西北植物学报 2002, 22(2): 344—349
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.

文章编号: 1000-4025(2002)02-0344-06

高寒草甸小嵩草种群繁殖生态学研究*

邓自发[1], 谢晓玲[1], 周兴民[2], 王启基[2]
(1 南通师范学院生命科学与技术系, 江苏南通 226007; 2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘　要: 研究从繁殖生态学的角度对高寒草甸小嵩草(*Kobresia pygmaea*)种群进行了初步研究。结果表明: 小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: 虽然小嵩草种子产量达4 553.8粒/m^2, 但种子萌发率较低, 室内和野外萌发率分别仅有4%和1%, 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2%, 而剥去种皮后种子萌发率达52.6%, 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24.35%, 其室内萌发率仅有3%, 而在野外理论实生苗仅为11.09个/m^2, 与此相反小嵩草营养繁殖所形成的新个体数为6 256.25个/m^2, 远远多于种子萌发所形成的实生苗数。此外, 小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90.92%。

关键词: 高寒草甸; 小嵩草; 无性系小株; 繁殖效力; 繁殖策略
中图分类号: Q948.112.4　　**文献标识码**: A

Study on reproductive ecology of *Kobresia pygmaea* population in alpine meadow

DENG Zi-fa[1], XIE Xiao-ling[1], ZHOU Xing-min[2], WANG Qi-ji[2]
(1 Department of Life Sciences and Technology of Nantong Normal College, Nantong, Jiangsu 226007, China; 2 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract: This paper studied on reproductive strategies of *Kobresia pygmaea* in alpine meadow from sexual reproduction, vegetative reproduction and reproductive efforts respectively. The results show that the seed output of *Kobresia pygmaea* is 4 553.8 per unit(m^2), and in field is only 4% and 1% respectively, and there is only 1% and 2% seed

* 收稿日期: 2000-12-04; 修改稿收到日期: 2001-08-20
基金项目: 中国科学院"九五"重大项目(KE95T-04)项目与南通师范学院课题资助
作者简介: 邓自发(1969-), 男(汉族), 硕士, 讲师。

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

germinate after treated by pH8. 0～8. 5 NaOH and 1‰ GA_3 (24 h) separately, but the germination is 52. 6% when seed vessel is removed, so the main reason which lead to low germination is hard seed vessel; there is only 24. 35% seed which get into seed bank and retain to grass greening, and keep vitality, and the germination in fit condition is only 3%. So the seedling is only 11. 09 per unit (m^2) in field, but the new ramets are 6 256. 25 unit (m^2) of *Kobresia pygmaea* by vegetative reproduction. In addition, vegetative reproductive effort is more than sexual reproductive effort, and it is 90. 92% in all of reproductive effort. In a word, the reproductive strategy of *Kobresia pygmaea* is vegetative reproduction as main, sexual reproduction as secondary in alpine condition.

Key words: alpine meadow; *Kobresia pygmaea*; ramet; reproductive effort; reproductive strategies

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, 5, 6]。但对高寒草甸小嵩草(*Kobresia pygmaea*)种群繁殖对策的研究报道甚少。

小嵩草是青藏高原小嵩草草甸的建群种, 它具有草质柔软、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。本研究对小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。

1　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[3, 4]。

于植物种子散布结束(枯黄期, 10 月初)和次年返青时(5 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 cm ×10 cm ×10 cm 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 2 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晾干, 最后在放大镜下将种子挑出(×5), 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 2 个时期种子库中小嵩草种子进行活性鉴定。

在植物进入结实期(7 月下旬)调查小嵩草单位面积内分蘖株和生殖株密度, 调查面积为 25 cm ×25 cm, 10 次重复。在结实期结束时随机采小嵩草生殖株 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。

8 月中旬种子成熟时从小嵩草穗上大量采集种子以备用。对新采集的种子和从土壤

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

种子库中挑出的小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 2 周无幼苗出现则终止。另外①将种皮剥去后进行萌发实验; ②用 pH 为 8.0～8.5 的 NaOH 溶液处理 24 h 后进行萌发实验; ③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 4 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 (n= 30)。

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、晾干, 再按根、根状茎、叶、茎干、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 小嵩草种群有性繁殖对策的分析

2.1.1 小嵩草种子生产能力及种子萌发率 小嵩草生殖株密度为 4 646.7 株/m^2, 有效穗约占 56%, 而每穗种子数为 1.75 粒。由此可以算出单位面积上小嵩草种子理论生产能力为 4 553.8 粒/m^2。

小嵩草种子萌发实验如图 1 所示, 新采和土壤种子库中的小嵩草种子分别在第 12 天和第 9 天开始萌发, 最终萌发率分别为 4% 和 3%, 经过 pH 为 8.5 的氢氧化钠和 1‰赤霉素处理后种子萌发率分别为 1% 和 2%, 而剥去种皮后在第 3 天就开始由种子萌发, 且种子萌发率达到 52.6%, 在野外条件下小嵩草种子萌发率仅有 1%。实验结果表明生长季结束时小嵩草种子已基本成熟, 但坚硬的种皮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, 在野外条件下其很难依赖于有性繁殖的方式来维系整个种群。

