



封育年限对典型草原大针茅无性系构件组成与生长的影响

平伟梦 赵凌平 梁方晖 谭世图 王冬 孙平 赵芙蓉

Effects of grazing exclusion years on module structure and growth pattern of *Stipa grandis* clones in a typical steppe

PING Weimeng, ZHAO Lingping, LIANG Fanghui, TAN Shitu, WANG Dong, SUN Ping, ZHAO Furong

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0233>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同年限封育对黄土高原典型草原地上植被的影响

Effect of different enclosure durations on aboveground vegetation in typical steppe on Loess Plateau

草业科学. 2018, 12(1): 27 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0111>

封育和放牧对黄土高原典型草原芽库的影响

Effects of fencing and grazing management on bud bank in a semiarid steppe on the Loess Plateau

草业科学. 2017, 11(1): 9 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0151>

封育年限对伊犁绢蒿荒漠土壤有机氮组分的影响

Effects of grazing exclusion length on soil organic nitrogen in *Seriphidium transiliense* desert

草业科学. 2017, 11(9): 1778 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0573>

宁夏典型草原区不同退耕年限草地植物群落及优势植物C、N、P化学计量特征

C, N, and P stoichiometric characteristics of plant communities and dominant plants from different vegetation restoration periods in typical Ningxia grasslands

草业科学. 2019, 36(5): 1200 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0357>

草地植物群落组成对鹅绒委陵菜无性系拓展能力及生物量配置的影响

Effects of grassland plant communities on ramet expansion ability and biomass allocation of *Potentilla anserina*

草业科学. 2017, 11(1): 119 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0161>

围封年限对西藏高寒草甸植被特征与土壤养分的影响

Effect of livestock exclusion duration years on plant and soil properties in a Tibetan alpine meadow

草业科学. 2018, 12(1): 10 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0366>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0233

平伟梦, 赵凌平, 梁方晖, 谭世图, 王冬, 孙平, 赵芙蓉. 封育年限对典型草原大针茅无性系构件组成与生长的影响. 草业科学, 2021, 38(11): 2135-2143.

PING W M, ZHAO L P, LIANG F H, TAN S T, WANG D, SUN P, ZHAO F R. Effects of grazing exclusion years on module structure and growth pattern of *Stipa grandis* clones in a typical steppe. Pratacultural Science, 2021, 38(11): 2135-2143.

封育年限对典型草原大针茅无性系 构件组成与生长的影响

平伟梦¹, 赵凌平¹, 梁方晖¹, 谭世图¹, 王冬², 孙平¹, 赵芙蓉¹

(1. 河南科技大学动物科技学院, 河南 洛阳 471000; 2. 河南大学生命科学学院, 河南 开封 475001)

摘要: 研究不同封育年限对黄土高原大针茅 (*Stipa grandis*) 无性系构件结构组成和生长的影响, 可为阐明无性系构件组成和资源分配提供一定基础。在黄土高原典型草原选取不同封育年限区 (10 和 20 年) 和放牧地 (对照) 作为试验样地, 采用整个无性系完整挖掘的方法进行大针茅无性系构件特征的研究。结果表明: 1) 与放牧相比, 封育 10 年显著增加了大针茅无性系丛径、生殖枝高度和花序高度 ($P < 0.05$), 而封育 20 年则显著提高了大针茅无性系丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、营养枝生物量和花序生物量 ($P < 0.05$)。封育降低了大针茅生殖枝数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、生殖枝生物量和花序生物量的变异系数。2) 随封育年限增加, 营养枝生物量比例明显提高, 生殖枝生物量比例下降, 但花序生物量比例基本不变。3) 封育措施显著提高了营养枝单株生物量 ($P < 0.05$), 但生殖枝单株生物量和全体分枝单株生物量与放牧处理差异不显著 ($P > 0.05$)。4) 大针茅丛径与地上总生物量、生殖枝数、生殖枝生物量、花序生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.001$), 与营养枝生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 与总枝数呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。而地上总生物量与生殖枝数、营养枝数、总枝数、营养枝生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.001$), 与分蘖芽数、生殖枝生物量和花序生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$)。分蘖芽数与营养枝数、总枝数、营养枝生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.001$), 与地上总生物量呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$)。综上所述, 短期封育提高了大针茅的生殖分配, 使大针茅迅速成为群落优势种, 而长期封育使大针茅更依靠无性繁殖进行种群更新。

关键词: 典型草原; 封育年限; 优势种; 无性繁殖; 构件组成; 数量特征; 生殖分配

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2021)11-2135-09

Effects of grazing exclusion years on module structure and growth pattern of *Stipa grandis* clones in a typical steppe

PING Weimeng¹, ZHAO Lingping¹, LIANG Fanghui¹, TAN Shitu¹, WANG Dong², SUN Ping¹, ZHAO Furong¹

(1. College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000, Henan, China;

2. School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475001, Henan, China)

Abstract: In this study, we selected different grasslands subjected to varying periods of grazing exclusion (10 and 20 years) and grazed grassland (control) as sites on the Loess Plateau. We harvested the whole clones to study the effects of number of grazing exclusion years on module structures and growth patterns of *Stipa grandis* clones, which provides a theoretical basis for studying module structures and resource allocation. We found that: 1) compared with grazing, grazing exclusion for 10

收稿日期: 2021-04-17 接受日期: 2021-06-24

基金项目: 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金 (A314021402-1917); 青海省重点研发与转化计划 (2019-NK-173)

