

高寒草甸藏嵩草种群繁殖对策的研究*

邓自发** 谢晓玲 王启基¹ 周兴民¹

(南通师范学院生命科学与技术系 南通 226007)

(¹中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

摘要 对高寒草甸藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 种群的繁殖对策进行了初步研究. 结果表明: 藏嵩草属寒冷中生密丛短根茎地下芽植物, 在高寒生境中采用了以营养繁殖为主、有性繁殖为辅的繁殖策略, 具体体现在以下几个方面: 藏嵩草种子产量 $n_A = 200.1 \text{ m}^{-2}$, 但种子萌发率较低, 室内和野外萌发率分别仅有 4% 和 2%, 经氢氧化钠溶液和赤霉素溶液处理后的种子萌发率分别为 1% 和 6.7%, 而剥去种皮后种子萌发率达 47.3%, 所以种皮坚硬是造成种子萌发率低的主要原因; 进入种子库、保留至返青期且具有活性的种子仅占种子总数的 31.49%; 单位面积上理论实生苗数仅为 1.26 m^{-2} , 与此相反, 藏嵩草营养繁殖所形成的新个体数为 101.32 m^{-2} , 远远多于种子萌发所形成的实生苗数. 此外, 藏嵩草营养繁殖效力也远高于有性繁殖效力, 营养繁殖效力占总繁殖效力的 83.46% (167). 表 1 参 7

关键词 高寒草甸; 藏嵩草; 无性系小株; 繁殖效力; 繁殖对策

CLC Q948.15(24)

STUDY ON REPRODUCTION STRATEGIES OF KOBRESIA TIBETICA POPULATION ON ALPINE MEADOW

DENG Zifa**, XIE Xiaoling, WANG Qiji¹ & ZHOU Xingmin¹

(Department of Life Sciences and Technology of Nantong Normal College, Nantong 226007, China)

(¹ Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract The reproductive strategies of *Kobresia tibetica* on alpine meadow from sexual reproduction, vegetative reproduction and reproductive efforts were studied respectively. The results showed that the seed output of *Kobresia tibetica* was 200.1 m^{-2} , but the germination rate indoor and in field was only 4% and 2%, respectively, and there was only 1% and 6.7% seed germinated after treated by NaOH (pH 8.0~8.5) and 1‰ GA₃ (24 h) separately. However, the germination rate was 47.3% when seed vessel was removed, so the main reason which led to the low germination rate was hard seed vessel. There are 83.46% (167) seed which get into seed bank, 74.97% (150) seed retaining to grass greening and only 31.49% (63) seed keeping vitality in all of output. So the seedlings were only 1.26 m^{-2} in field, but the new ramets were 101.32 per m^{-2} of *K. tibetica* by vegetative reproduction. In addition, vegetative reproduction efficiency (19.46%) was higher than that of on 2.93%. Tab 1, Ref 7

Keywords alpine meadow; *Kobresia tibetica*; ramet; reproduction effort; reproductive strategy

CLC Q948.15(24)

繁殖对策是指生物对环境的生殖适应趋势, 是资源或能量向生存、生长和生殖等活动中最适分配的结果, 在不同的环境中具有其独特的表现形式. 研究植物在不同环境中的繁殖对策可以反映出植物对环境的适应能力和在该生境中的生殖潜能. 国内外学者对植物繁殖对策的研究已有不少报道^[1,2,3,6]. 但对高寒草甸藏嵩草 (*Ko-*

bresia tibetica) 种群繁殖对策的研究报道甚少.

藏嵩草是青藏高原藏嵩草草甸的建群种, 它具有营养丰富、热值含量较高等特点, 是青藏高原重要的可更新草地资源. 本研究对藏嵩草的繁殖对策进行了较全面、系统的研究, 以便深入揭示其生活史和繁殖策略, 阐明其在高寒环境胁迫条件下的适应机理, 为进一步研究高寒草甸生态系统的结构、功能及其演化提供理论依据, 并为草场资源的合理利用与保护、退化草地的恢复与重建提供科学依据.

