生态学杂志 2001,**20**(6):68 - 70
Chinese Journal of Ecology

高寒草甸矮嵩草种群繁殖对策的研究*

邓自发 谢晓玲 周兴民
(中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

Primary Study on Reproductive Strategies of Kobresia Humilis **Population in Alpine Meadow.** Deng Zifa, Xie Xiaoling, Zhou Xingmin(*Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001). *Chinese Journal of Ecology*, 2001, **20**(6): 68 - 70.

This paper studied the reproductive strategies of *Kobresia humilis* in alpine meadow about its sexual reproduction, vegetative reproduction and reproductive efforts respectively. The results show that the seed output of *Kobresia humilis* is 715.5 per unit (m^2). The germination is above 60 % in fit condition, while only about 3 % in field. There is only 16.13 % seed which get into seed bank and remain vitality till grass greening. So the seedling is only 3.46 per unit (m^2) in field. But the new ramets of *Kobresia humilis* are 711.34 unit (m^2) from vegetative reproduction. In addition, vegetative reproductive effort is more than sexual reproductive effort. It constitutes 93.5 % of all reproductive efforts. Therefore, the main reproductive strategy of *Kobresia humilis* is vegetative reproduction, and sexual reproduction is secondary in alpine condition.

Key words: alpine meadow, *Kobresia humilis*, ramet, reproductive effort. reproductive strategy.
中图分类号:Q145 **文献标识码**:A **文章编号**:1000-4890(2001)06-0068-03

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[2,4,5,6]。但对高寒草甸矮嵩草(*Kobresia humilis*)种群繁殖对策的研究报道甚少。

矮嵩草是青藏高原矮嵩草草甸的建群种,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。本研究对矮嵩草的繁殖对策进行了较全面、系统的研究,为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,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 自然环境与研究方法

本项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。该站地处青海省门源县风匣口地区,位于青藏高原东北隅祁连山东段北支冷龙岭南麓,北纬 37°29′~37°45′,东经 101°12′~101°33′。海拔 3200~3250m。气候属典型的高原大陆性气候,冷季漫长,暖季短暂。年平均气温 - 1.7 ℃,1 月平均气温 - 14.8 ℃,绝对最低气温达 - 35.2 ℃,最热月 7 月平均气温 9.8 ℃,绝对最高气温 23.7 ℃。年平均降水量为 614.8mm,多集中于 6~8 三个月。年蒸发量平均为 1162.3mm。主要植被类型有高山草甸、高山灌丛和沼泽化草甸。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土三种类型。实验样地设在该地区分布最普遍的类型之一——矮嵩草草甸上。

该类型植物种类较多,平均每 $1m^2$ 有 20~30 种,以矮嵩草为建群种,群落总覆盖度为 60 %~90 %。主要伴生种有小嵩草(*K. pygmaea*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)、秦艽(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)等。

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 10cm ×10cm ×10cm 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 2mm,下层孔径 0.5mm),再将过滤物分别收集在吸水纸上凉干,最后在 5 ×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

* 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.

作者简介:邓自发,男,32 岁,讲师。1991 年毕业于陕西师范大学生物系,1994 年硕士毕业于中国科学院西北高原生物研究所,主要从事植物生态学研究,发表论文数篇。

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

(TTC 法)[3]对两个时期种子库中矮嵩草种子进行活性鉴定。

在植物进入结实期(7 月下旬)调查矮嵩草单位面积内分蘖株和生殖株密度,调查面积为 25cm × 25cm,10 次重复。在结实期结束时随机采矮嵩草生殖株 25 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矮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。同时用新采集的种子进行野外萌发实验。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。

植物返青后以 15d 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(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 矮嵩草种群有性繁殖的对策

2.1.1 矮嵩草种子生产能力及种子萌发率 矮嵩草生殖株密度为 254.4 株·m^{-2},有效穗约占 75 %,而每穗种子数为 3.75 粒。由此可以算出单位面积上矮嵩草种子理论生产能力为 715.5 粒·m^{-2}。

室内萌发实验表明,新采矮嵩草种子萌发率达 88.6 %,枯黄期和返青初期种子库中的矮嵩草种子萌发率为 80 %和 61.3 %,但是在野外条件下矮嵩草种子萌发率仅有 3 %。故尽管矮嵩草种子在生长季节结束时种子已基本成熟,在适宜的条件下具有较高的发芽能力,但是由于受到青藏高原特殊环境条件的限制,在这种生境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 矮嵩草草甸的土壤种子库较大,枯黄期,每个体积单位(1m ×1m ×0.1 m)平均有种子 24527 粒,其中矮嵩草种子有 483 粒,占整个种子库的 1.97 %,而到了第二年的返青期每个体积单位平均种子数为 15286 粒,其中矮嵩草种子 148 粒,仅占种子总数的 0.97 %[1],损失率高达 69.4 %,而存留下来的种子中仅有 78 %的种子具有活性,即 115.4 粒。结合种子生产能力及种子萌发率的结果可以发现矮嵩草产生的种子只有 67.5 %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 20.68 %,其中有活性的种子仅占总种子的16.13 %,根据种子野外萌发率(3 %)来计算,每 $1m^2$ 上靠种子繁殖所产生的实生苗仅有 3.46 个。所以,尽管矮嵩草种子总数不小,但大部分种子在散落的过程中和在土壤种子库中已损失。