第一作者: 平伟梦 (1995-), 女, 河南郑州人, 在读硕士生, 研究方向为动物营养与草业科学。E-mail: ping_wei_meng@163.com

通信作者: 赵凌平 (1983-), 女, 河南漯河人, 副教授, 博士, 研究方向为动物营养与草业科学。E-mail: zlp19830629@163.com

years significantly increased the size, reproductive height, and inflorescence height of *S. grandis* ($P < 0.05$), and grazing exclusion for 20 years markedly improved the size, total tillers, reproductive tillers, vegetative tillers, total buds, reproductive height, inflorescence height, total aboveground biomass, biomass of vegetative tillers, and biomass of inflorescence ($P < 0.05$). In addition, grazing exclusion reduced the coefficient of variation (CV) of reproductive tillers, reproductive height, inflorescence height, total aboveground biomass, biomass of reproductive tillers, and biomass of inflorescence. 2) For the biomass allocation ratio, vegetative tiller significantly increased, reproductive tiller decreased, and inflorescence showed no significant change ($P > 0.05$) with increase in grazing exclusion years ($P < 0.05$). 3) The biomass of vegetative tillers was significantly higher in grazing exclusion grasslands than in grazed grasslands ($P < 0.05$); however, there was no significant difference in the biomass of reproductive tillers and total tillers ($P > 0.05$). 4) The *S. grandis* size showed a significant positive correlation with the total aboveground biomass, reproductive tiller number, biomass of reproductive tiller, and biomass of inflorescence ($P < 0.001$). It also showed a significant positive correlation with biomass of vegetative tillers ($P < 0.01$) and a positive correlation with total tiller numbers ($P < 0.05$). Total aboveground biomass had a significant positive correlation with reproductive tiller numbers, vegetative tiller numbers, total tillers, and biomass of vegetative tillers ($P < 0.001$); it also had a significant positive correlation with total buds, biomass of reproductive tillers, and biomass of inflorescence ($P < 0.01$). Finally, total bud numbers showed a significant positive correlation with vegetative tiller numbers, total tiller numbers, and biomass of vegetative tillers ($P < 0.001$) and a significant positive correlation with total aboveground biomass ($P < 0.01$). In conclusion, short-term grazing exclusion improves the reproductive allocation of *S. grandis* and results in *S. grandis* rapidly becoming the dominant species, while long-term exclusion results in generation of *S. grandis* mainly through asexual reproduction.

Keywords: typical steppe; grazing exclusion; dominant species; asexual reproduction; module structure; quantitative characteristics; reproductive allocation

Corresponding author: ZHAO Lingping E-mail: zlp19830629@163.com

黄土高原典型草原在维持生物多样性、发展畜牧业和调节气候等方面发挥着重要作用^[1]。但近年来在气候变暖、不合理放牧和滥垦滥伐等因素的影响下,草地退化加剧,生物多样性降低,生态环境恶化严重^[2]。在退化草地实施封育是缓解放牧压力及进行生态恢复的重要举措。封育对草地物种组成^[3]、生物多样性和土壤养分^[4]等影响显著,可对退化草地恢复起到一定的积极作用,已成为黄土高原地区草地管理的主要措施。封育引起草地环境条件变化,必然会改变各个种群在群落中的地位和作用。生态系统中的某一种群,特别是优势种群的消长必定会影响甚至改变整个生态系统的结构和功能^[5]。

20世纪70年代初,Harper和White^[6]提出构件理论,Harper^[7]依托构件理论对种群进行了群落及个体水平的划分,个体水平下的种群也可称为构件植物种群。构件是植物基本的形态学单位,既可以是由营养株繁殖形成的单个分株,也可以是单个植株的不同器官^[8]。多年生无性系禾草的构件由生殖株和营养株组成^[9],另外其无性系生长是指植物通

过无性繁殖形成独立生存个体及占有物质资源的过程,此时构件结构及外部形态特征均会随复杂环境变化而变化,揭示了无性系植物表型可塑性对外部环境的响应规律。表型可塑性是指植物外部形态结构、生理特性及草地生物量对复杂环境的响应,通过研究无性系构件对不同环境的表型可塑性调节,有助于阐明无性系植物对环境的生态适应能力,了解草地生态系统中不同种群生长和繁殖策略变化,对草地群落发展动态和演替方向的研究具有重要意义^[10]。近年来,构件理论在草地生态系统中已有大量研究,如林缘草地羽茅(*Achnatherum sibiricum*)^[9]、松嫩平原根茎冰草(*Agropyron michnoi*)^[10]、荒漠草原沙芦草(*Agropyron mongolicum*)^[11]和内蒙古草原羊草(*Leymus chinensis*)^[12]等植物,因此,以植物构件数量特征和生物量来研究资源分配特性已成为生态学的研究热点,且在无性系植物研究中应用广泛^[10-13]。

大针茅(*Stipa grandis*)为禾本科针茅属多年生密丛旱生草本植物,秆高50~100 cm。该植物生长期为4月-10月,花果期为5月-8月。幼嫩时适口性良好,

