 39.17%。

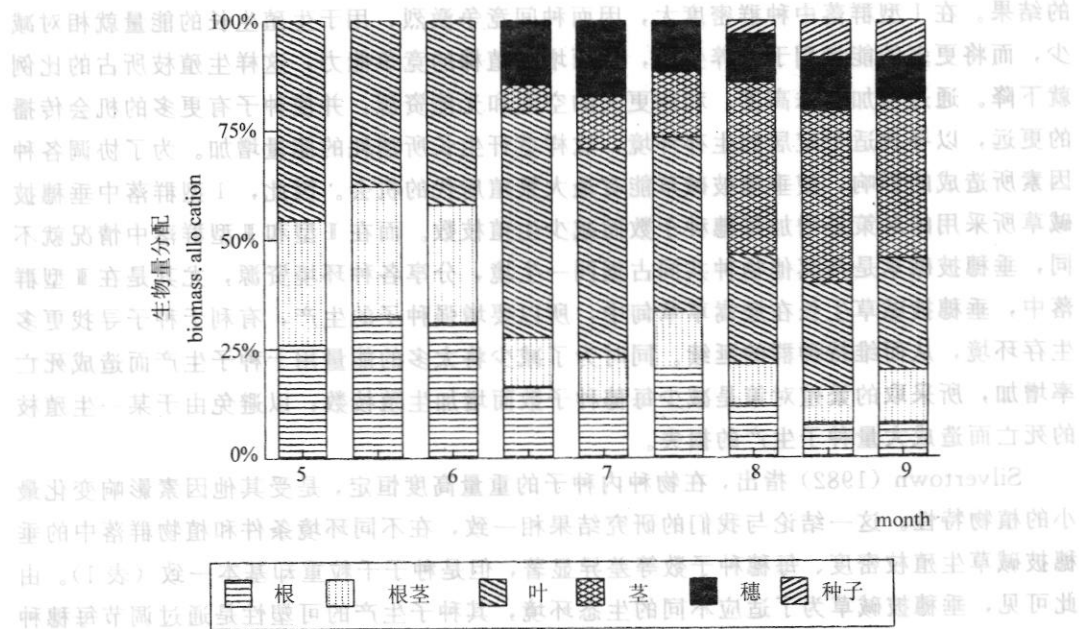


图 1 垂穗披碱草单株生物量分配的季节变化
 Fig. 1 The seasonal change of single ramet biomass allocation of *Elymus nutans*

讨 论

高寒草甸植物群落不同演替阶段, 垂穗披碱草种子生产能力和生殖枝所占比例不尽相同, 这是因为生殖生长和存活间具有互相对抗关系和不同生境中种群密度效应产生

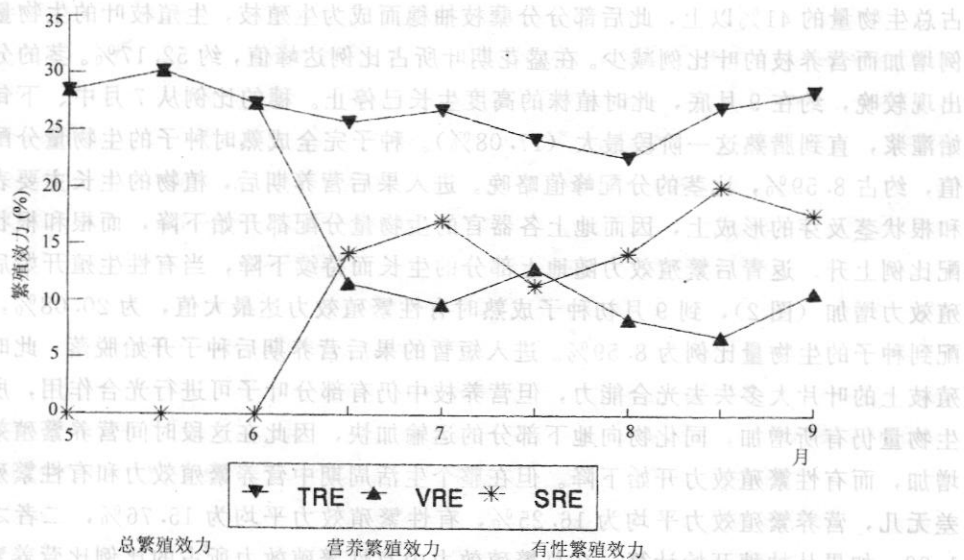


图 2 垂穗披碱草繁殖效力季节变化
Fig. 2 The seasonal change of reproductive efficiency of *Elymus nutans*