2.2 矮嵩草种群营养繁殖对策

2.2.1 植物的营养繁殖能力 矮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。生长季结束时矮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 75 %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 1 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。对矮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 22.74 个,其中总芽数、一龄营养株、二龄营养株和生殖株分别为 7.27,6.77,6.10 和 2.60 个,分别占到总个体数的 31.97 %,29.77 %,26.83 %和 11.43 %,在总芽数中来自二龄株和生殖株的芽分别占总芽数的 89.82 %和 10.18 %,由此可见,芽主要在二龄株上萌生。从芽和生殖株在种群数量上所占的比例可大致推算出每个矮嵩草无性系小株的平均寿命应为 4～5 年。通过调查和统计分析发现,矮嵩草单位面积上营养繁殖所形成的新个体数(711.34 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,这说明,在高寒生境中矮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 矮嵩草无性系种群生命表 见表 1。

从表 1 可以看出,矮嵩草无性系种群中芽和一龄营养株的死亡率很低,分别只有 0.069 和 0.099,

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

而二龄营养株的死亡率就上升到 0.574,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

表 1 矮嵩草无性系种群的生命表

Tab.1 The life table of *Kobresia humilis* clonal population

X	nx	lx	dx	qx	ex	Lx	Tx
1	727	1.000	50	0.069	2.260	702	1643.5
2	677	0.931	67	0.099	1.480	643.5	1000
3	610	0.839	354	0.574	0.926	435	565
4	260	0.358	260	1.000	0.500	130	130
5	0	0	-	-	-	-	-

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

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],因而其存活率相对较高。同样一龄营养株是在芽出土后的发育阶段,老叶鞘仍包被着其植株的大部分,一定程度上仍可以减少恶劣环境对它的危害。同时它虽然具有一定的光合能力,但发育初期,因整个组织还未完全发育成熟,一定程度上仍能够得到根状茎和其它更成熟构件的能量和物质供应,存活率相对较高,死亡率只有 0.099。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 89.33 %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,光合产物有很大一部分用在营养繁殖活动中,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。

2.2.3 矮嵩草的繁殖效力 矮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初步形成,有性繁殖效力的比例增加,占总繁殖效力的 10 %以上。此后,由于草原毛虫的取食,穗子数量减少,有性繁殖效力下降很大,仅有 5 %左右。在 7 月中、下旬种子基本成熟,此时有性繁殖效力达到草原毛虫破坏后的最大值,占总繁殖效力的 5.5 %,其中种子占 1.54 %。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。在矮嵩草的生活周期中总繁殖效力平均为 49.63 %,其中有性繁殖效力平均为 3.44 %,营养繁殖效力为 46.58 %,约是有性繁殖效力的 14 倍。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 0.55 %。由此可以看出,矮嵩草在整个生活周期中营养繁殖效力远远大于有性繁殖效力,营养繁殖效力占总繁殖效力的 93.50 %。这来说明,矮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。

3 结 论

3.1 矮嵩草是寒冷中生密从短根茎地下芽植物,种子生产能力为 715.5 粒·m^{-2},在生长季结束时种子基本成熟,室内当年种子萌发率达 88.6 %,种子库种子萌发率为 70 %左右,而在野外条件下萌发率仅有 3 %,青藏高原的严酷生长环境限制了大量种子的萌发,由此可以说明,在这种特殊生境条件下有性繁殖并不是矮嵩草种群得以延续的主要繁殖方式。

3.2 将矮嵩草视为一种构件生物,其无性系小株可看作是构件的其本单元。对这一层次进行研究后发现矮嵩草无性小株的平均寿命为 4～5 年;通过营养繁殖矮嵩草无性系种群每年新增个体数 711.34 个·m^{-2},远远大于实生苗数(3.46 个·m^{-2})。由此可以认为,在高寒生境中矮嵩草种群主要依靠营养繁殖来延续,而营养繁殖又主要依靠二龄营养株萌生新芽来实现。

3.3 在矮嵩草的生长周期中有性繁殖效力平均为 3.44 %,而营养繁殖效力平均高达 46.58 %,约是前者的 14 倍,这一能量分配模式为其采取相应的繁殖策略提供了基础。

参考文献

[1] 邓自发,周兴民,王启基.青藏高原矮嵩草草甸种子库的初步研究[J].生态学杂志,1997,**16**(5):19 - 23.

[2] 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.

[3] 张志良.植物生理学实验指导(第二版)[M].北京:高等教育出版社,1990.226 - 227.

[4] 朱志红,王刚,赵松岭.不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的动态与调节[J].生态学报,1994,**14**(1):40 - 45.

[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. and Bradbury, I. K. Some ecological perspectives on clonal perennial herbs[J]. *Bioscience*, 1986, **36**:178 - 182.

(收稿:2000 年 12 月 1 日,改回:2001 年 2 月 27 日)

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