粗蛋白含量高,营养价值高于多数禾草,开花前家畜均喜食,尤其在春季萌发期,但在秋季成熟期其带稃颖果对牲畜有害。因具有较高的抗寒、耐旱性,适应性极强,大针茅是黄土高原典型优势种及建群种^[14],在改善生态系统功能和维持畜牧业稳定方面起着重要作用。以往关于黄土高原大针茅的研究大多集中于生理生态特性^[15]、光合特性^[16]和根系格局变化^[17]等方面。在黄土高原,随着封育年限的延长,退化草地逐渐演替为大针茅群落,这必然与大针茅种群生长和繁殖策略有关。尽管已有研究报道过根茎型羊草^[12]、疏丛型狗牙根(*Cynodon dactylon*)^[18]等多种禾草的无性系构件,但关于密丛型禾草大针茅营养种群结构、分株生长和物质分配的研究却鲜有报道。因此,本研究以黄土高原典型草原的放牧地、封育 10 年草地和封育 20 年草地为研究对象,测定大针茅无性系不同构件数量特征和生物量分配特征,探究封育措施对大针茅构件资源分配的影响,以期为黄土高原退化草地的恢复管理和可持续利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区设在海拔 1 800–2 180 m 的宁夏回族自治区固原市云雾山国家草原自然保护区(36°13′–36°19′ N, 106°24′–106°28′ E),属温带大陆性半干旱气候。年均气温 5 °C,1 月气温最低,为-14 °C 左右,7 月气温最高,为 25 °C 左右。无霜期 112~140 d。年均降水量 400~450 mm,其中 70% 降水量集中在 7 月–9 月。年均蒸发量约为 1 440 mm。土壤为砂壤土,pH 8.0~8.6^[19]。植被以多年生无性系草本植物为主,包括优势种大针茅和本氏针茅(*Stipa bungeana*),伴生种百里香(*Thymus mongolicus*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、厚穗冰草(*Agropyron cristatum*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等^[20]。

1.2 研究方法

2018 年 8 月,选取 1 个放牧草地和两个封育草地作为试验样地。封育草地是由云雾山草原管理站分别于 1998 和 2008 年实施围栏封育的,在取样时已经分别封育 20 和 10 年。封育 20 和 10 年草地面积约为 10 和 5.5 hm²。在每个样地随机挖取大针茅

30 丛(株),每丛间距 100 m 以上。挖取前测定针茅基部丛径,以 3 个不同方向测定的平均值作为丛径大小。编号完成后,挖出置于密封袋内,带回实验室进行处理。生殖枝和营养枝的区分以是否有花序或底部分蘖芽为标准。将针茅分株从基部分蘖处掰开,对分蘖芽、生殖枝及营养枝计数,测定生殖枝和花序高度后,分离生殖枝与花序,分别装袋。75 °C 烘干至恒重,测定生殖枝、营养枝和花序生物量。大针茅根系生物量采用单位面积挖掘法(0.4 m × 0.4 m × 0.3 m)测定,根据相连的大针茅地上部分分辨出大针茅根系,去除大块土壤及其他植物根系后,冲洗干净,烘干并称重。变异系数(coefficient of variation, CV)是标准差与平均值之比,可反映出各草地中大针茅同一构件的相对变异度。根系生物量是根系干重与根系采集面积之比。

1.3 数据分析

采用 SPSS 25.0 对大针茅不同构件数量特征丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽总数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、生殖枝生物量、营养枝生物量、花序生物量、根系生物量进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Pearson 相关性分析,运用 Origin 2018 制图。

2 结果与分析

2.1 不同封育年限下大针茅构件数量特征变化

封育年限对植株丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽总数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、营养枝生物量和花序生物量均有显著影响($P < 0.05$),但对生殖枝生物量和地下根系生物量影响不显著($P > 0.05$) (表 1)。与放牧地相比,封育 10 年仅显著提高了植株丛径、生殖枝高度和花序高度($P < 0.05$),分别增加了 38.9%、66.1% 和 68.6%;封育 20 年草地中的大针茅丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、营养枝生物量和花序生物量均显著增加($P < 0.05$),分别增加了 76.5%、294.0%、176.6%、307.2%、159.6%、74.8%、98.0%、414.9%、894.4% 和 297.9%。与封育 10 年草地相比,封育 20 年草地植株的丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽数、地上总生物量、营养枝生物量、花序生物量均显著增加($P <$

表1 不同封育年限下大针茅各构件数量特征
Table 1 Quantitative traits of the modules in *Stipa grandis* clones under different grazing exclusion years

数量特征 Quantitative trait	放牧地 GG		封育10年草地 GEG10		封育20年草地 GEG20		自由度 <i>df</i>	<i>F</i>
	Mean ± SD	CV/%	Mean ± SD	CV/%	Mean ± SD	CV/%		
丛径 Size/cm	58.3 ± 26.1c	44.8	81.0 ± 17.4b	21.5	102.9 ± 15.3a	14.8	2	9.54
总枝数 Number of total tillers	46.3 ± 28.1b	60.7	47.6 ± 30.7b	64.4	182.4 ± 120.0a	65.8	2	19.84
生殖枝数 Number of reproductive tillers	4.7 ± 5.1b	108.1	6.8 ± 5.2b	76.6	13.0 ± 6.9a	52.8	2	7.07
营养枝数 Number of vegetative tillers	41.6 ± 31.9b	76.7	40.9 ± 29.8b	72.9	169.4 ± 122.0a	72.0	2	12.40
分蘖芽总数 Number of total tiller buds	24.5 ± 16.2b	66.1	34.6 ± 23.5b	67.8	63.6 ± 45.4a	71.5	2	5.54
生殖枝高度 Reproductive tiller height/cm	60.32 ± 50.24b	83.3	100.18 ± 8.83a	8.8	105.46 ± 32.68a	31.0	2	3.20
花序高度 Inflorescence height/cm	24.39 ± 20.29b	83.2	41.13 ± 5.33a	13.0	48.30 ± 15.88a	32.9	2	7.09
单株地上总生物量 Total aboveground biomass per plant/g	13.87 ± 12.18b	87.8	25.05 ± 12.48b	49.8	71.41 ± 22.21a	31.1	2	22.41
单株生殖枝生物量 Biomass of reproductive tillers per plant/g	7.15 ± 9.27a	129.6	10.33 ± 9.00a	87.2	16.09 ± 15.02a	93.3	2	3.58
单株营养枝生物量 Biomass of vegetative tillers per plant/g	4.79 ± 3.01b	62.8	11.44 ± 8.10b	70.8	47.63 ± 32.39a	68.0	2	10.78
单株花序生物量 Biomass of inflorescence per plant/g	1.93 ± 2.51b	130.3	3.29 ± 2.10b	64.0	7.68 ± 7.71a	100.4	2	4.30
根系生物量 Root biomass/(g·m ⁻²)	42.36 ± 5.62a	13.3	45.63 ± 5.64a	12.4	49.28 ± 4.89a	9.9	2	3.62