的结果。在 I 型群落中种群密度大，因而种间竞争激烈，用于生殖生长的能量就相对减少，而将更多的能量用于营养生长，从而增强植株的竞争能力，这样生殖枝所占的比例就下降。通过增加植株高度，利用更大的空间和光能资源，并使种子有更多的机会传播的更远，以寻找适于定居的生存环境，这样茎秆生长所消耗的能量增加。为了协调各种因素所造成的影响，使垂穗披碱草能有最大繁殖后代的机会。因此，I 型群落中垂穗披碱草所采用的对策是增加每穗种子数而减少生殖枝数。而在 II 型和 III 型群落中情况就不同，垂穗披碱草是与其他物种共同占据同一生境，分享各种环境资源，尤其是在 III 型群落中，垂穗披碱草生长在矮嵩草草甸中，所以要增强种子的生产，有利于种子寻找更多生存环境，从而维持种群的延续。同时为了减少将太多的能量用于种子生产而造成死亡率增加，所采取的繁殖对策是减少每穗种子数而增加生殖枝数，以避免由于某一生殖枝的死亡而造成大量种子生产的损失。

Silvertown (1982) 指出，在物种内种子的重量高度恒定，是受其他因素影响变化最小的植物特性。这一结论与我们的研究结果相一致，在不同环境条件和植物群落中的垂穗披碱草生殖枝密度、每穗种子数等差异显著，但是种子千粒重却基本一致（表 1）。由此可见，垂穗披碱草为了适应不同的生态环境，其种子生产的可塑性是通过调节每穗种子数来实现。I 型群落中土壤最为疏松，便于垂穗披碱草根状茎的伸长生长，因此节间较长，节上的萌生芽也较多，芽所占的比例较高，就整个植株而言，营养繁殖能力相对较强。而 III 型群落中土壤坚实度较大，土层由于矮嵩草等植物根茎的盘结，垂穗披碱草根状茎伸长生长受到很大限制，节间缩短，无性系种群中芽占的比例最低，整个植株营养繁殖能力较差。从表 3 可以看出，单位面积野外幼苗数和分蘖芽数之比也说明了在三种不同群落中垂穗披碱草种群所采取的繁殖对策为垂穗披碱草靠有性（种子）和无性（根茎）繁殖两种方式来维持和扩大其种群，在 III 型群落中两种繁殖方式对种群延续的贡献率更为相近。

繁殖效力是繁殖对策内在机理的定量化。在测定繁殖效力时的最大困难在于繁殖结构的定义和繁殖效力的量度指标,目前大多数学者采用所涉及部分的干重来量度(Silvertown, 1982; Kawano et al., 1983)。但在高寒草甸生境条件下,由于环境条件严酷,植株低矮,多为密丛短根茎植物,根系相互交错,很难分离,而且生物学特性差异较大,因此,对不同种群所采取的量度指标有待于进一步研究。

表 3 不同群落中垂穗披碱草种群有性繁殖和营养繁殖能力比较

Table 3 The comparison of sexual reproduction and vegetative reproduction of *Elymus nutans* population in different communities

类 型 Type	I 型 Type I	II 型 Type II	III 型 Type III
种子数 (粒/米 ²) No. of seeds (grain/m ²)	22726	6145	1248
幼苗数 (苗/米 ²) No. of seedlings (seedling/m ²)	2409.0	651.4	132.3
分蘖芽数 (芽/米 ²) No. of buds (bud/m ²)	1681.3	425.1	122.0
比 值* Rate	1.43	1.53	1.08

* 比值为幼苗数比分蘖芽数。
The rate is seedling to buds

参 考 文 献

- 王启基等, 1990, 天然垂穗披碱草种群生长节律及生态适应性的研究, 中国草地, 1: 13~25。
- 邓自发、周兴民, 1996, 高寒草甸三种嵩草种群繁殖对策的研究, “青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究” 学术论文年刊 (1995), 306~311, 科学出版社。
- 张众等, 1990, 披碱草属牧草种子发芽生物学特性的研究, 中国草地, 2: 51~54。
- 杨福囤, 1982, 海北高寒草甸生态系统定位站自然概况, 高寒草甸生态系统 (夏武平主编), 1~8, 甘肃人民出版社。
- 周兴民等, 1982, 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律, 高寒草甸生态系统 (夏武平主编), 9~18, 甘肃人民出版社。
- Bostock, S. J., et al, 1979, The reproductive strategies of five perennial compositae. J. Ecol., 67: 91~107.
- Fenner, M., 1985, Seed Ecology. Chapman and Hall. London.
- Kawano, S. et al., 1983, The productive and reproductive biology of flowering plants. x. Reproductive energy allocation and propagule output of five congeners of the genus *Setaria* (Gramineae). Oecologia (Berl.), 57: 6~13.
- Marchand, P. J. et al., 1980, Reproductive strategies of pioneering alpine species seed production, dispersal and germination. Arc. Alp. Res., 12 (2): 137~146.
- Silvertown, J. W. (祝宁等译, 1987), 1982, 植物种群生态学导论, 19~188, 东北林业大学出版社。
- Thompson, K. et al., 1981, The measurement and meaning of reproductive effort in plant. Am. Nat., 117: 205~211.