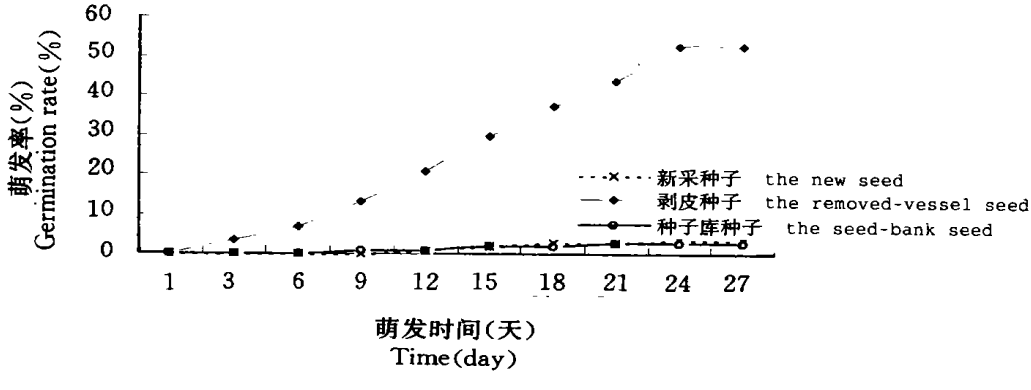

图 1 不同处理下小嵩草种子萌发率

Fig. 1 The germination rate of *Kobresia pygmaea* in different condition

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2.1.2　土壤种子库种子数量动态　枯黄期小嵩草草甸的土壤种子库每个体积单位(1 m ×1 m ×0.1 m) 平均有种子 13 817 粒, 其中小嵩草种子有 2 583 粒, 占整个种子库的 18.69%, 而到了第二年的返青期每个体积单位平均种子数为 10 550 粒, 其中小嵩草种子 1 386 粒, 仅占种子总数的 13.16%, 损失率达 46.34%, 而存留下来的种子中仅有80% 的种子具有活性, 即 1 108.8 粒。结合种子生产能力及种子萌发率的结果可以发现小嵩草产生的种子只有 56.72% 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 30.44%, 其中有活性的种子仅占总种子的 24.35%, 根据种子野外萌发率(1%) 来计算, 靠种子繁殖所产生的实生苗仅有 11.09 个/m^2。所以, 尽管小嵩草种子总数不小, 但大部分种子在散落的过程中和在土壤种子库中已损失。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　小嵩草种群营养繁殖对策分析

2.2.1　植物的营养繁殖能力　小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。生长季结束时小嵩草每个二龄营养株一般只有 1 个新芽形成, 生殖株内最多也只有 1 个新芽萌生。有 82% 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花芽, 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。对小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 14.09 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、4.13 个、3.32 个和 2.17 个, 分别占到总个体数的 31.72%、29.31%、23.56% 和 15.41%, 在总芽数中来自二龄株和生殖株的芽分别占总芽数的 82.77% 和 17.23%, 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小嵩草单位面积上营养繁殖所形成的理论新个体数(9 571.77 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 70.76 和 3.46 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小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。

2.2.2　小嵩草无性系种群生命表　从表 1 可以看出, 小嵩草无性系种群中芽的死亡率较低, 只有 0.076, 但一龄营养株的死亡率就高了很多, 为 0.196, 是芽死亡率的 2 倍多。主要原因是芽在发育的过程中一直由老叶鞘所包被着, 高寒环境因子对其直接影响较小, 且由于克隆植物各构件间的整合性, 新无性系小株总是得到老龄无性系小株的照顾, 它具有很强的吸取同化物的能力, 从而引起克隆内物质和能量的定向运输[7], 比较而言, 芽的竞争能力大于一龄营养株。此外小嵩草种群密度较大, 各无性系小株之间竞争激烈, 从而导致光合能力本来不高的一龄营养株(叶片比二龄营养株少) 尽管也有其它更成熟构件物质和能量的供应, 其死亡率与芽相比仍高得多。二龄营养株虽然没有开花结果和参与有性生殖, 但它是种群内营养繁殖的主要承担者, 有 82.77% 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。无论是野外观察还是剥离实验过程中, 都发现生殖株在其生殖结束(生长季结束后) 死亡概率为 1, 即使有一些生殖株上结实很少, 甚至无成熟种子产生, 其最后的命运都一样

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

——死亡。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[8],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。

表 1 小嵩草无性系种群的生命表(n= 30)

Table 1 The life table of *Kobresia pygmaea* clonal population (n= 30)

X	nx	lx	dx	qx	ex	Lx	Tx
1	447	1.000	34	0.076	2.652	430	1 185.5
2	413	0.924	81	0.196	1.829	372.5	755.5
3	320	0.743	115	0.346	1.179	274.5	383
4	217	0.485	217	1.000	0.500	108.5	108.5
5	0	0	-	-	-	0	0