同行不同小写字母表示不同封育年限间差异显著($P < 0.05$); Mean, 平均值; SD: 标准差; CV: 变异系数。

Different lowercase letters within the same row indicate significant differences among different treatments at the 0.05 level; GG: Grazed grassland; GEG10: 10 years grazing exclusion grasslands; GEG20: 20 years grazing exclusion grasslands; SD: standard deviation; CV: coefficient of variation.

0.05), 分别增加了 27.0%、283.2%、91.2%、314.2%、83.8%、185.1%、316.3% 和 133.4%。

随封育年限增加, 大针茅丛径变异系数呈降低趋势。放牧地大针茅生殖枝数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量的变异系数均超过 80%, 具有较强变异性, 封育降低了大针茅生殖枝数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、生殖枝生物量和花序生物量的变异系数。3 个样地中生殖枝生物量和花序生物量的变异系数普遍大于营养枝生物量。

2.2 不同封育年限下大针茅无性系构件的地上生物量分配变化

在放牧地, 大针茅花序生物量、营养枝生物量和生殖枝生物量分别占地上总生物量的 13.9%、34.5%

和 51.6%。封育 10 年草地中, 大针茅花序生物量、营养枝生物量和生殖枝生物量分别占地上总生物量的 13.1%、45.7% 和 41.2%, 封育 20 年的草地则分别占 10.8%、66.7% 和 22.5%。封育降低了生殖枝生物量比例而提高了营养枝生物量比例, 在草地封育 20 年时更为明显, 但对花序生物量分配比例无明显影响 (图 1)。

2.3 不同封育年限下大针茅无性系不同构件单株生物量变化

封育 10 年和 20 年草地大针茅单株营养枝生物量显著高于放牧地 ($P < 0.05$), 但封育 10 年和 20 年草地间差异不显著 ($P > 0.05$)。另外, 3 个样地的单株生殖枝生物量和单株地上总生物量差异不显著

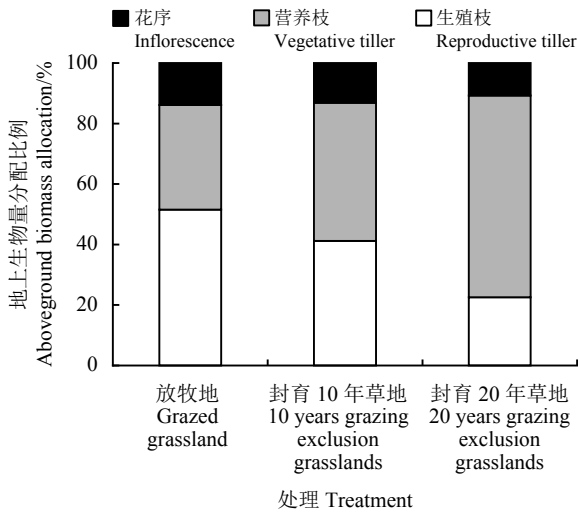


图 1 大针茅无性系不同构件的地上生物量分配

Figure 1 Aboveground biomass allocation of different module structures of *Stipa grandis* clones

($P > 0.05$) (图 2)。

2.4 大针茅无性系各构件数量特征关系

在 9 个数量特征的相关性分析 (表 2) 中, 呈显著正相关关系的共有 21 对 ($P < 0.05$), 呈显著负相关关系的共有 2 对 ($P < 0.05$)。其中大针茅丛径与地上总生物量、生殖枝数、生殖枝生物量、花序生物量极显著正相关 ($P < 0.001$), 与营养枝生物量极显著正相关 ($P < 0.01$), 与总枝数显著正相关 ($P < 0.05$)。地上总生物量与生殖枝数、营养枝数、总枝数、营养

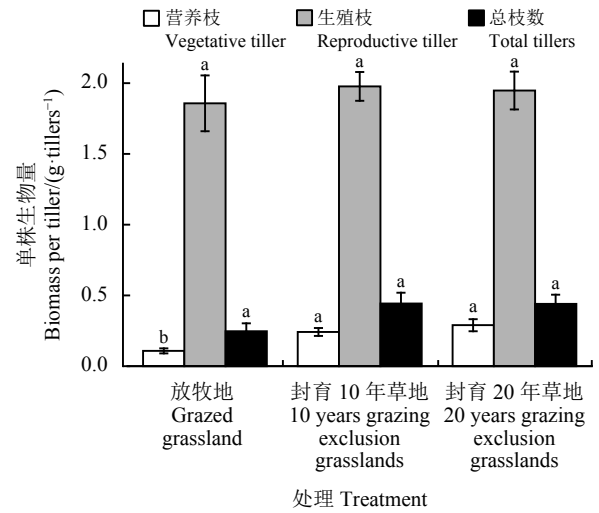


图 2 大针茅无性系不同构件平均单株生物量

Figure 2 Average biomass per tiller of different module structures of *Stipa grandis* clones

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at the 0.05 level.