接收日期: 2000-12-04 接受日期: 2001-03-07

* 中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站基金资助 南通师范学院课题资助.

** 通讯联系人 (Corresponding author)

1 自然环境与研究方法

本研究的野外工作是在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站地区进行。该站的自然环境和植被状况已有专文报道^[4,5]。

于植物种子散布结束(枯黄期,十月初)和次年返青时(五月上旬)分别在植物分布均匀处采用样线法选点 8 个,每一样点取 $10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$ 的土样(包括地面的枯枝落叶),装入编号的纸袋中带回,分别泡在容器中使之尽量离散开,然后将混合物用水冲洗,通过两层筛子(上层孔径为 2 mm,下层孔径 0.5 mm),再将过滤物分别收集在吸水纸上凉干,最后在 $5 \times$ 的放大镜下将种子挑出,30 ℃ 烘干保存。另外,在站区植物成熟的过程中大量采集各种植物种子样品,并以此为根据对土壤种子库中的种子进行分种鉴定,且按种计数。并应用氯化三苯四氮唑法(TTC法)对两个时期种子库中藏嵩草种子进行活性鉴定。

在植物进入结实期(七月下旬)调查藏嵩草单位面积内分蘖株和生殖株密度,调查面积为 $50 \times 50 \text{ cm}^2$,10 次重复。在结实期结束时随机采集藏嵩草生殖株 30 个,逐穗收集种子,对有成熟种子的穗和每穗种子数进行计数。

八月中旬种子成熟时从藏嵩草穗上大量采集种子以备用。对新采集的种子和从土壤种子库中挑出的藏嵩草种子分别放入有湿滤纸的培养皿中连续培养,温度为 25 ℃ 左右,保持湿度,记录萌发幼苗数,若连续两周无幼苗出现则终止。另外,将种皮剥去后进行萌发实验;用 pH = 8.0 ~ 8.5 的 NaOH 溶液处理 24 h 后进行萌发实验;用 1% 赤霉素(GA_3)处理 24 h 后进行萌发实验。同时用新采集的种子进行野外萌发实验,各 3 个重复。

经过大量野外调查和对植株的逐叶剥离观察,统计萌生芽数目和发生部位,并将无性系小株分成四个相对年龄级:新芽;一龄无性系小株为叶鞘内无新芽萌生的营养株;二龄的为叶鞘内有新芽形成的营养株;生殖株。调查无性系小株种群的年龄分布、生命表和营养繁殖能力。

植物返青后以 15 d 为间隔挖取调查种植株 30 株,将根和根状茎上的泥土洗净、凉干,再按根、根状茎、叶、生殖株、种子和穗等类别分开,将样品分别装在纸袋中,于 80 ℃ 烘干,称重,计算繁殖效力。有性繁殖效力按穗(包括花和种子)占总干重生物量的比例计,营养繁殖效力指根状茎和芽占总生物量的比例,总繁殖效力为二者之和。

2 结果与讨论

2.1 藏嵩草种群有性繁殖对策的分析

2.1.1 藏嵩草种子生产能力及种子萌发率 藏嵩草生殖株密度 $m_a = 40.8 \text{ m}^{-2}$,有效穗约占 61.3%,而每穗种子数为 8 粒。由此可以算出单位面积上藏嵩草种子理论生产能力为 $n_a = 200.1 \text{ m}^{-2}$ 。

新采集的和从种子库中挑出的藏嵩草种子在室内萌发率都为 4%,经氢氧化钠溶液和赤霉素溶液处理后的种子萌发率分别为 1%和 6.7%,而剥去种皮后种子发芽时间有所提前,发芽率也有增加,最后萌发率达到 47.3%。在野外条件下藏嵩草种子萌发率仅为 2%。实验结果表明,生长季结束时藏嵩草种子已基本成熟,但坚硬的种皮这一主要因子限制了种子对水分的吸收和气体的交换,从而导致种子萌发率较低;再加上青藏高原特殊环境条件的限制,在野外条件下很难依赖于有性繁殖的方式来维系整个种群。