注: X. 发育阶段; nx. X 期开始时的存活数; lx. 在 X 期开始时的存活分数; dx. 从 X 到 X+ 1 期的死亡数; qx. 从 X 到 X+ 1 期的死亡率; ex. X 期开始时的平均生命期望或平均余年; Lx. 从 X 到 X+ 1 期的平均存活个体数; Tx. 进入 X 期的全部个体

Note: X. the developmental phase; nx. the survivors of X stage beginning; lx. the survived fraction of x-stage beginning; dx. the death number from X to X+ 1 stage; qx. the mortality from X to X+ 1stage; ex. the mean life expected value of x-stage beginning; Lx. the mean survivors from X to X+ 1 stage; Tx. all individuals getting into X stage.

小嵩草如果仅以有性生殖(种子繁殖)的角度来考虑,它们应是多年生一次结实植物,而以营养繁殖来研究其种群扩大和生活史特征,则可归为多年生多次繁殖植物的范畴。由于小嵩草种子的发芽率不太高,加之高寒生境是幼苗定居的最大障碍,所以它们种群的延续和扩大主要是靠营养繁殖所萌生的芽体来完成。

2.2.3 小嵩草无性系种群各龄级个体的繁殖值(reproductive value)和剩余繁殖值(residual reproductive value) 由于芽和一龄营养株的叶鞘内都没有新芽形成,即都没有繁殖活动发生,所以小嵩草芽和一龄营养株繁殖值相等,二者都是 1.136。多年生多次繁殖植物从第 1 次开始繁殖时起,随生命终点的临近其繁殖值降低,即随其年龄阶段的增加而下降。因而二龄营养株的繁殖值高于生殖株,它们分别为 1.396 和 0.355。小嵩草无性系种群中二龄营养株的繁殖值最高,因此就种群的增长来说,二龄营养株的贡献最大,它对环境的变化(自然选择)最敏感,即它的数量变化对种群动态影响最大。二龄营养株数量的稳定增长是种群稳定增长的最主要因素。

一株植物在 X 龄级繁殖以后繁殖成分的重要性决定于植物的年龄和它的剩余繁殖值。小嵩草首次营养繁殖是在二龄营养株阶段,所以它的剩余繁殖值等于留给下一年龄阶段——生殖株阶段进行营养繁殖的机会。而生殖株是无性系小株的最后一个存活阶段,所以其剩余繁殖值为零。实际上小嵩草剩余繁殖值只有 1 个,即二龄营养株的剩余繁殖值,为 0.240。由此可以看出,尽管小嵩草生植株在生长季结束后全部死亡,由于其上有新芽的萌生,所以对种群的变化和动态都有一定的影响。

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2 3　小嵩草的繁殖效力

小嵩草在返青后穗尚未抽出时总繁殖效力完全由营养繁殖效力组成(5 月), 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、下旬种子基本成熟时达最大值(7. 95%), 占总繁殖效力的 16% 以上。随着种子的散布和果后营养期的开始, 有性繁殖效力所占比例开始下降。在小嵩草的生活周期中总繁殖效力平均为 39. 67%, 其中有性繁殖效力平均为 4. 11%, 营养繁殖效力为 35. 56%, 约是有性繁殖效力的 8 倍多。若仅以种子部分的生物量分配来表示有性繁殖效力, 有性繁殖效力平均只有 1. 57%。由此可以看出小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, 营养繁殖效力占总繁殖效力的 89. 64%, 这为小嵩草的繁殖对策更趋于营养繁殖奠定了物质基础。

综上所述, 小嵩草无论是繁殖体的数量, 还是营养物质的分配格局——繁殖效力, 它的繁殖方式都更倾向于营养繁殖, 所以在青藏高原这一特殊生境条件下小嵩草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, 等. 高寒草甸垂穗披碱草(*Elymus nutans*)种群繁殖对策的研究[J]. 高原生物学集刊, 1999, 14: 69-76.

[2] 何维明, 钟章成. 绞股蓝雌雄种群觅源行为和繁殖对策比较[J]. 云南植物研究, 2000, **22**(1): 59-64.

[3] 杨福囤. 海北高寒草甸生态系统定位站自然概况[A]. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统[C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982: 1-8.

[4] 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[A]. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统[C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982: 9-18.

[5] FENNER M. Seed Ecology[M]. London: Chapman and Hall, 1985: 1-16.

[6] HARPER J L. Population Biology of Plants[M]. London: Academia Press, 1977.

[7] HUTCHINGS M J, BRADBURY I K. Some ecological perspectives on clonal perennial herbs[J]. **Bioscience**, 1986, 36: 178-182.

[8] SILVERTOWN J W. 植物种群生态学导论[M]. 祝　宁, 王义弘, 陈文斌译. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1987: 19-188.

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net