枝生物量极显著正相关 ($P < 0.001$), 与分蘖芽数、生殖枝生物量、花序生物量极显著正相关 ($P < 0.01$)。总枝数与地上总生物量、营养枝数、分蘖芽数和营养枝生物量极显著正相关 ($P < 0.001$)。分蘖芽数与营养枝数、总枝数、营养枝生物量极显著正相关 ($P < 0.001$), 与地上总生物量极显著正相关 ($P < 0.01$)。总之, 营养枝在大针茅生长阶段起到重要作用, 是其

表 2 大针茅无性系构件数量特征间的相关性分析

Table 2 Correlation coefficient of different module forms of *Stipa grandis* clones

因子 Factor	丛径	单株地上 总生物量	生殖枝数	营养枝数	总枝数	分蘖芽总数	单株生殖枝 生物量	单株营养枝 生物量
单株地上总生物量	0.77***							
生殖枝数	0.69***	0.61***						
营养枝数	0.26	0.58***	-0.02					
总枝数	0.31*	0.62***	0.05	1.00***				
分蘖芽总数	0.21	0.47**	-0.13	0.90***	0.89***			
单株生殖枝生物量	0.62***	0.41**	0.82***	-0.35*	-0.29	-0.37*		
单株营养枝生物量	0.45***	0.82***	0.15	0.86***	0.86***	0.75***	-0.16	
单株花序生物量	0.51***	0.44**	0.72***	-0.21	-0.16	-0.26	0.70***	-0.05

***、**和*分别表示在0.001、0.01和0.05水平显著相关。

***, **, and * indicate significant correlation at the 0.001, 0.01, and 0.05 levels, respectively.

丛径, size; 单株地上总生物量, total aboveground biomass per plant; 生殖枝数, number of reproductive tillers; 营养枝数, number of vegetative tillers; 总枝数, number of total tillers; 分蘖芽总数, number of total tiller buds; 单株生殖枝生物量, biomass of reproductive tillers per plant; 单株营养枝生物量, biomass of vegetative tillers per plant; 单株花序生物量, biomass of inflorescence per plant.

占据空间及物质资源的关键。

3 讨论

封育措施是退化草地恢复与重建的良好驱动力。封育后土壤理化性质改善和养分积累对草地植物组成和竞争格局会产生一定影响^[21]。封育和放牧可对植物种群进行年龄结构、种间关系、空间格局和表型可塑性等多方位的调控。本研究主要探讨了封育和放牧对大针茅无性系构件结构和生物量分配的影响。数量特征的显著改变均可在构件层次上反映出植物对资源的利用能力和对生境的适应能力^[22]。研究结果表明,封育措施提高了大针茅的丛径、生殖枝高度和花序高度,特别是封育20年显著提高了大针茅丛径、总枝数、生殖枝数、营养枝数、分蘖芽数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量、营养枝生物量和花序生物量。在封育草地,植物未被家畜践踏、采食,大针茅可供食用部分和用于繁殖的构件生物量逐渐增高,植株高度和丛径明显增高,繁殖能力也随之增强,逐步发育成草地群落优势种,草地可利用价值和更新能力得到提升。在高寒草地,长期放牧导致优良牧草高度下降,生殖枝减少^[23];在草甸草原,长期放牧导致优良牧草株高和个体地上生物量分别降低了76.8%和89.8%^[24];上述研究结果与本研究结果一致。另外在不同封育年限下,大针茅根系生物量差异不显著,这可能是由于封育时间过长,枯落物层较厚,草地群落趋于稳定,大针茅根系生物量变化不显著,但放牧草地较低可能是因为植物地上部分补偿性生长^[17]。

变异系数通常用来评定数据的离散程度,反映植物表型可塑性^[8]。较高的表型可塑性是植物适应复杂环境,占据生境的主要原因^[25]。放牧地中大针茅生殖枝数、生殖枝高度、花序高度、地上总生物量的变异系数均超过80%,而封育措施降低了这些指标的变异系数,说明封育措施降低了大针茅的表型可塑性,使大针茅株高和丛径变大,均匀一致。但李西良等^[24]指出羊草对表型矮小化具有保守性,其茎、叶性状对3年封育措施无明显响应,与本研究结果不一致。这可能是由于封育年限长短不同引起的,短期封育还未能明显改变植物的表型可塑性,但长期封育引起了植物表型可塑性的改变。本研究中大针茅对表型矮小化不具有保守性。在放牧地,

大针茅采取地上生物量和高度降低的适应策略,降低了被家畜采食的机率。汪诗平等^[26]也指出植物随着放牧强度的增加往往采取降低高度和生物量的避食机制。植物的矮化型变是草地群落结构和功能改变的重要触发机制。放牧干扰下植物矮化型变可能受环境、生理和基因方面的影响,但仍需进一步深入研究。另一方面,封育和放牧措施对生殖枝数、生殖枝高度和生殖枝生物量的变异系数影响较大,说明大针茅有性繁殖的可塑性较高。据报道,在放牧地来源于种子的实生苗生长为成年植株的比例较高,而封育草地中植物每年可产生大量种子形成种子库,但因其光照和空间资源竞争能力较弱,来源于种子的实生苗生长为成年植株的可能性较小,导致草地植物的繁殖更新以无性繁殖为主,以有性繁殖为辅^[27]。