2.1.2 土壤种子库种子数量动态 枯黄期藏嵩草草甸的土壤种子库每个体积单位($1 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 0.1 \text{ m}$)平均有种子 5 033 粒,其中藏嵩草种子有 167 粒,占整个种子库的 3.32%,而到了第二年的返青期每个体积单位平均种子数为 4 183 粒,其中藏嵩草种子 150 粒,占种子总数的 3.59%,损失率为 10.18%,而存留下来的种子中仅有 42%的种子具有活性,即 63 粒。结合种子生产能力及种子萌发率的结果可以发现,藏嵩草产生的种子有 83.4%能进入土壤种子库,而经过一个漫长而寒冷的冬季以后保留至返青的种子只占总种子的 74.97%,其中有活性的种子仅占总种子的 31.49%,根据种子野外萌发率(2%)来计算,每平方米上靠种子繁殖所产生的实生苗仅有 1.26 个。所以,尽管藏嵩草穗粒数多,由于生殖株密度低,所以种子总数不大,加上大部分种子在散落的过程中和在土壤种子库中已损失,最后可能起繁殖作用的种子就不多了。种子损失的主要原因可能是植食性昆虫、鸟类及各种动物的采食以及种子的霉变和腐烂。

2.2 藏嵩草种群营养繁殖对策分析

2.2.1 植物的营养繁殖能力 藏嵩草为寒冷中生密丛短根茎地下芽植物,除有性繁殖外,还采用营养繁殖的方式来维持物种的延续。生长季结束时藏嵩草每个二龄营养株一般有 1~2 个新芽形成,也有极少数有 3 个新芽,生殖株内最多只有一个新芽萌生。有 77%的二龄营养株基生叶鞘内新营养芽形成的同时,其中心生长点部位已形成幼穗,所以这部分二龄营养株在下一个生长季将进入生殖株阶段,而生殖株在生长季结束后全部死亡。对藏嵩草无性系种群各年龄段无性系小株个体数量的统计结果显示,每一种群总个体数约为 13.1 个,其中总芽数、一龄营养株、二龄营养株和生殖株分别为 4.47 个、3.7 个、3.13 个和 1.8

个,分别占到总个体数的 34.12%、28.24%、23.89% 和 13.74%,在总芽数中来自二龄株和生殖株的芽分别占总芽数的 88.81%和 11.19%,由此可见,芽主要在二龄株上萌生。通过调查和统计分析可以发现,藏嵩草单位面积上营养繁殖所形成的理论新个体数(101.32个)远远多于种子萌发所形成的幼苗数(室内萌发和野外萌发实验结果测算值分别为 2.52 和 1.26 个),况且新芽体的存活概率也远远大于实生苗的存活概率,从而说明在高寒生境中藏嵩草采用了以营养繁殖为主、有性繁殖为辅的繁殖策略,而且营养繁殖主要依靠二龄营养株萌生新芽来实现。

表 1 藏嵩草无性系种群的生命表

Table 1 The life table of clonal population of *Kobresia tibetica*

X	n_x	l_x	dx	q_x	e_x	L_x	T_x
1	447	1.000	77	0.172	2.431	408.5	1086.5
2	370	0.828	57	0.154	1.832	341.5	678
3	313	0.700	133	0.425	1.075	246.5	336.5
4	180	0.423	180	1.000	0.500	90	90
5	0	0	-	-	-	0	0

注: X—发育阶段; n_x —X 期开始时的存活数; l_x —在 X 期开始时的存活分数; dx —从 X 到 X+1 期的死亡数; q_x —从 X 到 X+1 期的死亡率; e_x —X 期开始时的平均生命期望或平均余年; L_x —从 X 到 X+1 期的平均存活个体数; T_x —进入 X 期的全部个体

note: X—the developmental phase; n_x —the survivors of X stage beginning; l_x —the survived fraction of x - stage beginning; dx —the death number from X to X+1 stage; q_x —the mortality from X to X+1 stage; e_x —the mean life expected value of x - stage beginning; L_x —the mean survivors from X to X+1 stage; T_x —all individuals getting into X stage.