分蘖是克隆植物大针茅进行无性繁殖的主要方式^[28],分蘖芽数是评定其营养繁殖力的重要指标^[29],是无性系扩展和持续更新的基础。分蘖芽数和变异程度可预示下一个生长季种群的兴衰^[30-31]。本研究中封育20年草地的植株分蘖芽数显著高于其他草地,且变异系数有所增加,可推测出在下一个生长季,各样地中大针茅无性系营养繁殖仍具较大差异。退化草地封育20年明显保护了大针茅繁殖更新的基础,有利于草地恢复。

生物量是评定草地生态系统结构和功能优劣的直接表现,反映了植物适应环境能力的强弱。植物构件生物量的改变是该植物和周围环境及不同草地管理措施共同作用的结果。本研究中随封育年限增加,大针茅营养枝生物量比例显著增加,生殖枝生物量比例降低,花序生物量比例基本稳定。这说明封育减少了家畜对大针茅地上部分的采食量,同时其无性繁殖能力显著增强,营养枝生物量比例随之增高。这与高寒草甸封育后相似,放牧压力的消失,使植物对光照的竞争增加,从而对光合器官的生物量投入增加,减少了对生殖器官的投入^[32]。此外,封育后大针茅生殖株单株生物量明显较高,这在大针茅生长发育、繁殖扩张、维持优势种地位中具有一定作用^[8]。但以无性繁殖为主的大针茅,营养枝总生物量占主体,是草地生产力的主要来源。这进一步说明,植物各构件生物量在不同封育年限下的资源分配存在着明显的竞争关系,通过生长发

育和繁殖更新,逐步趋于稳定,形成适应当地环境的理想分配模式。

丛径是大针茅无性系大小的主要测定指标,本研究中,随丛径增加,大针茅无性系构件数量及生物量均增加,无性系各构件数量特征间存在极显著关系。有研究发现,短花针茅 (*Stipa breviflora*) 的基丛径与地上生物量呈显著的正相关关系^[33];小花碱茅 (*Puccinellia tenuiflora*) 的生殖株数量和生物量与丛径也呈正相关关系^[34];松嫩平原上的羽茅^[8]、硬质早熟禾 (*Poa sphondylodes*)^[35] 和野大麦 (*Hordeum brevisubulatum*)^[36] 等禾草无性系构件的相关研究结果也是如此。而大针茅无性系地上总生物量与营养枝数、营养枝生物量、总枝数、生殖枝数极显著正相关,表明了地上总生物量主要与营养枝数和营养枝生物量有关,这主要是因为大针茅以无性繁殖为主,营养枝枝数及生物量比例较高。总之,大针茅无

性系构件间的相关性变化在生长繁殖和资源分配中遵循着某种规律,良好地响应环境变化,在促进群落更新和提高草地生产力方面发挥着重要作用。

4 结论

随封育年限增加,大针茅无性系构件的生殖枝数及单株生物量的变异系数大于营养枝,说明其表型可塑性较高,有性繁殖变异度高,无性繁殖稳定。营养枝生物量比例随封育年限增加而显著增加,生殖枝生物量比例降低,花序生物量比例基本稳定。但营养枝枝数及生物量均占优势,其在群落中占据空间及物质资源的能力远大于生殖枝,这为大针茅及无性系植物的进一步研究奠定了一定的理论基础。短期封育提高了大针茅的生殖分配,使大针茅迅速成为群落优势种,而长期封育使大针茅更依靠无性繁殖进行种群更新。

参考文献 References:

- [1] 程积民,程杰,杨晓梅.黄土高原草地植被与土壤固碳量研究. *自然资源学报*, 2011, 26(3): 401-411.
CHENG J M, CHENG J, YANG X M. Grassland vegetation and soil carbon sequestration in the Loess Plateau. *Journal of Natural Resources*, 2011, 26(3): 401-411.
- [2] 袁晓波,尚振艳,牛得草,傅华.黄土高原生态退化与恢复. *草业科学*, 2015, 32(3): 363-371.
YUAN X B, SHANG Z Y, NIU D C, FU H. Advances in ecological degeneration and restoration of Loess Plateau. *Pratacultural Science*, 2015, 32(3): 363-371.
- [3] 陈芙蓉,程积民,于鲁宁,李媛,吴艳芹.封育和放牧对黄土高原典型草原生物量的影响. *草业科学*, 2011, 28(6): 1079-1084.
CHEN F R, CHENG J M, YU L N, LI Y, WU Y Q. Effects of fencing and grazing on the biomass of typical steppe in the Loess Plateau. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 1079-1084.
- [4] 郑周敏.黄土高原不同封育年限草地土壤理化和生物学性质变化.杨凌:西北农林科技大学硕士学位论文,2019.
ZHENG Z M. Changes in soil physicochemical and biological properties of grassland in different years of enclosure on the Loess Plateau. Master Thesis. Yangling: Northwest A & F University, 2019.
- [5] 郑元润.大青沟森林植物群落主要木本植物种群分布格局及动态的研究. *植物学通报*, 1998, 15(6): 52.
ZHENG Y R. Spatial patterns and dynamics of main woody plant populations of survived forest plant communities in Daqinggou. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(6): 52.
- [6] HARPER J L, WHITE J. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, 5(1): 419-463.
- [7] HARPER J L. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977.
- [8] MAILLETTE L. Seasonal model of modular growth in plants. *Ecology*, 1992, 80(1): 123-180.
- [9] 宋月媛,杨允菲.松嫩平原林缘草地羽茅无性系构件结构与生长分析. *草业学报*, 2019, 28(7): 168-174.
SONG Y Y, YANG Y F. Module structures and the growth analysis of *Achnatherum sibiricum* clones in forest margin grassland in the Songnen Plain, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(7): 168-174.
- [10] 袁继红,凌巧,李海燕,杨允菲.松嫩平原根茎冰草同生群无性系构件的生长可塑性及分配规律. *草地学报*, 2018, 26(4): 811-817.
YUAN J H, LING Q, LI H Y, YANG Y F. Growth plasticity and trade-offs of clonal modules on *Agropyron michnoi* Cohort clones in the Songnen Plain. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(4): 811-817.

- [11] 赵盼盼, 邵文山, 靳长青, 宋立肖, 龚诗佩, 李国旗. 围封对荒漠草原沙芦草种群构件生物量分配特性的影响. 生态环境学报, 2017, 26(12): 2024-2029.
ZHAO P P, SHAO W S, JIN C Q, SONG L X, GONG S P, LI G Q. Effects of enclosure on biomass allocation characteristics of *Agropyron mongolicum* population in desert steppe. Ecology and Environment Sciences, 2017, 26(12): 2024-2029.
- [12] 胡静, 侯向阳, 萨茹拉, 郭丰辉, 丁勇. 基于构件特征的内蒙古典型草原植物羊草个体地上生物量估算. 草业学报, 2015, 24(8): 211-217.
HU J, HOU X Y, Sarula, GUO F H, DING Y. Estimating individual above-ground biomass of *Leymus chinensis* plants. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(8): 211-217.
- [13] 周兵, 闫小红, 肖宜安, 王宁, 旷志强. 不同生境下入侵植物胜红蓟种群构件生物量分配特性. 生态学报, 2015, 35(8): 2602-2608.
ZHOU B, YAN X H, XIAO Y A, WANG N, KUANG Z Q. Module biomass of *Ageratum conyzoides* populations in different habitats. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2602-2608.
- [14] 史晓晓, 程积民, 于飞, 朱仁斌, 赵新宇. 云雾山天然草地30年恢复演替过程中优势草种生态位动态. 草地学报, 2014, 22(4): 677-684.
SHI X X, CHENG J M, YU F, ZHU R B, ZHAO X Y. Niche dynamics of dominant species during the 30 years restoration process of natural grassland in Yunwu Mountain. Acta Agrestia Sinica, 2014, 22(4): 677-684.
- [15] 郭曼, 郑粉莉, 和文祥, 安韶山, 刘宇, 安娟. 黄土丘陵区不同退耕年限植被多样性变化及其与土壤养分和酶活性的关系. 土壤学报, 2010, 47(5): 979-986.
GUO M, ZHENG F L, HE W X, AN S S, LIU Y, AN J. Variation of vegetation diversity and its relationship with soil nutrient and enzyme activity in lands of different abandoned years in the Loess hilly-gully region. Acta Pedologica Sinica, 2010, 47(5): 979-986.
- [16] 胡相明. 云雾山天然草地植被格局与优势种光合生理特性的研究. 北京: 中国科学院大学硕士学位论文, 2006.
HU X M. Study on vegetation pattern and photosynthetic physiological characteristics of dominant species in natural grassland of Yunwu Mountain. Master Thesis. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2006.
- [17] 苏纪帅. 黄土高原典型草原针茅群落封育演替进程中的植物-土壤反馈机制研究. 杨凌: 西北农林科技大学博士学位论文, 2017.
SU J S. Mechanism of plant-soil feedback in *Stipa* community's succession in typical grassland after grazing exclusion on the Loess Plateau. PhD Thesis. Yangling: Northwest A & F University, 2017.
- [18] 费永俊, 甘彩霞, 刘志雄. 不同生境狗牙根无性系构件的生态特征. 草业科学, 2006, 23(10): 80-83.
FEI Y J, GAN C X, LIU Z Y. Ecological characteristics of *Cynodon dactylon* clone in different habitats. Pratacultural Science, 2006, 23(10): 80-83.
- [19] ZHAO L P, WANG D, LIANG F H, LIU Y, WU G L. Grazing exclusion promotes grasses functional group dominance via increasing of bud banks in steppe community. Journal of Environmental Management, 2019, 251: 109589.
- [20] 王丽学, 程积民, 万惠娥, 周梦华, 赵凌平, 李维军, 石绘陆. 云雾山天然草地植物生长规律. 生态学报, 2008, 28(7): 3168-3175.
WANG L X, CHENG J M, WAN H E, ZHOU M H, ZHAO L P, LI W J, SHI H L. The plant growth patterns in the natural grassland of Yunwu Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3168-3175.
- [21] 刘小丹, 张克斌, 王黎黎, 杨晓辉. 封育对半干旱区沙化草地群落特征的影响. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 48-54.
LIU X D, ZHANG K B, WANG L L, YANG X H. How enclosure affects community characteristics of the sandy grassland in semi-arid areas of northwestern China. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 48-54.
- [22] 焦德志, 荣子, 曹瑞, 闫秋月, 姜秋旭, 杨允菲. 扎龙湿地保护区异质生境芦苇种群分株构件的数量特征. 生态学报, 2017, 37(23): 7843-7853.
JIAO D Z, RONG Z, CAO R, YAN Q Y, JIANG Q X, YANG Y F. Quantitative characteristics of the ramet module of *Phragmites australis* populations in heterogeneous habitats in the Zhalong Wetland National Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 7843-7853.
- [23] 范月君, 侯向阳. 围栏与放牧对高山嵩草草甸植物个体形态特征的影响. 黑龙江畜牧兽医, 2016(8): 117-119.
FAN Y J, HOU X Y. Effects of fencing and grazing on individual morphological characteristics of plants in *Kobresia pygmaea* meadow. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2016(8): 117-119.
- [24] 李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植