2.2.2 藏嵩草无性系种群生命表 从表 1 可以看出,藏嵩草无性系种群中芽的死亡率相对较高,为 0.172,而一龄营养株的死亡率只有 0.154。这主要是由藏嵩草的生长环境造成的。藏嵩草多分布在地下水位较高、地势低洼的沼泽地带,土壤含水量大,虽然芽亦受到叶鞘的包被,但严寒冬季所形成的冰针等对芽组织的破坏很大,且芽体主要位于地表以下,而沼泽地土壤又多为泥炭土,通气性差,这也造成一部分芽因缺氧而死亡。另外,在同一个二龄营养株上长有 2 或 3 个芽,芽间对物质和能量的竞争也可导致一些芽不能发育成一龄营养株。在剥离过程中,发现许多二龄营养株上因发育的芽过多而造成部分芽死亡的现象。芽一旦发育成一龄营养株后,由于藏嵩草根系发达,根分布较深,营养元素和水分供应充足,大多数一龄营养株都可以存活,完成这一阶段的发育。二龄营养株虽然没有开花结果,但它是种群内营养繁殖的主要承担者,有 88.81%的芽是在二龄营养株内发育形成的。由于生殖和生长、生存间的对抗关系,其光合产物有很大一部分用在营养繁殖活动中,从而其生长和存活就要受到影响。与芽和一龄营养株相比较,

其存活率下降,死亡率增大。就整个无性系来说,分蘖株间具有高度组织性,不是许多分蘖株简单的集合;同一基元(genet)的分蘖株间有协作和竞争的平衡,因而生殖株的生长与其它分蘖株的生长密切相关,种子生产就要求付出降低无性系生长和生存为代价^[7],所以生殖株上种子的生产(有性繁殖)也是引起其它营养株死亡的一个因素。

2.3 藏嵩草的繁殖效力

藏嵩草在返青后穗子很快抽出,所以在 5 月份其它植物尚处于恢复性生长时它已开始生殖生长。由于这时植物光合能力不强,所同化的有机物不足以支持植物的营养生长和生殖生长,这部分的差额就只能从地下根状茎中得到,藏嵩草生物量分配动态和繁殖效力的变化也证明了这点。植物返青后地上生物量持续增加,而地下生物量却有一个下降过程。同样随着穗的长大和种子的形成,有性繁殖效力持续增加,直至在 7 月中旬种子基本成熟时达最大值(7.17%),而营养繁殖效力持续下降直至 6 月中旬达最低值(10.23%)。随着种子的散布和果后营养期的开始,有性繁殖效力又开始下降,而营养繁殖效力开始大幅增加。在藏嵩草的生活周期中总繁殖效力平均为 22.39%,其中营养繁殖效力为 19.46%,占总繁殖效力的 82.87%,有性繁殖效力为 2.93%,仅占 17.13%。由此可以看出,藏嵩草在整个生活周期中营养繁殖效力远大于有性繁殖效力,营养繁殖效力是有性繁殖效力的 6.64 倍,这也说明藏嵩草的繁殖对策更趋于营养繁殖,它主要是以营养繁殖的方式来维持和扩大种群的。

参考文献

- 1 邓自发,王文颖,王启基,周兴民,李英年. 高寒草甸垂穗披碱草(*Elymus nutans*)种群繁殖对策的研究. 高原生物学集刊. 北京:科学出版社. 1999, 14: 69~76
- 2 Fenner M. Seed Ecology. London: Chapman and Hall, London. 1985. 1~16
- 3 Harper JL. Population Biology of Plants. London: Academia Press
- 4 杨福国. 海北高寒草甸生态系统定位站自然概况. 见:夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州:甘肃人民出版社, 1982. 1~8
- 5 周兴民. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型和分布规律. 见:夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州:甘肃人民出版社, 1982. 9~18
- 6 Zhu ZH(朱志红), Wang G(王刚), Zhao SL(赵松岭). Dynamics and regulation of clonal remat population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecol Sin* (生态学报). 1994, 14(1): 40~45
- 7 Sagers CL. Reproduction in neotropical shrub: the occurrence and some mechanisms of asexuality. *Ecology*. 1993, 74: 615~618