- 物生态学报, 2014, 38(5): 440-451.
- LI X L, HOU X Y, WU X H, Sarula, JI L, CHEN H J, LIU Z Y, DING Y. Plastic response of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* to long-term grazing in a meadow steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(5): 440-451.
- [25] 潘玉梅, 唐赛春, 岑艳喜, 蒲高忠, 韦春强, 陈秋霞. 钻形紫菀开花期种群构件的生物量分配. *热带亚热带植物学报*, 2010, 18(2): 176-181.
- PAN Y M, TANG S C, CEN Y X, PU G Z, WEI C Q, CHEN Q X. Biomass allocation on the modules of *Aster subulatus* Michx. population at flowering stage. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2010, 18(2): 176-181.
- [26] 汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠. 放牧生态系统管理. 北京: 科学出版社, 2003: 113-132.
- WANG S P, WANG Y F, CHEN Z Z. *Grazing Ecosystem Management*. Beijing: Science Press, 2003: 113-132.
- [27] 赵凌平, 谭世图, 白欣, 王占彬, 程积民, 王清义. 封育和放牧对黄土高原典型草原繁殖更新的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(9): 27-34.
- ZHAO L P, TAN S T, BAI X, WANG Z B, CHENG J M, WANG Q Y. Effect of grazing and grazing exclusion management on offspring recruitment in a semiarid steppe on the Loess Plateau. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2016, 44(9): 27-34.
- [28] 刘文辉, 周青平, 颜红波. 根茎型禾草繁殖途径的研究进展. *青海省畜牧兽医杂志*, 2007, 37(2): 46-48.
- LIU W H, ZHOU Q P, YAN H B. Research progress on the propagation ways of rhizome-type grasses. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*, 2007, 37(2): 46-48.
- [29] 郭力华, 杨允菲, 张宝田. 松嫩平原光稃茅香实验无性系的营养繁殖力及生长规律. *草业学报*, 2004, 13(4): 57-61.
- GUO L H, YANG Y F, ZHANG B T. Vegetative propagative ability and growth regulation of *Hierochloa glabra* experimental clones on the Songnen Plain of China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(4): 57-61.
- [30] 赵玉, 贾娜尔, 李海燕, 刘影, 杨允菲. 新疆伊犁河谷平原狗牙根无性系构件的生长. *应用生态学报*, 2009, 20(4): 779-784.
- ZHAO Y, JIA N E, LI H Y, LIU Y, YANG Y F. Growth analysis on modules of *Cynodon dactylon* clones in Yili River Valley Plain of Xinjiang. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(4): 779-784.
- [31] 洪雪男, 杨允菲. 松嫩平原赖草无性系构件生长的可塑性及其规律. *草地学报*, 2019, 27(2): 371-376.
- HONG X N, YANG Y F. Plasticity and regularity on module growth of *Leymus secalinus* clones in Songnen Plain of Northeast China. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(2): 371-376.
- [32] 赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27 种植物地上生物量分配的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1596-1606.
- ZHAO B B, NIU K C, DU G Z. The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1596-1606.
- [33] 王玺, 古琛, 王亚婷, 赵天启, 赵萌莉. 荒漠草原短花针茅茎叶功能性状对不同载畜率的响应. *中国草地学报*, 2017, 39(6): 40-46.
- WANG X, GU C, WANG Y T, ZHAO T Q, ZHAO M L. Responses of stocking rate on the functional traits of *Stipa breviflora* desert steppe. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, 39(6): 40-46.
- [34] 张丽辉, 赵骥民. 不同利用方式对小花碱茅无性系种群数量特征的影响. *江苏农业科学*, 2013, 41(3): 351-352.
- ZHANG L H, ZHAO J M. Effects of different utilization patterns on the quantitative characteristics of the alkaline-*Puccinellia tenuiflora* clone population. *Jiangsu Agricultural Science*, 2013, 41(3): 351-352.
- [35] 胡宗好, 李海燕, 李程程, 田雪, 杨允菲. 松嫩平原不同生育期硬质早熟禾无性系构件的生长分析. *中国草地学报*, 2020, 42(3): 21-29.
- HU Z H, LI H Y, LI C C, TIAN X, YANG Y F. Analysis of module of *Poa sphondylodes* clones at different growth stages in Songnen Plain. *Chinese Journal of Grassland*, 2020, 42(3): 21-29.
- [36] 杨允菲, 张宝田. 松嫩平原人工草地野大麦无性系构件的生物量结构及生产规律. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1378-1382.
- YANG Y F, ZHANG B T. Biomass structure and production pattern of *Hordeum brevisubulatum* clonal modules under cultivated condition in the Songnen Plains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(8): 1378-1382.

(责任编辑 王芳)